

UCH-FC

DOC-B

C368

ESTRUCTURA COMUNITARIA DE HELMINTOS PARASITOS DE
ROEDORES SIMPATRIDOS: PAPEL DE FACTORES
FILOGENETICOS Y ECOLOGICOS

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Doctor en Ciencias

Facultad de Ciencias

por

PEDRO EDUARDO CATTAN AYALA

Director de Tesis: Dr. Fabian M. Jaksic
Patrocinante de Tesis: Dr. Javier A. Simonetti

1992



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

I N F O R M E D E A P R O B A C I O N
T E S I S D E D O C T O R A D O

Se informa a la Escuela de Post-Grado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato

Pedro Eduardo Cattan Ayala

ha sido aprobada por la Comisión Informante, como requisito de Tesis para optar al Grado de Doctor en Ciencias con mención en Biología, en el examen de defensa de Tesis rendido el día 24 de Junio de 1992.

Director de tesis

Dr. Fabián Jaksic

Patrocinante de tesis

Dr. Javier Simonetti


Comisión Informante:

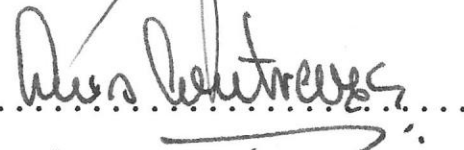
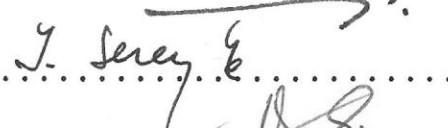
Dr. Luis Contreras

Dr. Italo Serey

Dr. Angel Spotorno

Dr. José Valencia


.....

.....

.....

.....

.....

.....

A Magdalena, por el futuro
A Eliana, por el presente
A Rosita, por el pasado
A la memoria de mi padre,
por la eternidad...

AGRADECIMIENTOS

Distintas personas ayudaron a llevar a buen término este trabajo. Agradezco sinceramente a Fabián Jaksic por haber creído en mí, lo suficiente como para dejarme actuar en amplia libertad todo el tiempo. De igual manera mi reconocimiento a Javier Simonetti, por su ayuda intelectual y su constante empuje para que "apurase la causa". Agradezco en particular a Italo Serey, todo el trabajo de correcciones que realizó sobre el manuscrito para lograr que éste fuera entendible por todos. Mauricio Canals diseñó el algoritmo en BASIC para el cálculo de significancia en los análisis de conglomerados y fueron de gran utilidad sus rigurosas discusiones. Luis Contreras, Angel Spotorno y José Valencia contribuyeron a mejorar fuertemente el presente documento. Herman Nuñez y José Yañez fueron excelentes compañeros durante las salidas a terreno y un estímulo constante para este trabajo. El empuje inicial para esta carrera se lo debo a Mario Rosenmann, un verdadero maestro. Mi reconocimiento a Francisco Bozinovic y Rigoberto Solís por su disposición a colaborar en todo momento. El apoyo de distintos compañeros del postgrado, me fue de gran utilidad, incluso para

encontrar sentido a discusiones que caían directamente en nuestra querida "speculation biology". Hugo Monje y Griselda Guzmán estudiantes de pre grado de Ciencias Veterinarias, colaboraron gustosamente en la ardua tarea de separar, limpiar y contar vermes durante muchas horas de laboratorio. Raúl Pinilla fue insustituible en el terreno, tanto en el manejo de las trampas como en el de los roedores.

La Corporación Nacional Forestal otorgó amplias facilidades para acceder a los tres sitios de muestreo. En cada uno de ellos recibí garantías y ayuda incondicional del personal de CONAF. Agradezco a la Universidad de Chile la beca otorgada en mi calidad de funcionario, para poder realizar este postgrado. Agradezco a la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, las facilidades que me entregó para el mismo efecto. El financiamiento de esta tesis fue posible gracias a los fondos del proyecto 0797/89 que FONDECYT me otorgó por dos años. Agradezco a muchos que injustamente no he nombrado y sin cuyo aporte la labor habría sido más complicada. Finalmente debo mencionar en forma muy especial el estímulo y la comprensión de Eliana, mi esposa, a lo largo de todo el tiempo que tomó esta tarea.

INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de Tablas	vii
Lista de Figuras	viii
Lista de Abreviaturas	ix
Resumen	xi
Abstract	xiii
INTRODUCCION	1
Planteamiento general	7
Objetivos específicos	10
MATERIAL Y METODOS	16
Descripción de localidades	16
Recolección de especímenes	18
Obtención de parásitos	19
Análisis estadístico	20
RESULTADOS	26
Helmintofaunas	26
Asociaciones entre helmintos	29
Papel del parentesco entre hospederos	37

Papel del tamaño del cuerpo	43
Papel de la población local	46
Papel de la dieta	53
DISCUSION	56
La estructura comunitaria de helmintos	56
Existencia de un patrón definido	56
Presencia de grupos consistentes	58
Permanencia temporal de las comunidades	60
Efecto de la relación de parentesco entre hospederos como factor estructurador	63
El tamaño corporal como factor estructurador	66
El aislamiento geográfico como factor estructurador...	70
Efecto de la dieta como factor estructurador	74
Epílogo	76
CONCLUSIONES	79
REFERENCIAS	80

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1.- Especies y magnitudes de presentación en las helmintofaunas gastrointestinales de cinco roedores de Chile central, 1989 -1990	27
Tabla 2.- Características del parasitismo para las cinco especies de roedores de Chile central, 1989 - 1990	28
Tabla 3.- Valores del índice de Fager y McGowan (1963) (sobre la diagonal) y correlaciones de Spearman (bajo la diagonal) para las especies mejor representadas en las infracomunidades	33
Tabla 4.- Comparación de prevalencias (%) y abundancias medias de helmintos de <u>O. degus</u> provenientes de muestreos de 1976 y 1990	38
Tabla 5.- Comparación de la prevalencia de parasitados y abundancia de parásitos entre Octodontidae y Cricetidae. Comparación dentro de cada familia del peso (g) entre parasitados y no-parasitados	40
Tabla 6.- Distribución de frecuencias del número de helmintos para cada familia de roedores	42
Tabla 7.- Análisis discriminante entre 241 infracomunidades utilizando 13 helmintos como variables	44
Tabla 8.- Comparación del peso, prevalencia de parasitados y abundancia parasitaria entre cinco roedores de Chile central	45

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1.- Prevalencias de helmintos intestinales en roedores de Chile central.....	31
Figura 2.- Dendrograma de similitudes entre helmintos parásitos de cinco roedores de Chile central	36
Figura 3.- Relación entre abundancia parasitaria y peso (g) de roedores octodóntidos.....	47
Figura 4.- Distribución de <u>O. degus</u> en el espacio de los dos primeros componentes principales (51,7 % de la varianza).....	49
Figura 5.- Distribución de <u>O. degus</u> en el espacio de los tres primeros componentes principales (67% de la varianza).....	50
Figura 6.- Distribución de las infracomunidades de cricétidos en el espacio de los dos primeros componentes principales (35,2% de la varianza)	51
Figura 7.- Distribución de las infracomunidades de cricétidos en el espacio de los tres primeros componentes principales (49,2% de la varianza)	52
Figura 8.- Dendrograma de afinidades entre comunidades componentes de helmintos parásitos en roedores de Chile central.....	54
Figura 9.- Frecuencia de helmintos parásitos que necesitan un hospedero intermediario, en los roedores consignados según dieta...	55

LISTA DE ABREVIATURAS

A:	Aucó
ACP:	Análisis de componentes principales
ALO:	<u>Akodon longipilis</u>
AOC:	<u>Aprostatandrya octodonensis</u>
AOL:	<u>Akodon olivaceus</u>
DE:	Desviación estándar
FJ:	Fray Jorge
g:	gramos
GRA:	<u>Graphidioides</u>
GTA:	<u>Graphidioides taqlei</u>
GYA:	<u>Graphidioides yanezi</u>
HCH:	<u>Heteroxynema chiliensis</u>
HYM:	<u>Hymenolepis</u>
LDE:	<u>Longistriata degusi</u>
N:	Número de individuos
ODE:	<u>Octodon degus</u>
OGI:	<u>Octodontoxys gigantea</u>
P:	Peñuelas
PDA:	<u>Phyllotis darwini</u>
PRO:	<u>Protospirura</u>
PTE:	<u>Pterigodermatites</u>
QP:	Quebrada de Plata

rs: coeficiente de correlación de Spearman
SCY: Spalacopus cyanus
SPH: Syphacia phyllotios
SYP: Syphacia
TRC: Trichostrongylus
TRI: Trichuris

RESUMEN

Uno de los problemas más importantes en el estudio de los ensambles comunitarios es encontrar patrones de estructura y los procesos que los determinan. Para el caso de helmintos parásitos, los ensambles multiespecíficos son frecuentes; sin embargo, los procesos básicos causales de los patrones de estructura (estrategias de vida, cadenas alimentarias, competencia, filogenia, adaptaciones locales) permanecen poco conocidos.

En el presente trabajo, se estudian los ensambles comunitarios de helmintos parásitos de roedores silvestres que habitan Chile central, que pertenecen a dos familias (Octodontidae y Cricetidae) de muy distinta antigüedad en el continente sudamericano y que se encuentran en simpatria en numerosos lugares del territorio central chileno. La hipótesis general de esta tesis es que existe un patrón de la estructura comunitaria de las helmintofaunas de roedores chilenos, distinto del azar. Específicamente se plantea que el parentesco entre estos roedores debe generar comunidades distinguibles de parásitos para cada familia. Por otra parte, el distinto tamaño corporal de los hospederos

debe reflejarse en comunidades con distintas riquezas específicas y abundancias de parásitos. Un tercer problema planteado es que el aislamiento geográfico de las poblaciones de roedores, debe ser causal de la presencia local de especies parásitas en zonas restringidas de la distribución del hospedero. Finalmente considerando los distintos hábitos alimentarios, se propone que la dieta más diversa (omnívora) debe correlacionarse con una mayor riqueza de parásitos.

Los resultados encontrados permiten establecer que tanto en octodóntidos como en cricétidos existen comunidades de parásitos del tipo aislacionista, con baja riqueza específica y bajas abundancias promedio y ausencia de especies nucleares (centrales). El principal proceso estructurador es la especificidad de huésped lo que permite identificar comunidades componentes propias de algunas especies de roedores. El tamaño corporal del huésped no estructura niveles diferenciables de riqueza específica de parásitos, mientras que la localidad geográfica es causal de ocurrencia de especies parásitas de distribución restringida. En cuanto a la diversidad de la dieta, se comprobó que efectivamente a mayor diversidad existe una mayor riqueza de especies parásitas transmitidas por intermediarios.

ABSTRACT

One of the most important problems to solve in the study of community assemblages is to provide evidence for the existence of structured patterns and processes which are potential structuring mechanisms. In the parasitic life style and particularly in helminth parasites, multispecies assemblages are frequently involved nevertheless many of the basic processes controlling patterns (e.g. life-history strategies, food webs, competence, phylogeny and local adaptations) remain poorly understood.

In this work I investigate community assemblages of helminth parasites of wild rodents inhabiting localities from central Chile. These rodents belong to two different families phylogenetically unrelated: Octodontidae and Cricetidae, 35 and no more than 4 million years in South America respectively. They are found sympatrically in several places of Central Chile. The hypothesis of this study is the existence of a community structured pattern clearly established in the enteric helminth fauna of Chilean rodents. In particular, considering the effect of kinship, I propose distinguishable helminth communities for each family of rodents.

Regarding body size I propose that the community parasite richness and intensity of parasite infection are positively correlated with this variable. A third problem to study is the effect of the geographic isolation of rodent population on parasite richness. Historical events are important in determining the parasite species present in any habitat at any time. Furthermore, considering diet, I propose that hosts with more diverse diets (omnivory) should present richer helminth communities of parasites.

The results show that in octodontids as well as in cricetids, there are helminth community assemblages corresponding to isolationist communities, exhibiting low specific richness, small infrapopulations and species with low colonizing ability. The most important structuring process is host species-specific adaptation which allows to identify particular component communities belonging exclusively to some rodent species. No relationship was found between body size and helminth richness. Presence or absence of some parasite species in component communities was determined by the geographic locality. As expected, a positive relationship between diet diversity and number of helminth species present which need an intermediate host, was found.

INTRODUCCION

Al estudiar los parásitos presentes en una agrupación de hospederos, es posible reconocer una jerarquía de niveles de organización de los organismos parasíticos. Tal jerarquía se produce al considerar los especímenes de un individuo hospedero, el conjunto de parásitos de una población o bien, el conjunto de parásitos presentes al interior de una comunidad de hospederos, dentro de un ecosistema (Holmes y Price 1986). El primer nivel se ha denominado la infracomunidad, o conjunto de (infra)poblaciones parásitas presentes dentro de un individuo. El segundo recibe el nombre de comunidad componente (Root 1967), y corresponde al conjunto de infracomunidades de una población del hospedero. El último nivel ha sido denominado la comunidad compuesta (Root 1967), y abarca todas las formas parásitas en un ecosistema, incluyendo las formas o fases de vida libre.

Esta conceptualización ha permitido distintas aproximaciones a la teoría de comunidades, considerando que individuos del mismo género o misma especie, proveen hábitats homólogos para diferentes parásitos. La premisa que los grupos de parásitos dentro de los hospederos conespecíficos

son más similares entre sí que los de otras especies que viven en la misma área, ha sido básica para estudios parasitológicos (Noble y Noble 1982). El análisis de los individuos dentro de una población hospedera, entrega réplicas de hábitats similares e independientes, lo que permite una aproximación estadística al análisis comunitario. Muchos factores y conceptos claves aparecen más apropiadamente discutidos en un único nivel de organización, mientras que otros tienen valor en más de uno. A nivel de la infracomunidad, las preguntas se dirigen a identificar patrones de uso diferencial de microhábitat por distintos parásitos. A nivel de comunidad componente las preguntas se dirigen hacia los factores que determinan la riqueza específica de parásitos de una especie hospedera, y frecuentemente son de tipo comparativo: ¿Por qué un vertebrado puede exhibir una riqueza de, e.g., siete helmintos en la localidad A, mientras que sólo tiene tres en la localidad B de su distribución?. ¿Existen especies parásitas propias de una sola localidad al mismo tiempo que otras que se distribuyen homogéneamente en las poblaciones de su hospedero?. En el nivel de la comunidad compuesta las hipótesis se han orientado a explicar los mecanismos que determinan la distribución y abundancia de parásitos dentro del ecosistema. En este nivel es importante el estudio del intercambio de parásitos entre especies hospederas potenciales. Por su complejidad, estudios realizados en este último nivel han sido escasos

(e.g. Wootten 1973, Kennedy 1978).

Hipótesis.

Esch et al (1990) resumen las hipótesis surgidas en cada uno de los tres niveles de organización, de acuerdo a los conceptos ecológicos involucrados con mayor relevancia.

i) Nivel infracomunidad.

La exclusión competitiva y la segregación de sitio por interacciones competitivas, han sido propuestas como los factores de mayor importancia en la estructuración de las infracomunidades (Holmes 1973, Lotz y Font 1985, Bush y Holmes 1986b, Stock y Holmes 1988). Sin embargo, Brooks (1980) propone que las filogenias del hospedero y del parásito han co-evolucionado adaptándose por un largo periodo lo que invalidaría la competencia por un nicho dentro del hospedero. El problema más serio del planteamiento de Brooks (1980) es considerar que las comunidades parásitas pueden evolucionar como unidades, implicando una presencia simultánea, regular y constante de parásitos dentro de un hospedero. Esto descarta tanto los eventos estocásticos en la vida parasitaria, como la presencia de parásitos generalistas. Un aspecto no abordado en estos estudios ha sido el determinar la existencia de asociaciones de facilitación o fenómenos indirectos entre los helmintos que pudieran explicar algunos "empaquetamientos" de especies.

ii) Nivel comunidad componente.

Los conceptos de mayor interés en este nivel han sido:

a) los procesos que determinan la existencia de especies centrales (nucleares) y satélites (Caswell 1978, Hanski 1982); y b) los procesos de desarrollo de la comunidad componente que determinan la riqueza específica (Holmes y Price 1986). Dentro de la dicotomía especies centrales (frecuentes y abundantes) y especies satélites (poco frecuentes y poco abundantes) no se han considerado las especies altamente específicas o de gran fidelidad, con frecuencias intermedias (30% a 60% de individuos parasitados) y con valores bajos de abundancia.

En relación con los procesos que intervienen en el desarrollo de las comunidades componentes, la aplicación de la teoría de biogeografía de islas (MacArthur & Wilson 1967) a las comunidades parasitarias, considerando como "islas" al individuo, a la población local o incluso al rango de distribución de la especie hospedera (Freeland 1979, Lawton y Strong 1981, Price y Clancy 1983) ha generado controversias. Así, Kuris et al. (1980) no aceptan ese planteamiento argumentando que las islas, entre otras cosas, no se "defienden", las distancias entre individuos varían constantemente y la densidad de población, dispersión y sobreposición con otras especies son elementos que dificultan la analogía sugerida. En un análisis de 38 espe-

cies de aves acuáticas, Gregory (1990) observó una relación positiva entre la riqueza específica de parásitos y el rango geográfico de distribución del hospedero. Sin embargo, no encontró correlación significativa entre la riqueza específica y tamaño del cuerpo, tamaño de poblaciones y densidad poblacional. El mismo demostró además, que muchas veces las correlaciones significativas entre estas variables son atribuibles a diferentes esfuerzos de muestreo.

Las diferencias en la presencia de parásitos atribuibles a las diferentes dietas de los hospederos, constituyen la hipótesis de la "distancia a la isla" (Holmes y Price 1986). Aquí se plantea que las dificultades de un parásito para alcanzar un hospedero (isla) están en función del tipo de alimentación de este último. Evidencias que apoyan esta hipótesis han sido obtenidas por Price y Clancy (1983) en peces y Kinsella (1988) en roedores. Este fenómeno tiene mayor importancia en los parásitos que utilizan las relaciones predador-presa como función de transmisión (Moore 1987).

iii) Nivel comunidad compuesta.

En este nivel, el más complejo por la trama de relaciones, los factores que regulan el flujo de parásitos dentro del ecosistema y el papel que juega el mayor o menor grado de estabilidad del hábitat en la variabilidad de las

comunidades de parásitos, han sido los problemas más abordados. En relación con la regulación del flujo de parásitos se han consignado como relevantes a) la densidad de las especies que actúan como hospederos definitivos e intermedios, b) las sobreposiciones parciales de nicho en el eje alimentario y c) la especificidad de huésped (Holmes y Podesta 1968, Neraasen y Holmes 1975, Rodenberg y Pence 1978). Comparando las helmintofaunas de aves provenientes de cuerpos de agua permanentes con otras de cuerpos temporales de agua, Edwards y Bush (1989) han ilustrado la importancia de la estabilidad del hábitat para definir la estructura de las comunidades compuestas de parásitos.

La literatura existente demuestra que la ecología de comunidades de parásitos es un campo relativamente nuevo y controvertido (Dobson y Hudson 1986; Moore 1987), destacándose dos hechos: En primer lugar, algunos mecanismos estructuradores de la comunidad, como la competencia, han recibido mucha atención (Esch *et al* 1990 y referencias incluidas) debido probablemente al sesgo de buscar en forma dirigida en hospederos cuya fauna de parásitos es muy rica y abundante. En segundo lugar, se observa que la investigación en este campo en Sudamérica está recién comenzando (Cattan y George-Nascimento 1982, George-Nascimento 1987) por lo que permanecen sin abordar numerosos sistemas hospedero-parásito que ofrecen oportunidades para ensayar pre-

dicciones o elaborar otras nuevas.

Planteamiento general

Esta tesis versa sobre un problema de comunidades. En particular, de comunidades de parásitos. En este sentido es necesario definir previamente, dos términos que serán de recurrente aparición en el texto: "comunidad" y "ensamble comunitario". La definición de estos conceptos es sujeto de controversias como lo demuestran los trabajos de Huntley y Webb (1989), Allen y Hoeskstra (1990) y Drake (1990) entre otros. Para los fines de esta tesis definiré comunidad como "un conjunto temporal de especies, causado por las condiciones ambientales prevalentes en algún momento, cuyos límites están determinados principalmente por la extensión práctica (sensu Drake 1990) del flujo de la energía". Utilizando la descripción de Fuentes (1989) para "núcleos de especies" y el concepto de ensamble discutido por Jaksic (1981) defino al "ensamble comunitario" como un "conjunto temporal de especies taxonómicamente ligadas a un nivel escogido por el investigador, y que es independiente de otros conjuntos del mismo tipo". Así, el ensamble puede ser una muestra de la comunidad, una parte de ella, o ella misma. Fundamentalmente desconocemos sus límites impuestos por el flujo de energía. En general, corresponde a una acepción más restringida de comunidad.

He elegido como problema de análisis los ensambles comunitarios de helmintos parásitos en roedores de Chile central por varias razones. En primer lugar, estos mamíferos pertenecen a dos familias de historia evolutiva muy distinta, Octodontidae con 35 millones de años en Sudamérica y Cricetidae con 3,5 millones (Webb y Marshall 1982, Contreras et al 1987). Sin embargo, ambas han utilizado hábitats en forma simultánea, en parte de sus respectivos rangos de distribución. Presentan además, distintos tamaños corporales. El contraste entre estos ensambles parasitarios, de estas familias de roedores en Chile central, aportará valiosos antecedentes para definir la importancia de la hipótesis de la especificidad parasitaria para explicar la estructura comunitaria versus la hipótesis de transmisión cruzada de parásitos por usar los mismos recursos. El rango de tamaños corporales de estos roedores (entre los 26 y 124 g de promedio), permite además estudiar la importancia del tamaño, como elemento estructurador. En segundo lugar, los estudios sobre comunidades de helmintos parásitos en mamíferos son escasos al compararlos con los efectuados en peces y aves (Pence, 1990) lo que hace sentir una falta importante de modelos provenientes de éste grupo de vertebrados. En esta tesis, las especies de roedores chilenos son un modelo de interés especial dado su carácter insular, lo que transforma sus helmintofaunas en modelos com-

parativos con las faunas de otros roedores en otras latitudes, sujetos a mayor probabilidad de interacciones. En tercer lugar, la fauna parasitaria de estos mamíferos está parcialmente conocida, lo que disminuye el margen de error atribuible a fallas diagnósticas (ver material y métodos para detalles). En cuarto lugar está la existencia de un apropiado conocimiento sobre estas especies de roedores (ver Iriarte et al 1989 y referencias allí incluidas). En último término, específicamente los trabajos sobre ensamblajes comunitarios de helmintos parásitos de roedores no son abundantes (véanse algunos ejemplos en Rodenberg y Pence 1978, Betterton 1979, Forrester et al. 1987, Kinsella 1988) y en Sudamérica no existen.

El propósito central en esta tesis, implica identificar factores importantes en la estructuración de ensamblajes comunitarios de helmintos parásitos, que permitan predecir patrones estructurales de estas helmintofaunas en especies de roedores silvestres en función de antecedentes y evidencias actuales. La hipótesis general es que existe una estructura comunitaria distinta del azar, tanto a nivel de los individuos parasitados (infracomunidades) como a nivel de poblaciones de hospederos (comunidades componentes).

Objetivos

El primer objetivo se refiere a mostrar evidencia suficiente para plantear que el parentesco entre los hospederos se refleja en distintas comunidades de parásitos para cada familia de roedores. Esta afirmación se basa parcialmente en la hipótesis de coespeciación (Brooks 1980) que sostiene que la trayectoria filogenética de los hospederos influye en la filogenia de las especies parásitas. Como se supone que los parásitos habrían coevolucionado con sus hospederos, ellos deben haber seguido trayectorias filogenéticas similares produciéndose comunidades parasitarias con una larga historia evolutiva de asociación con el clado hospedero. Si la hipótesis de Brooks (1980) es cierta, los roedores de Chile central que pertenecen a una misma familia deberían exhibir helmintofaunas más similares que las encontradas al comparar entre familias distintas de roedores. En este caso, la pregunta es: dado que estas familias de roedores estuvieron separadas históricamente y que a partir del ingreso de los cricétidos en Sudamérica comienzan una historia común utilizando muchos hábitats en forma simultánea por un espacio de más de tres millones de años, ¿es posible que sus helmintofaunas se comporten como verdaderas islas biológicas con una segregación total de sus comunidades particulares de parásitos?

La segunda hipótesis de organización comunitaria de

parásitos se basa en las diferencias de tamaño que se observan en las especies hospederas seleccionadas: la de mayor tamaño es Octodon degus (124,4 g peso promedio en este estudio) seguido por Spalacopus cyanus (84,9 g), Phyllotis darwini (48,7 g), Akodon longipilis (47,8 g) y A. olivaceus (26,0 g) respectivamente. Jaksic y Yañez (1979) e Iriarte et al. (1989), han presentado datos de pesos corporales que difieren de los presentes, pero el orden correlativo se mantiene. Existen datos suficientes para afirmar además, que en varias localidades de Chile central O. degus es el roedor predominante seguido por P. darwini (Jaksic et al. 1981). La situación de los Akodon es un poco más oscura, aún cuando según Iriarte et al. (1989) las tendencias poblacionales de ambas especies son semejantes, lo que se contrapone con el trabajo previo de Glanz (1984), exhibiendo similares abundancias anuales, menores en todo caso que P. darwini y O. degus. De acuerdo a Kuris et al. (1980) las variaciones observadas en cada nivel de organización (e.g., el organismo cambia de tamaño, las poblaciones fluctúan, la distribución no es constante) dificultan la analogía del tamaño del cuerpo o de la población con el concepto "isla" y estrictamente, nada sería una isla verdadera sino una isla en el sentido físico y geográfico (Moore 1987). Sin embargo, el investigador puede definir "su isla", y el tamaño del cuerpo de una especie, con límites predecibles y no sujeto a variaciones tan fuertes como las poblaciones,

puede ser más fácilmente entendido como isla. El objetivo en relación con esta hipótesis, es determinar la existencia de correlación entre tamaño corporal y riqueza específica y abundancia parasitaria. En este caso, espero que O. degus muestre la mayor riqueza, por ser la especie más grande y predominante en los sitios estudiados. Además, si se considera al tamaño como indicador de adultez, existirá un nivel de tamaño crítico a partir del cual los individuos sean parasitados, ya que en la medida que un espécimen logre su madurez, recorra y explore más su área, debe aumentar su probabilidad de ser colonizado por parásitos.

El tercer objetivo es determinar la importancia del aislamiento geográfico relativo de la población local en la estructura de las comunidades de parásitos. Por extensión de la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1967), se puede plantear que la distancia entre islas (poblaciones hospederas) influye la estructura de las comunidades. De esta manera, considerando la distancia y las diferencias propias entre ambientes, aún entre los muy similares, espero que determinadas especies parásitas sean propias de algunas localidades de la distribución de su hospedero y que localidades más cercanas entre sí exhiban mayor similitud entre sus comunidades. Esto es independiente de los tamaños individuales promedio y del tamaño de cada población local.

El cuarto objetivo es determinar el rol particular de la dieta de los roedores como factor estructurador de sus comunidades de parásitos. La dieta y específicamente las relaciones predador-presa son responsables de la transmisión de los estados larvales de los parásitos (ver Moore 1987 para una revisión). Las especies de roedores del presente estudio tienen sobreposición espacial, al menos en partes de su rango de distribución y son sintópicas en varias localidades (Fulk 1975, Jaksic y Yañez 1978, Jaksic et al. 1981, Iriarte et al. 1989), lo que implica utilizar algunos recursos alimentarios en común. Se ha demostrado un grado de sobreposición dietaria entre algunas de estas especies (Meserve, 1981; Meserve et al. 1983, Glanz, 1984). Teniendo en cuenta estas relaciones, espero encontrar mayor similitud parasitaria dentro de gremios más cercanos (herbívoros, granívoros vs. omnívoros) y mayor riqueza específica en los omnívoros, atendida su dieta más diversificada. Kennedy et al. (1986) plantearon que los hábitos de alimentación son un factor contribuyente a la diversidad de parásitos y a la distribución bimodal de frecuencias de estas especies, según lo establecido por Hanski (1982) en la hipótesis de especies centrales y satélites. El mayor grado de sobreposición dietaria en hospederos que son simpátricos, podría implicar el compartir una mayor cantidad de

parásitos y una concentración de ellos en sus hospederos principales (Stock y Holmes 1987b). Por otra parte, allí donde exista sobreposición tanto en distribución geográfica como en dieta, las faunas de helmintos debieran mostrar mayor similitud.

En síntesis, como resultados espero i) que las helmin-
tofaunas de octodóntidos y cricétidos, sean diferentes. El
fundamento de esta afirmación es que la de los caviomorfos
es más antigua en el continente y el tiempo transcurrido
junto a sus hospederos en situación más insular, la habrá
separado de la de los cricétidos, de posterior llegada a
Chile y Sudamérica. ii) Espero también que las comunidades
componentes de parásitos de ambas familias estén estructu-
radas con especies especializadas, con nichos definidos y
poco colonizadoras. Si O. degus es la especie predominante,
entonces algunos de sus parásitos más frecuentes, serán
especies satélites en otros roedores. iii) Considerando la
especificidad de hospedero, es predecible que estas comuni-
dades de parásitos estén estructuradas con especies centra-
les propias de cada roedor, poco intercambiables y algunas
especies satélites que pueden ser consideradas como tenta-
tivas de colonización. iv) El tamaño del hospedero debe
establecer un orden correlativo para el número de especies
parásitas centrales por roedor y la sobreposición dietaria
facilitará el intercambio de ellas. v) El aislamiento geo-

gráfico relativo de las comunidades de roedores debe condicionar helmintofaunas caracterizadas por la presencia local de algunas especies.

MATERIAL Y METODOS

Localidades

Se trabajó con cinco especies de roedores: Octodon degus y Spalacopus cyanus de la familia Octodontidae y Phyllotis darwini, Akodon longipilis y Akodon olivaceus de la familia Cricetidae. Se capturaron 240 especímenes en tres localidades de Chile central, desde mayo de 1989 a enero de 1991. Los tres lugares corresponden a: 1) Parque Nacional Fray Jorge, 2) Reserva Nacional Las Chinchillas, y 3) Reserva Forestal Peñuelas. En el Fundo Rinconada de Maipú, a 15 km al Oeste de Santiago, se capturaron siete especímenes más.

El Parque Nacional Fray Jorge (lat. 30° 30'S long. 71° 40'O) está en la costa de la IV Región, a 450 km al norte de Santiago. Tiene 9.959 ha en la zona Mediterránea árida (di Castri 1968). La temperatura media en verano (enero) es de 19,7°C y en invierno (julio) de 11,1°C. La precipitación media anual (sin considerar neblina) llega a 177 mm. Las formaciones arbustivas donde se procedió al muestreo, son asociaciones de carácter semi-desértico.

La Reserva Nacional "Las Chinchillas" (lat. $31^{\circ} 28'S$ y long. $71^{\circ} 03'O$) está ubicada en el interior de la IV Región, 12 km al este de Illapel. Es un sector de 4.229 ha dentro de la misma región Mediterránea árida, con temperatura máxima media en verano de $30^{\circ}C$ y mínima en invierno entre 2 y $5^{\circ}C$. La precipitación media anual llega a 217 mm.

La reserva Forestal Peñuelas (lat. $33^{\circ} 10' S$ long $71^{\circ} 25'O$) está situada 30 km al sureste de Valparaíso, alcanza una superficie de 9.265 ha y corresponde a la hoya hidrográfica del embalse Peñuelas. La superficie del agua es fluctuante y puede cubrir hasta un tercio de la superficie predial. Ecológicamente la zona se enmarca en la región mediterránea semi-árida (di Castri y Hajek 1976). La precipitación promedio de un año normal alcanza a 450 mm; la temperatura promedio anual es de $14^{\circ}C$, con máximas de 32° y mínimas de $-2^{\circ}C$.

Rinconada de Maipú es un fundo de la Universidad de Chile, ubicado 15 km al oeste de Santiago que posee en su interior algunos lugares con menor intervención, entre ellos Quebrada de la Plata (lat $33^{\circ} 29'S$ long $70^{\circ} 55'O$), (desde donde se extrajeron los especímenes) cuyas características corresponden al bosque esclerófilo característico de las quebradas de Chile central en las zonas más higrófilas y a la estepa arbustiva en las zonas más planas.

Recolección de roedores

Se realizaron un total de trece sesiones de captura distribuidas seis entre mayo de 1989 y enero de 1990 y siete entre mayo de 1990 y enero de 1991. Por localidad, cinco correspondieron a la Reserva Forestal Peñuelas (en adelante Peñuelas), cuatro al Parque Nacional Fray Jorge (en adelante Fray Jorge) y cuatro a la Reserva Nacional Las Chinchillas, (en adelante Aucó). Se planificaron las sesiones de trampeo de manera tal que al menos se realizaron dos en cada localidad por cada estación del año. De esta manera se minimizó la influencia del clima por localidad. La homogeneidad climática de los dos años involucrados (sequía) favoreció en igual sentido.

La captura de especímenes se realizó utilizando trampas Sherman, instalando en promedio 500 trampas-noche en cada sesión. Estas se distribuyeron en el terreno en líneas alejadas entre sí por una distancia promedio de 15 m con estaciones de dos a cuatro trampas cada una, situadas en huellas de roedores o accesos de madrigueras. Las líneas se montaban el primer día de la sesión y se mantenían las trampas abiertas hasta el final de ella. En algunas oportunidades se cambiaron de lugar líneas completas para facilitar la captura de mayor número de especímenes. Se procedió a realizar dos revisiones de líneas en forma rutinaria: la

primera a las 08:00 y la segunda a las 18:00.

Sólo se utilizaron individuos capturados vivos. Algunos ejemplares se trabajaron en el terreno y otros se trasladaron al laboratorio, donde en lo posible, no pasaron más de 10 días hasta su sacrificio. Todos los animales fueron pesados (con precisión de 1 g) consignándose además medidas morfológicas estándar (precisión 1 mm). Se clasificaron en adultos y juveniles.

Obtención de parásitos

Para coleccionar los helmintos, se practicó una incisión por la línea alba y se procedió a retirar el tracto intestinal completo, desde el cardias hasta la porción terminal del recto. Se separaron estómago, intestino delgado e intestino grueso. Todo el contenido se vertió en frascos con tapa de malla de bronce fosfórico de 0,33 mm de luz, los que luego se expusieron al chorro de una llave de agua, para filtrar materiales y restos fecales. La red de cada tapa fue revisada en cada oportunidad para evitar pérdidas de helmintos. Este método de filtrado ha sido probado en su eficiencia (Tagle 1965, 1966). La revisión se realizó bajo microscopio binocular estereoscópico (8 o 16x). El intestino delgado se dividió en trozos iguales que se depositaron en placas de Petri con agua de la llave. Cada trozo fue escindido a lo largo, examinándose el contenido y la mucosa

bajo la lupa estereoscópica.

Los helmintos fueron contados y separados por las distintas fracciones del intestino. Se fijaron en AFA (alcohol, formalina, ácido acético en proporciones de 85:10:5) o formalina al 5% caliente por 24 h para ser guardados posteriormente en alcohol de 70°. Para la clasificación, los nematodos fueron diafanizados en lactofenol y montados en portaobjetos excavados. Algunos ejemplares de cestodos fueron teñidos en carmín de Semichon y montados en bálsamo del Canadá. En otros se realizaron preparaciones del escólex diafanizado. Todas las observaciones se realizaron en un microscopio Leitz Orthoplan con objetivos de 10x, 25x y 40x y oculares de 12,5x. Para la determinación genérica de nematodos se consultaron principalmente la claves de Anderson *et al.* (1989). Para la determinación específica de nematodos de octodóntidos a Babero y Cattán (1975, 1980), Babero *et al.* (1976a, 1976b) y Quentin (1975). Se consultó a Quentin (1973) y Quentin *et al.* (1979) para los oxyuros, a Babero y Murúa (1987, 1990) para tricocéfalos descritos en Chile y a Durette-Desset *et al.* (1976) para algunos nematodos de *Akodon* spp. El tratado de Yamaguti (1959) se utilizó para clasificar cestodos en general.

Análisis estadístico

Todos los análisis estadísticos se realizaron con procedimientos no-paramétricos (Siegel y Castellan 1988). La

magnitud de los ensambles se estimó con valores de prevalencia y abundancia parasitaria. Prevalencia corresponde a una fracción o porcentaje de hospederos parasitados y abundancia al número promedio de parásitos por unidad examinada (Margolis et al. 1982). Para la evaluación de diferencias entre frecuencias de parasitación o entre prevalencias se utilizó la prueba de Chi cuadrado. Las diferencias entre abundancias parasitarias se detectaron con una prueba de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf 1981). Se transformaron los valores de abundancia a $\ln(x + 1)$ para correlacionarlos con el peso individual de cada hospedero. La complejidad de las infracomunidades se estimó primero, calculando valores de diversidad con el coeficiente de Brouillin (Pielou 1969), puesto que con el método de recolección empleado, existe la presunción de haber colectado todos los ejemplares de parásitos presentes. En segundo término, se calcularon valores de replicabilidad, definida como una proporción entre el número de taxa parasitarios en cada hospedero y el total de taxa encontrados en la comunidad componente.

Para probar la existencia de asociaciones, se buscó la evidencia para identificar especies centrales y satélites. Así, se determinó la existencia de distribución bimodal de las prevalencias de las especies parásitas y se comprobó si había correlación significativa entre estas prevalencias y las respectivas abundancias, por medio del coeficiente de

rangos de Kendall (Hanski 1982). Se detectó también la existencia de grupos de especies parásitas co-ocurrentes en las infracomunidades, por medio de la metodología propuesta por Fager (1957). Este índice establece la asociación entre especies que se presentan frecuentemente en conjunto, independientemente de la variación de sus abundancias. Su cálculo se basa en la obtención de la media geométrica de la proporción de co-ocurrencias, corregida por el tamaño de la muestra (Fager y McGowan 1963):

$$I_{ab} = \left[\frac{j}{\sqrt{(N_a + N_b)}} \right] - \left[\frac{1}{2\sqrt{N_b}} \right]$$

donde: j = número de hospederos donde las especies a y b están simultáneamente presentes.

N_a = hospederos que portan sólo a la especie a

N_b = hospederos que portan sólo a la especie b

y las especies se asignan de manera tal que $N_a \leq N_b$

Aún cuando Fager y McGowan (1963) postulan un nivel de afinidad $I \geq 0,5$, parsimoniosamente se utilizó el nivel $0,2$ siguiendo a George-Nascimento e Iriarte (1989) que usan un nivel $0,1$ donde las muestras no son grandes, como ocurrió para algunas especies de roedores.

La significación estadística del índice se calcula con una prueba t de Student porque puede ser usada como prueba de una cola donde el valor $1,645 \approx p(0,05)$. La expresión

es:

$$t = \left[\frac{(N_a + N_b)(2j-1)}{2N_a N_b} - 1 \right] \sqrt{(N_a + N_b - 1)}$$

Se utilizó el índice de similitud de Pianka (1973) para establecer: 1) la sobreposición de uso de un hospedero por las distintas especies de helmintos, lo que permite confirmar la aparición de grupos recurrentes y 2) la similitud entre poblaciones de roedores (comunidades componentes) de cada localidad, al compartir algunos parásitos, lo que permite probar el papel de la población local como diferenciador en los ensambles de parásitos y establecer una medida de predictibilidad de las comunidades componentes. El índice entrega valores entre 0= nula similitud y 1= máxima similitud. La expresión del índice es:

$$\alpha_{jk} = \frac{\sum (p_{ij} * p_{ik})}{\sqrt{(\sum p_{ij}^2 * \sum p_{ik}^2)}}$$

donde: p_{ij} y p_{ik} son la representación proporcional de la especie compartida i , en las especies (hospedero o parásito) j y k respectivamente.

Usando las entradas de las matrices de similitud generadas por el índice de Pianka (1973) se realizaron análisis de conglomerados utilizando el método de pares agrupados no

balanceados (UPGMA) (Sneath y Sokal 1973, Pielou 1984), siguiendo las recomendaciones de Jaksic y Delibes (1987). Para determinar los grupos significativos en los conglomerados, se usó una modificación del procedimiento de "auto-ercción" (bootstrap) propuesto por Jaksic y Medel (1990). Se diseñó un programa en BASIC con un algoritmo que mezcla en forma aleatoria toda la matriz de datos, sin conservar ningún lugar fijo, bajo el supuesto que existe igual probabilidad que cualquier helminto pueda capturar un hospedero no habitual.

Con el fin de comprobar si las agrupaciones de parásitos permitían diferenciar entre octodóntidos y cricétidos, se realizó un análisis discriminante (Manly 1986) que incluyó todas las infracomunidades encontradas, tomando a los helmintos como variables. Para comprobar la existencia de patrones a nivel de infracomunidades se utilizó el análisis de componentes principales (Manly 1986) siguiendo la metodología empleada por Bush y Holmes (1986) y Stock y Holmes (1986).

Tanto para el cálculo del coeficiente de diversidad, como para la construcción de los dendrogramas se utilizó el programa MVSP diseñado por Kovach (1986). Para todo el resto de cálculos se utilizó una versión del programa STAT-GRAPHICS. La nomenclatura poblacional del parasitismo se

ajustó a las recomendaciones de Margolis et al. (1982).

En el presente trabajo se usarán las denominaciones de "roedores" y "helminchos" para referirse a especies y "ratones" y "vermes" para individuos, salvo que de otra manera sea especificado en el texto.

RESULTADOS

I Helmintofaunas de los roedores.

Se colectaron 2.457 vermes correspondientes a 22 especies o morfoespecies, presentes en los cinco roedores del estudio: cinco cestodos, 16 nematodos y una especie de acantocéfalo. Dos helmintos sobrepasaron los 700 especímenes cada uno, cinco estuvieron sobre los 100 individuos en el total de la colecta y el resto fluctuó entre uno (morfoespecie C) y 76 vermes. La abundancia media por ratón fue de baja magnitud. Este valor está influenciado sin embargo, por los extremos de la distribución ya que la sobredispersión (concentración de gusanos en pocos individuos) es un fenómeno constante en las comunidades de parásitos. Tanto por su número total, abundancia media y rango, Graphidioides taglei y Longistriata dequasi, dos triconstrongilidos de O.dequs destacaron del resto (Tabla 1). El número de helmintos por roedor varió entre uno y siete, pero ningún ratón presentó más de cuatro helmintos simultáneos. El número de vermes por ratón fluctuó entre cero y 321. Una descripción general del parasitismo de los cinco roedores se entrega en la Tabla 2.

Tabla 1.- Especies y magnitudes de presentación en las helmintofaunas gastrointestinales de cinco roedores de Chile central, 1989-1990.

	N	Abundancia	Rango	Localidad	Hospedero
Nematoda					
<u>Graphidioides taqlei</u>	839	10,7	192	P	ODE-PDA
<u>Graphidioides yanezi</u>	125	0,72	22	P	ODE-SCY
<u>Graphidioides</u> sp.	8	0,10	5	FJ-QP	PDA
<u>Gongyylonema</u> sp.	18	0,60	10	FJ-QP	ALO
<u>Heligmosomoides</u> sp.	5	0,16	4	QP	ALO
<u>Heteroxynema chiliensis</u>	76	1,02	14	A-FJ-P	ODE
<u>Longistriata degusi</u>	735	9,9	198	P	ODE
<u>Octodontoxys gigantea</u>	139	1,86	30	A-FJ	ODE-SCY
<u>Physaloptera</u> sp.	2	0,002	1	P-FJ	PDA
<u>Protospirura</u> sp.	114	3,80	85	P-A-FJ	ALO-AOL
<u>Pteriqodermatites</u> sp.	12	0,15	5	P-QP	PDA-AOL
<u>Syphacia phyllotios</u>	112	1,22	17	P-A-FJ	PDA
<u>Syphacia</u> sp.	140	2,74	76	P-A-FJ	ALO-AOL
<u>Trichostrongylus</u> sp.	30	0,37	15	P	PDA
<u>Trichuris bradleyi</u>	8	0,10	4	A-FJ	ODE
<u>Trichuris</u> sp.	60	0,75	18	P-A-FJ	PDA
Cestoda					
<u>Aprostotandrya octodonensis</u>	5	0,07	2	P-A-FJ	ODE
<u>Hymenolepis</u> sp.A	10	0,12	8	A-FJ	PDA
<u>Hymenolepis</u> sp.B	10	0,33	8	A-FJ	ALO-AOL
Especie C	1	0,01	1	P	PDA
Especie D	3	0,03	2	P-FJ	PDA
Acanthocephala					
Especie E	5	0,16	3	P-FJ	PDA

N = total recolectado; P = Peñuelas; A = Aucó; FJ = Fray Jorge; QP = Quebrada de la Plata; ODE = O. degus; PDA = P. darwini; SCY = S. cyanus; ALO = A. longipilis; AOL = A. olivaceus

Tabla 2.- Características del parasitismo para las cinco especies de roedores de Chile central, 1989-1990.

Especie	<u>Octodon</u> <u>degus</u>	<u>Spalacopus</u> <u>cyanus</u>	<u>Phyllotis</u> <u>darwini</u>	<u>Akodon</u> <u>longipilis</u>	<u>Akodon</u> <u>olivaceus</u>
N	74	31	79	30	21
Frecuencia (%)	56 (76)	16 (52)	37 (47)	15 (50)	12 (57)
N de helmintos	7	1	10	5	4
\bar{X} de spp./ratón	1,32	0,61	0,64	0,73	0,71
Máximo spp./ratón	4	1	4	3	2
Abundancia media	23,8	2,3	3,4	5,6	7,3
Rango/ratón	321	14	27	89	78
Diversidad	0,276	--	0,089	--	--
Replicabilidad	0,25	--	0,14	0,29	0,30

Las infracomunidades fueron pobres en especies y éstas estuvieron pobremente representadas. Su predictibilidad, estimada por los valores de replicabilidad fue baja.

O. degus presentó la mayor proporción de individuos parasitados y la mayor abundancia media de vermes. En promedio cada ratón de esta especie exhibió además una mayor riqueza específica de parásitos (1,32 helmintos/ratón). Su diversidad media por infracomunidad fue también mayor que la de P. darwini aún cuando este último mostró mayor riqueza en su comunidad total de parásitos (10 especies). Es evidente que las infracomunidades de O. degus son las más complejas de las cinco especies analizadas. En contraste, el otro octodóntido (S. cyanus) no presentó infracomunidades sino sólo infrapoblaciones de G. yanezi en Peñuelas y una de O. gigantea en Fray Jorge. Entre todos los roedores, P. darwini fue el con mayor número de especies parásitas, pero también el que presentó la menor proporción de individuos parasitados.

II Asociaciones entre helmintos

De acuerdo a Hanski (1982) la distribución de la especies en una comunidad es bimodal y aquéllas más frecuentes son también las más abundantes a nivel local. En los presentes resultados no existió una distribución bimodal de la distribución de frecuencias para ningún roedor (Figura 1).

La relación entre la prevalencia de cada parásito y la abundancia local (intensidad) no fue significativa para Q. degus (correlación de rangos de Kendall = 0,29; P = 0,22), pero sí para P. darwini (0,90; P = 0,002) y para los dos Akodon (0,80, P = 0,045). Estos se tomaron en conjunto ya que A. longipilis porta cinco helmintos que incluyen tres de A. olivaceus. La ausencia de bimodalidad y las bajas prevalencias, permiten descartar en estas comunidades la presencia de especies centrales y de satélites. En la presente situación y con la excepción de A. longipilis y A. olivaceus, aparecen muy pocos helmintos compartidos (Tabla 1), lo que hace concluir que la gran mayoría son especies específicas para cada hospedero. Aparece aquí una ausencia en la nomenclatura propuesta por Hanski (1982), para consignar especies propias de un tipo de comunidad, pero de muy baja representación. Debido a estas particularidades, parece adecuado proponer la denominación de **especies características**, para estos helmintos.

También se buscaron grupos recurrentes de acuerdo a Fager (1957), los que identifican asociaciones de especies que regularmente tienen presentación simultánea en la misma infracomunidad. El índice establece cuáles asociaciones son significativamente positivas y se define el grupo recurrente como aquel grupo más grande, donde todas las especies están positivamente asociadas con todas y cada una dentro

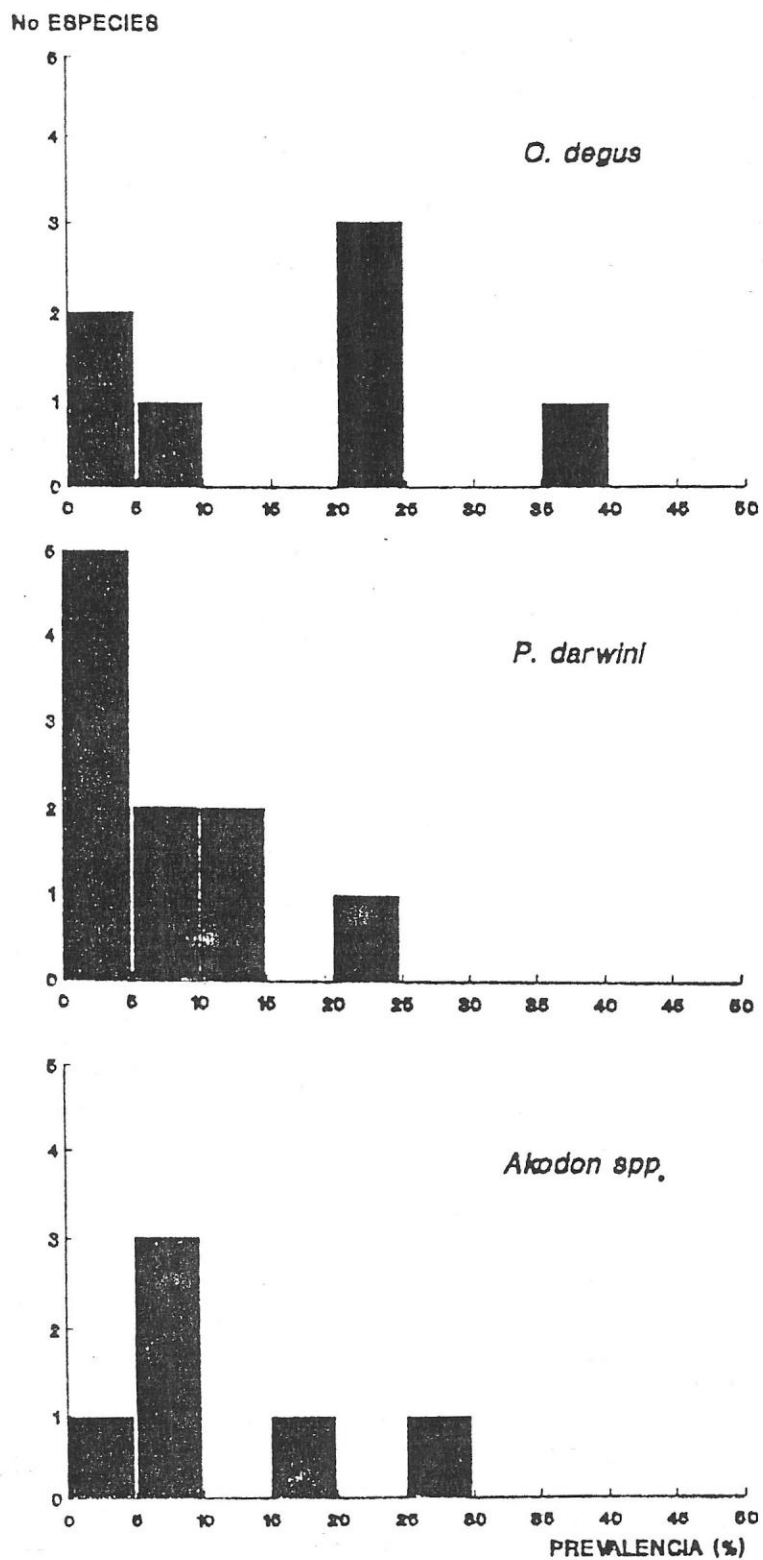


Figura 1.-Prevalencias de helmintos intestinales en roedores de Chile central.

del grupo. El análisis reveló la existencia de sólo una asociación significativa: el par Graphidioides taglei con Longistriata degusi, al cual se asoció más débilmente Graphidioides yanezi. Los grupos Octodontoxys gigantea-Heteroxynema chiliensis en O. degus y Graphidioides sp.-Trichostrongylus sp. en P. darwini, mostraron afinidades sobre 0,25 (Tabla 3). Tanto Graphidioides taglei como Longistriata degusi son especies características del O. degus, las que se "reparten" el extremo anterior del tracto digestivo del roedor: Graphidioides taglei ocupó exclusivamente el estómago mientras que Longistriata degusi se ubicó preferencialmente en la primera porción del duodeno. No hubo asociación entre Graphidioides yanezi y Longistriata degusi. Esto es atribuible a las dificultades para separar las dos especies de Graphidioides, las que son muy similares morfológicamente y que además ocupan el mismo microhábitat. Es probable que las tres conformen un sólo grupo recurrente en O. degus. Las correlaciones (correlación de rangos de Spearman, r_s) entre las abundancias de estas especies fueron significativas (Tabla 3).

Se analizó la similitud de nicho entre helmintos utilizando el índice de Pianka (1973), con el fin de confirmar indirectamente la presencia de grupos recurrentes. Para esto se consideró a todos los ratones en cada localidad

Tabla 3.- Valores del índice de Fager y McGowan (1963) (sobre la diagonal) y correlaciones de Spearman (bajo la diagonal) para las especies mejor representadas en las infracomunidades.

	GTA	GYA	LDE	HCH	OGI	GRA	TRI	TRC	PRO	SYP
GTA	+	0,3	0,6*	-	-					
GYA	0,40*	+	0,3	-	-					
LDE	0,80*	0,36*	+	-	-					
HCH				+	0,4					
OGI				0,3*	+					
GRA						+	0,1	0,3		
TRI							+	0,1		
TRC								+		
PRO									+	0,2
SYP										+

* = $P < 0,05$;

GTA = G. taqlei; GYA = G. yanezi; LDE = L. degusi; HCH = H. chiliensis; OGI = O. gigantea; GRA = Graphidioides sp.; TRI = Trichuris sp.; TRC = Trichostrongylus sp.; PRO = Protospirura sp.; SYP = Syphacia sp. La primera división corresponde a especies de O. degus; la segunda a las de P. darwini y la tercera a los Akodon en conjunto.

como eventuales recursos colonizables. Así, se tomaron las 15 especies de helmintos mejor representadas (al menos en tres ratones cada una) y se anotó el número de individuos de cada roedor y en cada localidad, que estuviera parasitado con cada una de las especies seleccionadas. El número proporcional de ratones "utilizados" por localidad representó así el mayor o menor uso del recurso hospedero por cada helminto. De acuerdo al procedimiento de "bootstrap" usado para establecer significación, todas las similitudes de nicho (co-uso del recurso) sobre 0,71 fueron significativas ($P < 0.05$). La Figura 2 permite visualizar las asociaciones de parásitos. En O. degus, aparecieron dos conglomerados significativos: el grupo recurrente de Peñuelas (Graphidioides taglei [GTA] y Longistriata degusi [LDE]) y la asociación de helmintos parásitos del intestino grueso (Trichuris bradleyi [TBR], Octodontoxys gigantea [OGI] y Heteroxynema chiliensis [HCH]), unidos al único cestodo (Aprostotandrya octodonensis [AOC]), cuyo hábitat es el intestino delgado. En P. darwini se observaron también dos asociaciones: Pterigodermatites sp. [PTE] con Trichostrongylus sp. [TRC], especies preferentes de Peñuelas y Graphidioides sp. [GRA] con Syphacia phyllotios [SPH]. Esta última está forzada por la presencia exclusiva de Graphidioides sp. en Fray Jorge. No se encontraron asociaciones significativas en los Akodon.

Figura 2.- Dendrograma de similitudes entre helmintos parásitos de cinco roedores de Chile central. GTA = G. taqlei; GYA = G. yanezi; HCH = H. chiliensis; TBR = T. bradleyi; OGI = O. gigantea; AOC = A. octodonensis; LDE = L. degusi; HYM = Hymenolepis sp.; PRO = Protospirura sp.; GRA = Graphidioides sp.; TRI = Trichuris sp.; PTE = Pterogodermatites sp.; SPH = S. phyllotios; TCH = Trichostrongylus sp.; SYP = Syphacia sp. La línea perpendicular a la escala representa el nivel significativo de las asociaciones entre especies.

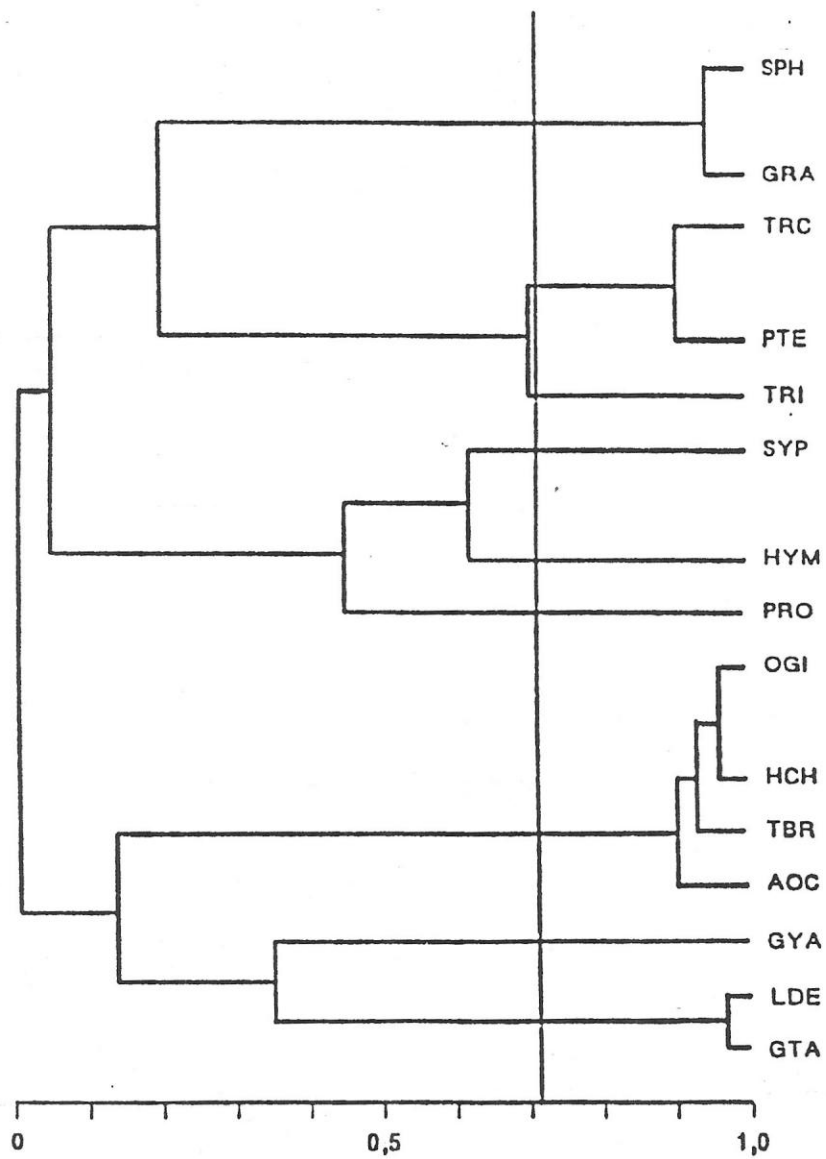


Figura 2.-

Con el fin de obtener una apreciación de la variación temporal de las helmintofaunas se utilizaron comparativamente datos obtenidos para O. degus en el sector de Lo Curro al Noreste de Santiago durante 1976 (Cattan et al. 1976; Cattan y George-Nascimento 1978). Considerando las diferencias microclimáticas entre Lo Curro y cada una de las localidades utilizadas en este trabajo, la comparación se sustenta en el hecho de que todas ellas corresponden a la zona central de Chile, con una condición macroclimática de tipo mediterránea árida o semi-árida y en la inexistencia de otro grupo de datos anteriores de alguna de las localidades estudiadas. Tal comparación (Tabla 4) sugiere que: 1) la prevalencia de individuos parasitados era mayor en 1976 y 2) con la excepción de L. degusi, tanto la prevalencia como la abundancia de cada uno de los parásitos era también mayor en 1976. El género Graphidioides no estuvo presente en la muestra de Lo Curro. Independientemente de los lugares muestreados, es evidente una variación temporal en la composición y abundancia en las infracomunidades de parásitos en O. degus.

III Papel del parentesco entre hospederos.

Al agrupar los roedores por familia, se comprobó que que existían diferencias en otras variables del parasitismo, más allá de la especificidad por parásito. Esta fue la diferencia más obvia ya que el intercambio dentro de cada

TABLA 4.- Comparación de prevalencias (%) y abundancias medias de helmintos de O. degus provenientes de muestreos de 1976 y 1990.

	Abundancias (\bar{x})		Frecuencias			
	1976	1990	1976	1990		
			Lo Curro	Peñuelas	Aucó	P. Jorge
<u>L. degusi</u>	3,6	9,9	27	59	0	0
<u>T. bradleyi</u>	1,4	0,1	64	0	11	5
<u>O. gigantea</u>	7,6	1,9	82	0	63	65
<u>H. chiliensis</u>	2,2	1,0	54	6	29	45
<u>A. octodonensis</u>	--	--	56	4	7	5
Total <u>O. degus</u> parasitados			94	78	74	75

familia existió, aunque fue de baja magnitud en octodóntidos y de regular magnitud en cricétidos. El intercambio de helmintos entre familias fue de muy bajo (Tabla 1). Q. dequs y S. cyanus comparten a Graphidioides yanezi y Octodonthoxys gigantea; algunos ejemplares de Graphidioides yanezi en S. cyanus fueron muy parecidos a Graphidioides taglei, pero faltando más antecedentes fueron considerados conservadoramente de acuerdo con su clasificación inicial. Dada la gran similitud entre ambos helmintos, es muy probable que parasiten a los dos octodóntidos, lo que debe ser dilucidado con el análisis de caracteres extramorfológicos. Graphidioides taglei fue localizado en algunos ejemplares de P. darwini en Peñuelas, en lo que parece ser la captura de un nuevo hospedero por parte del tricostrongílido. La presencia de una morfoespecie correspondiente también al género Graphidioides en P. darwini de Fray Jorge, implica por otra parte, que el género parece ser compartido por cricétidos y octodóntidos. El caso más notable de superposición lo constituyó A. olivaceus puesto que compartió tres de sus cuatro especies parásitas con A. longipilis. El cuarto helminto, fue relativamente frecuente en P. darwini. Tanto la prevalencia de individuos parasitados, como la abundancia de parásitos por ratón, fueron significativamente distintas entre las dos familias. Los octodóntidos presentaron valores mayores para las dos variables. Al

Tabla 5.- Comparación de la prevalencia de parasitados y abundancia de parásitos entre Octodontidae y Cricetidae. Comparación dentro de cada familia del peso (g) entre parasitados y no-parasitados.

Familia		Octodontidae	Cricetidae	P
Prevalencia		72 (53%)	64 (47%)	<0,003*
Abundancia ± (DE)		18,3 (4,9)	4,6 (1,0)	<0.002**
Replicabilidad		0,39	0,22	
peso corporal (g)	no-parasitados	101,3 ± 36	43,9 ± 16,3	
	parasitados	117,7 ± 38	46,0 ± 15,9	
	F	4,337	0,551	
	P	0,039	0,467	

* = Chi cuadrado; ** = prueba de Kruskal-Wallis.

considerar el conjunto de infracomunidades en cada familia, las de los octodóntidos mostraron un aumento en su predicibilidad, a diferencia de las de los cricétidos que siguieron manteniendo un bajo valor del coeficiente de replicabilidad. Por otra parte, al comparar el peso medio de los individuos parasitados contra los libres de parásitos, dentro de cada familia, sólo los octodóntidos mostraron diferencias significativas, siendo más pesados los especímenes parasitados. Los valores de frecuencia y abundancia, sumados a este último factor, permiten aceptar un efecto del tamaño del cuerpo sobre la expresión del parasitismo en la familia Octodontidae (Tabla 5). De acuerdo con este efecto, y considerando el mayor peso de los octodóntidos, se esperaba que estos presentaran un mayor número de especies, lo que no ocurrió. Sólo se encontró que una mayor proporción de individuos portaban más especies parásitas por ratón. Sin embargo, la distribución de frecuencias del número de helmintos por individuo, en cada familia, no se diferenció del azar en ambos grupos (Tabla 6).

El análisis discriminante utilizando 13 helmintos como variables para 241 infracomunidades asignó correctamente el 57,52% de las presentes en octodóntidos y el 98,44% de las propias de los cricétidos. La función discriminante entre estas familias fue estadísticamente significativa (chi

Tabla 6.- Distribución de frecuencias del número de
helminchos para cada familia de roedores.

N	Octodontidae		Cricetidae	
	Obs.	Esp.	Obs.	Esp.
0	28	32	66	65
1	38	36	45	45
2	27	21	19	20
3 o +	7	11	--	--
chi cuadrado	3,74	2 g.l.	0,04	1 g.l.
P	0,15		0,93	

cuadrado = 58,83 gl 12, $P < 0.001$) por lo cual se puede plantear que las especies que conforman estas helmintofaunas permiten separar adecuadamente estos dos grupos de roedores (Tabla 7).

IV Papel del tamaño del cuerpo

El peso de los roedores fue significativamente distinto, por lo que se esperaba también encontrar diferencias al comparar la prevalencia y abundancia de cada especie hospedero. La Tabla 8 muestra que efectivamente, se presentaron diferencias. Sin embargo, al separar entre individuos parasitados y no-parasitados (en similar forma que el tratamiento agrupado en familias), esta vez no aparecen diferencias sino sólo para A. olivaceus, el más pequeño de los roedores estudiados (Tabla 8). Al buscar una relación entre abundancia de parásitos y tamaño del cuerpo, sólo los octodóntidos exhibieron una correlación positiva y significativa ($r = 0,46$; $P < 0,001$). Este valor explicó el 21% ($R^2 = 0,2116$) de la varianza de la abundancia, en función del peso corporal. Al extraer los especímenes no-parasitados la correlación aumentó ($r = 0,52$; $P < 0,001$). R^2 explicó el 27% de la varianza en este caso (Figura 3). Tres helmintos de O. degus exhibieron correlaciones entre sus respectivas abundancias y el peso del hospedero: Graphidioides taglei, ($r_s = 0,35$; $P = 0,002$); Longistriata

Tabla 7.- Análisis discriminante entre 241 infracomunidades utilizando 13 helmintos como variables.

Grupo real	N	Predicciones (N, [%])	
		Octodontidae	Cricetidae
Octodontidae	113	65 [57,52]	48 [42,48]
Cricetidae	128	2 [1,56]	126 [98,44]

lambda	chi cuadrado	g.l.	P
0,776	58,83	12	< 0,001

Tabla 8.- Comparación del peso, prevalencia de parasitados y abundancia parasitaria entre cinco roedores de Chile central.

Espece	<u>Octodon</u> <u>degus</u>	<u>Spalacopus</u> <u>cyanus</u>	<u>Phyllotis</u> <u>darwini</u>	<u>Akodon</u> <u>longipilis</u>	<u>Akodon</u> <u>olivaceus</u>	P
Peso X(g)	124,4	84,9	48,7	47,8	26,0	0,001
± DE	36,5	17,6	15,8	12,5	5,8	
N	74	31	79	30	21	
Prevalencia	75,7	51,6	46,8	50,0	57,1	0,001
Abundancia	24,9	2,3	3,4	5,7	7,9	0,05
Peso de parasitados	125,9	89,5	49,4	50,8	28,5	
± DE	38,2	19,8	16,4	10,9	5,3	
N	56	16	37	15	12	
Peso de no parasitados	119,8	79,0	48,1	44,8	23,0	
± DE	38,5	14,6	15,5	13,6	5,3	
P	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,03	

degusi, ($r_s = 0,33$; $P = 0,005$) y Graphidioides yanezi ($r_s = 0,32$; $P = 0,006$). Entre los cricétidos, sólo Protospirura sp. mostró similar correlación entre su abundancia y el peso de A. longipilis ($r_s = 0,43$; $P = 0,01$).

V Papel de la población local

Se encontraron parásitos exclusivos en algunas localidades (Tabla 1). Así, tres especies en Q. degus y dos en P. darwini se encontraron sólo en Peñuelas. Una especie en éste último fue también exclusiva de Quebrada de la Plata. Varias especies parecieron ser propias de las localidades del norte. Para sustanciar esta evidencia, se realizaron dos tipos de análisis: primero se buscó algún patrón de similitud entre las infracomunidades de cada familia de roedores con un análisis de componentes principales (ACP) para cada una, tomando a cada helminto como una variable. Luego, para evidenciar grupos eventualmente no revelados con el ACP, se hizo un análisis de conglomerados con las comunidades componentes de cada roedor en las tres localidades del estudio, usando el índice de Pianka como base. En el ACP para Q. degus (se excluyó S. cyanus por exhibir sólo un helminto bien representado) el 52% de la varianza se agregó en los dos primeros componentes principales y el 67% en los tres primeros. El 49% de la varianza en los cricétidos se sumó en los tres primeros componentes (sólo 35% en los dos primeros). En un gráfico bidimensional para Q. degus (Figura 4)

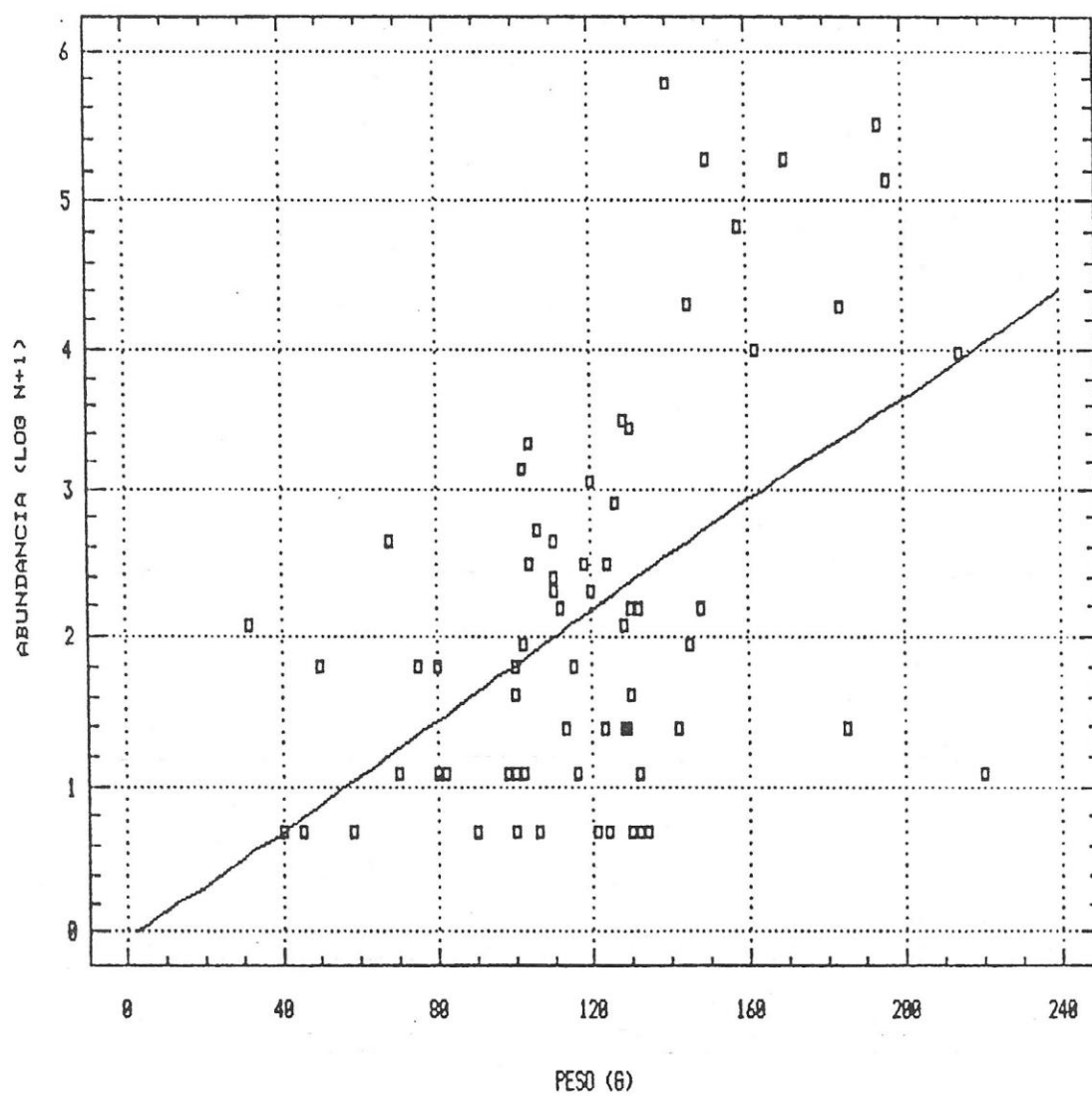


Figura 3.- Relación entre abundancia parasitaria y peso (g) de roedores octodóntidos.
Y = -0,042 + 0,018x r = 0,52 P < 0,001

es posible observar dos nubes de puntos que separan a las infracomunidades del norte (Fray Jorge y Aucó) de las de Peñuelas. El efecto es también muy claro en un gráfico tri-dimensional (Figura 5). En el caso de los cricétidos, ningún gráfico de los espacios reducidos de la varianza, permite establecer diferencias porque no hay discriminación entre localidades (Figuras 6 y 7).

Para el análisis de conglomerados, se sumaron todos los especímenes de cada especie parásita por separado, en cada roedor de cada localidad. Estos valores relativos permitieron diferenciar los grupos que presentaban alguna similitud en cuanto al nivel del parasitismo por cada especie de helminto. Con significación estadística ($P < 0,05$) en el 0,65 de similitud, siete grupos fueron discriminados (Figura 8). P. darwini forma un sólo conglomerado demostrando que sus especies parásitas no son exclusivas de ninguna localidad. Un segundo grupo fue el de Q. degus de Peñuelas, donde influye el grupo recurrente Graphidioides taqlei-Longistria-ta degusi. S. cyanus de Peñuelas forma un tercer grupo, debido a que el único helminto representado aquí es G. yanezi. Los dos octodóntidos forman el cuarto grupo que se puede denominar "nortino". Los dos Akodon conforman las tres últimas agrupaciones, donde no se observan diferencias entre grupos. La población de A. longipilis de Fray Jorge, se separa del resto por presentar mayor riqueza específica.

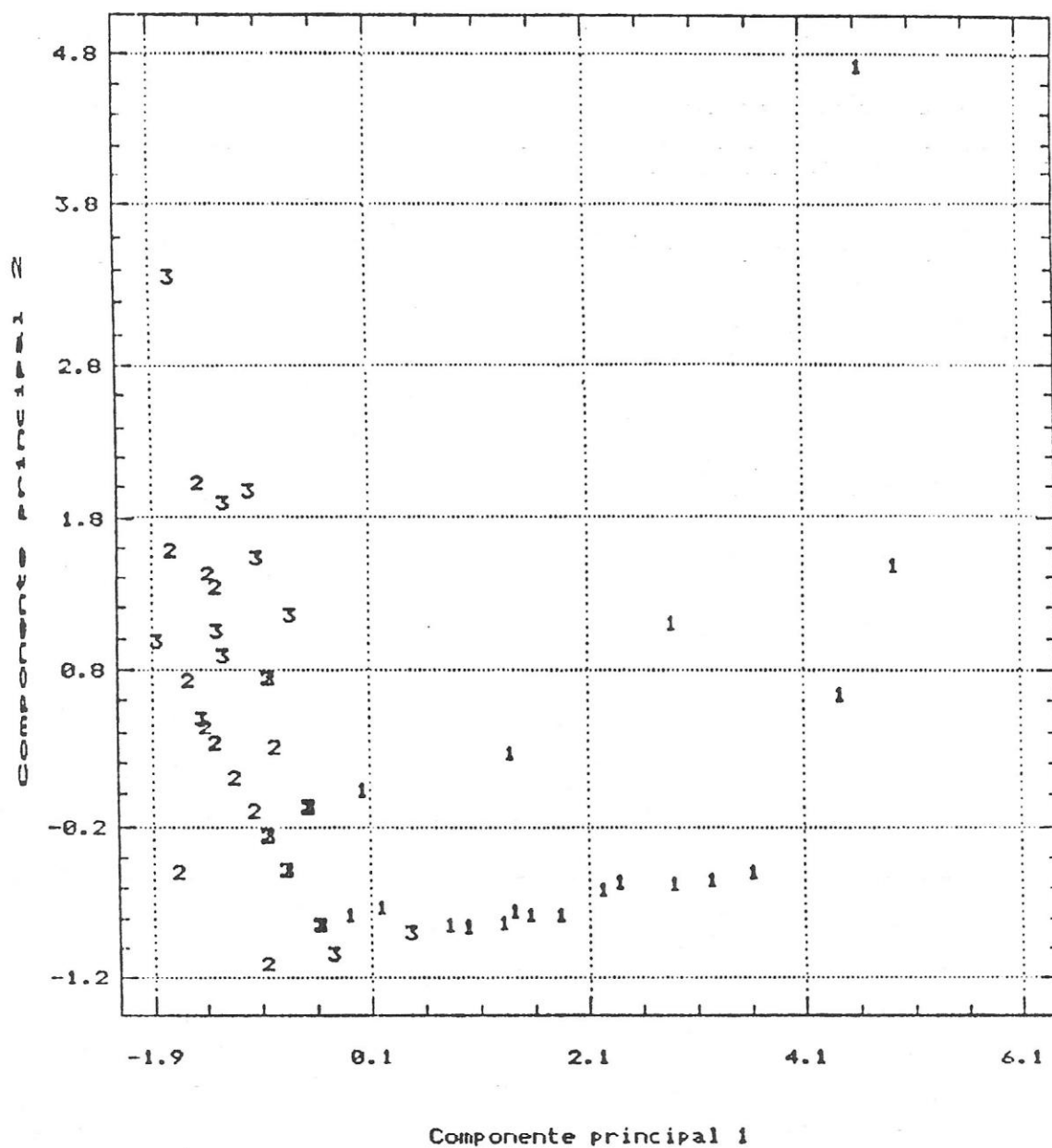


Figura 4.- Distribución de *Q. degus* en el espacio de los dos primeros componentes principales (51,7% de la varianza). La numeración al interior del espacio se conserva hasta la Figura 7 y significa: 1 = Peñuelas; 2 = Aucó; 3 = Fray Jorge.

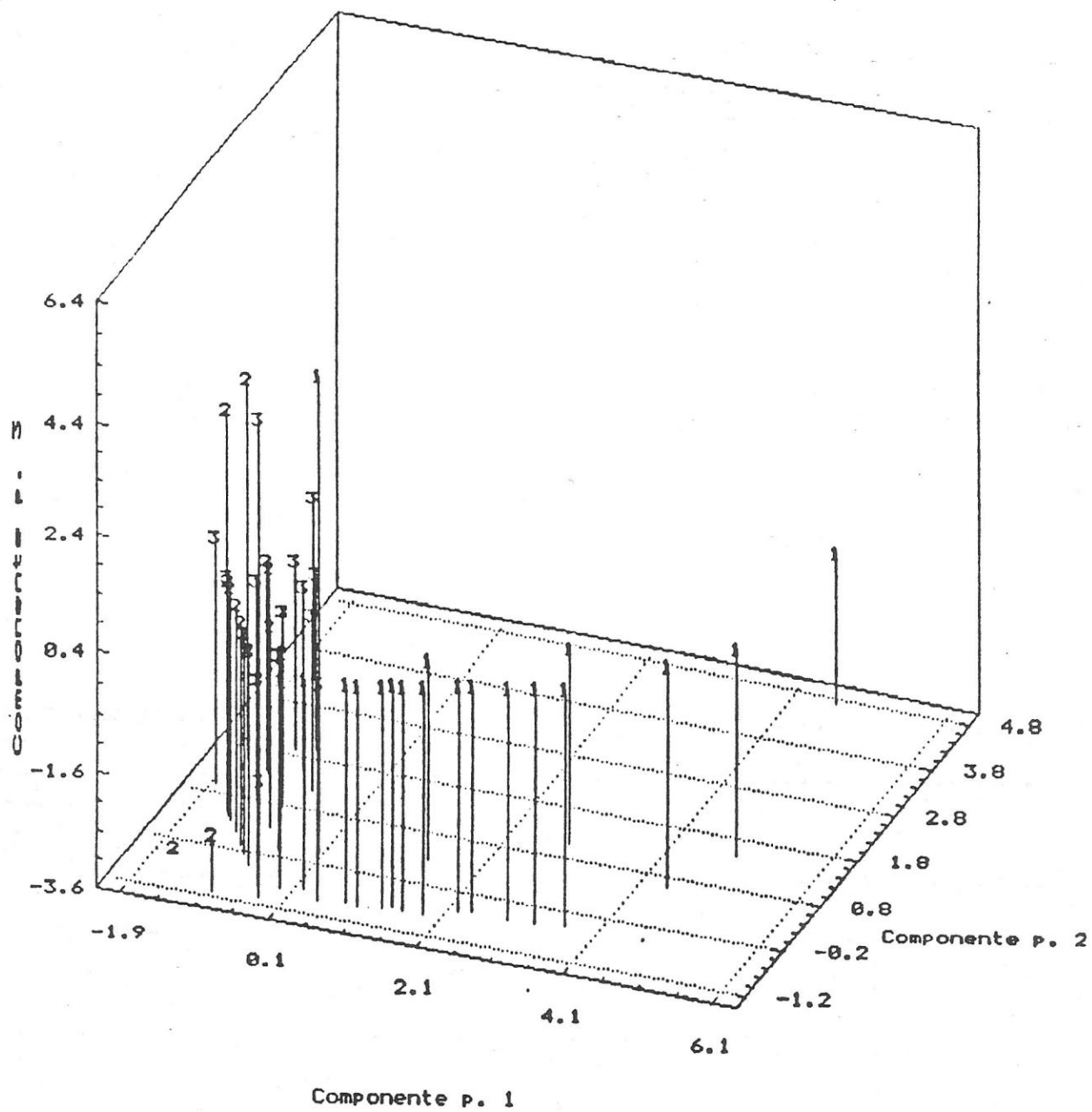


Figura 5.- Distribución de *O. degus* en el espacio de los tres primeros componentes principales (67% de varianza)

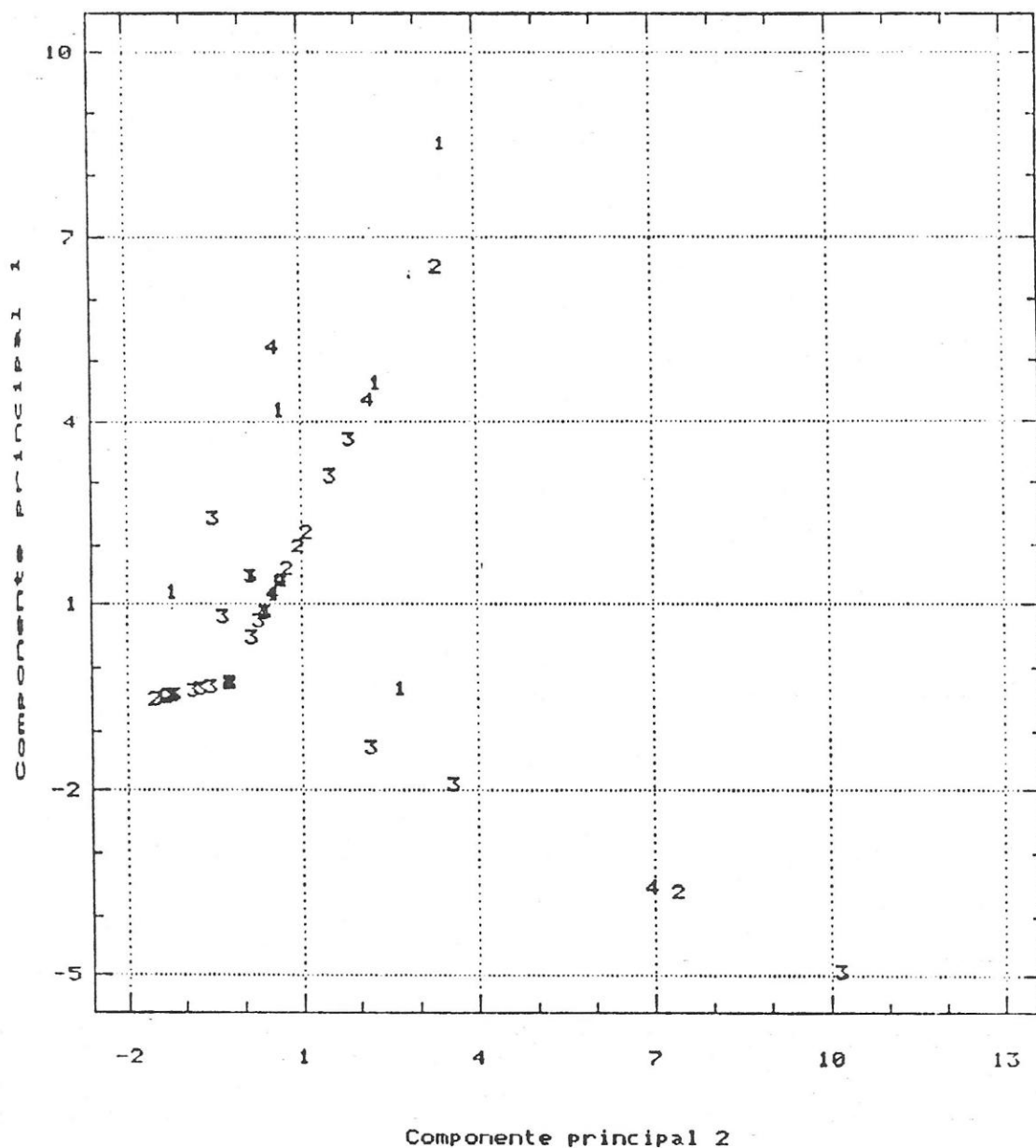


Figura 6.- Distribución de todas las infracomunidades de cricétidos en el espacio de los dos primeros componentes principales (35,2% de la varianza) (4=Quebrada de la Plata)

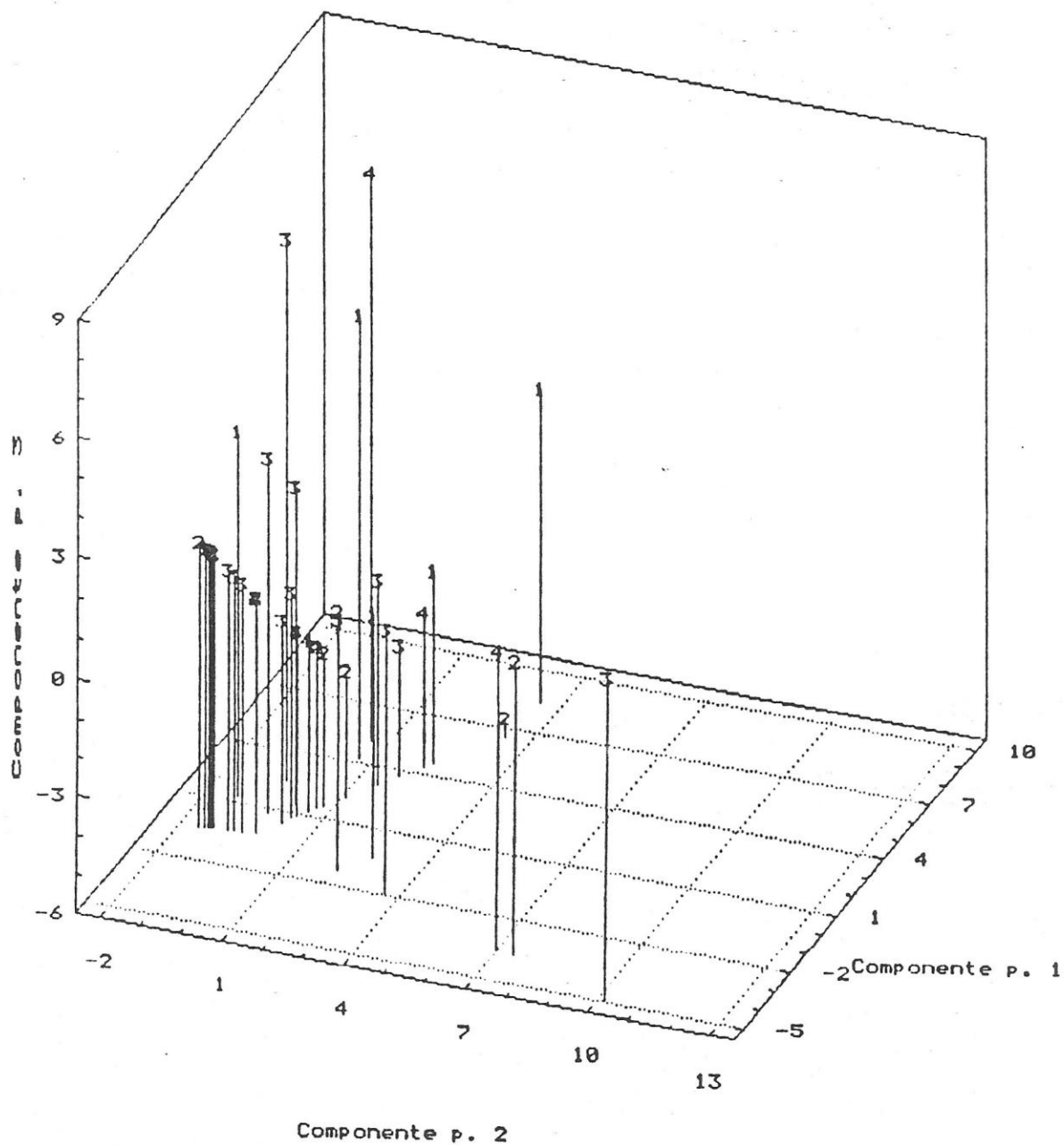


Figura 7.- Distribución de todas las infracomunidades de cricétidos en el espacio de los tres primeros componentes principales (49,2% de la varianza) (4= Quebrada de la Plata)

VI Papel de la dieta

Globalmente se pueden diferenciar tres tipos de dietas en los roedores del presente trabajo, siguiendo a Meserve (1981): preferentemente herbívoro, Q. degus; preferentemente granívoro, P. darwini y omnívoros, A. longipilis y A. olivaceus. El fosorial S. cyanus se consideró aparte, al alimentarse preferentemente de bulbos de amarilidáceas y tecofiláceas (geófitas en general) y raíces suculentas (Torres-Mura, com.pers.). Se esperaba que los omnívoros presentaran una mayor riqueza específica de helmintos. Esto no fue así, como se observa en los valores de la Tabla 2 para número de especies por roedor. Sin embargo, los omnívoros presentaron un mayor número relativo de helmintos cuya transmisión requiere de un hospedero intermediario. De los cinco helmintos de A. longipilis, cuatro (0,80) necesitan un intermediario y tres de cuatro (0,75) en A. olivaceus. Sin embargo, cinco de los 10 helmintos intestinales (0,50) de P. darwini también lo necesitan. En comparación, sólo uno de siete (0,14) de Q. degus necesita un intermediario (Figura 9).

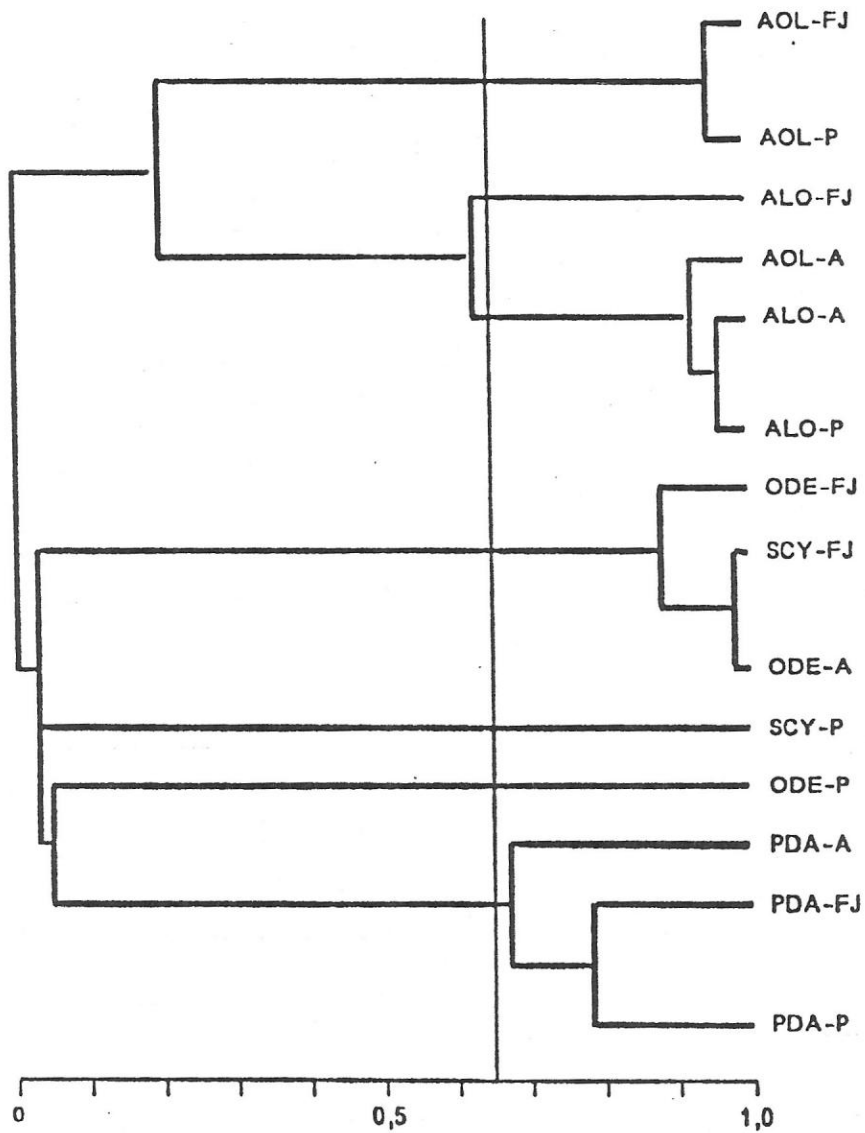


Figura 8.- Dendrograma de afinidades entre comunidades componentes de helmintos parásitos en roedores de Chile central. La línea perpendicular a la escala representa el nivel de asociaciones significativas. Las tres primeras letras en cada entrada indican el roedor; las que siguen indican la localidad.

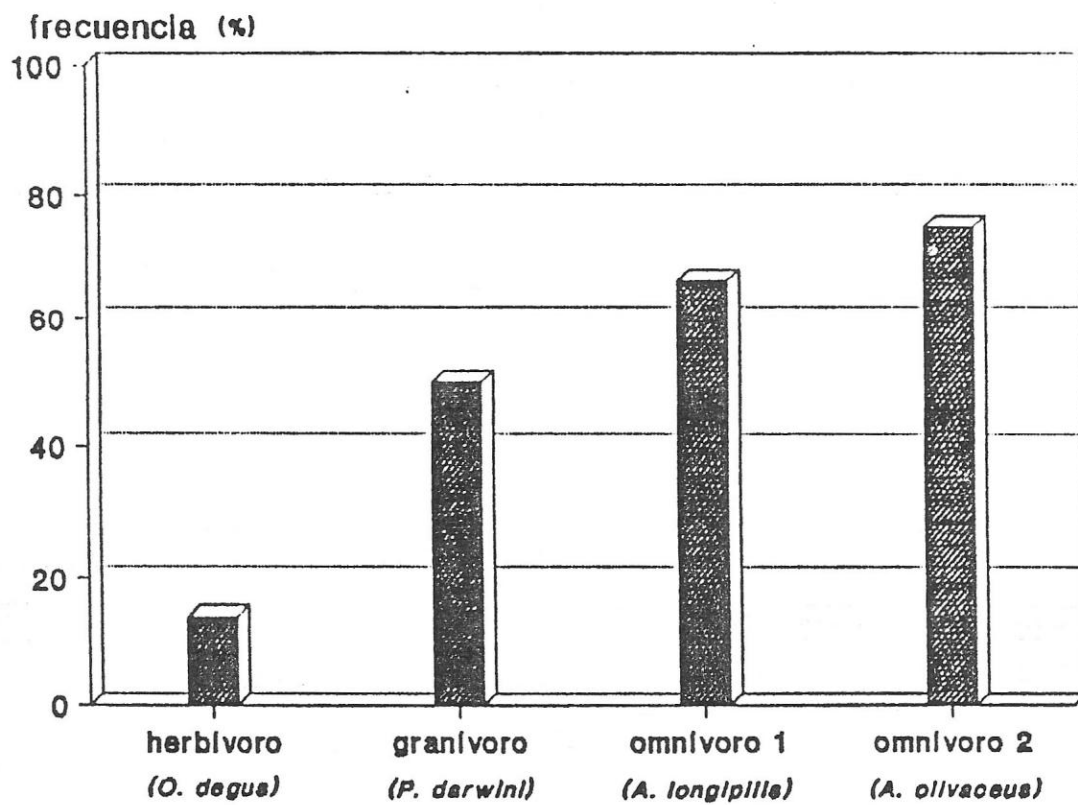


Figura 9.- Frecuencia de helmintos parásitos que necesitan un hospedero intermediario, en los roedores consignados según su dieta.

DISCUSION

El problema central de este trabajo es determinar si en los ensambles comunitarios de parásitos de roedores existen patrones de estructuras distintos del azar. En particular se quiere establecer el papel estructurador de los factores filogenéticos, parentesco entre hospederos y tamaño corporal de cada especie y de factores ecológicos como son el aislamiento geográfico entre las comunidades hospedadoras y diferencias dietarias entre los roedores.

I.- La estructura comunitaria de helmintos

El análisis de la estructura de estas comunidades debe considerar tres puntos importantes: i) la existencia de un patrón aislacionista o interactivo (Holmes y Price 1980, 1986), ii) la presencia de grupos consistentes de especies, esto es, grupos de especies centrales (Hanski 1982) y grupos recurrentes (sensu Fager 1957) y iii) la permanencia temporal de los ensambles (Esch et al 1990).

Existencia de un patrón definido

Holmes y Price (1986) plantean que las comunidades parasitarias en el nivel del individuo hospedero pueden ser

separadas en dos formas principales: a) las de forma "interactiva" o saturadas, donde la competencia entre las especies parásitas es el agente principal que modela la estructura de la comunidad y b) las de forma "aislacionista" donde no hay saturación de especies y por ende la disponibilidad de hábitat es considerable, no dando lugar a competencia. En este caso, la estructura comunitaria está en función principalmente de la respuesta individual al hábitat de cada parásito. Los ensambles comunitarios encontrados en este trabajo son ejemplos claros del segundo tipo de comunidad, el que ha sido descrito también por Rhode (1979) y Kennedy (1985) en peces y Goater et al. (1987) en salamandras.

En relación con esta dicotomía de comunidades interactivas o aislacionistas, Price (1980) ha planteado que los diferentes procesos que organizan las comunidades en los ectotermos (nichos "vacantes", no-interacción) comparados con los endotermos, posibilitan que en estos últimos, se den agrupaciones de especies y comunidades interactivas. La evidencia obtenida en los roedores estudiados, no avala esta hipótesis, para el caso de los endotermos. Los ensambles fueron pobres en especies, las abundancias promedio fueron bajas y, quedando gran parte del tracto intestinal disponible, los lugares utilizados como hábitat fueron pocos. Específicamente, algunos sectores de la mucosa del

estómago, el primer tercio del duodeno y el ciego. El resto del tracto se presentó casi invariablemente sin parásitos. Se puede plantear aquí, que la influencia del sitio como factor estructurador dentro del hospedero, es importante en estos ensambles.

Presencia de grupos consistentes

En relación con este punto, es esperable encontrar que algunos helmintos sean frecuentes (parasiten numerosos individuos) y también abundantes (exhiben grandes infrapoblaciones), como un hecho independiente del tipo de comunidad, interactiva o aislacionista. Estas características, propias de la especies centrales (responsables de los procesos de interacción) definidas por Hanski (1982), claramente no se presentaron en ningún helminto. Utilizando el mismo concepto de Hanski, todos los parásitos en estos roedores, a pesar de ser especie-específicos, corresponden a las denominadas especies satélites, es decir, infrecuentes y pobremente representadas. Estos hechos simultáneos (pobreza de especies, utilización restringida del microhábitat, y ausencia de especies centrales) diferencian notoriamente a estas comunidades de otras investigadas, tanto en mamíferos (Pence 1990) como en aves o peces (Esch 1990). Esto plantea un problema conceptual sea definiendo otro tipo de "comunidades" que incluyan estas agrupaciones de parásitos, o bien considerándolas como un caso especial de comunidades

"aislacionistas". En el presente caso, además de no existir especies centrales, tampoco se evidenciaron grandes grupos recurrentes. Sin embargo, sí hubo un grupo de especies especialistas, propias de cada roedor y sin capacidad aparente para colonizar otras especies. Esto traduce un fenómeno de especificidad parasitaria producto probable de una coespeciación. La evidencia obtenida en los roedores chilenos i) sugiere una gama continua desde las comunidades aislacionistas hasta las interactivas ii) hace aparente que el sitio -microhabitat- dentro del hospedero es un elemento estructurador de las comunidades de parásitos y iii) demuestra la existencia de parásitos de alta especificidad, pero de baja ocurrencia. Este último hecho restringe la aplicación de la hipótesis de especies centrales y satélites (Hanski, 1982) a las comunidades interactivas.

La comparación de estudios diversos como los de Bush y Holmes (1986), Stock y Holmes (1987) y Edwards y Bush (1989) sugiere que falta plasticidad en una clasificación binaria de las comunidades de parásitos. Además, comunidades ricas en especies y estas últimas muy bien representadas, ocupando además una alta proporción del microhábitat, han sido consideradas como aislacionistas. La conceptualización de un continuo análogo al continuo r-K de Pianka (1970) resuelve esta confusión, y posibilita además, sostener la probabilidad de evolución de una situación a otra.

Si se considera que factores climáticos afectan a los estados de vida libre de los parásitos y por ello pueden modificar tanto la composición como las abundancias, es también posible explicar con la idea del continuo la alternancia temporal de los tipos de comunidades para una misma helmintofauna.

Permanencia temporal de las comunidades

En relación con la permanencia temporal de las comunidades de parásitos, hay pocos antecedentes. Existen evidencias, en el ratón de bosque (Apodemus sylvaticus), que las infracomunidades de helmintos intestinales varían en espacio y tiempo, así como entre hospederos individuales (Montgomery y Montgomery 1989). La variación temporal es de carácter mensual para algunas especies y anual para otras. En el mismo hospedero se ha determinado que existen variaciones profundas de la helmintofauna en algunas localidades mientras que en otras no se observan cambios en períodos de cinco años (Montgomery y Montgomery 1990). Estas características (pocas especies y poco abundantes, baja estabilidad en la composición y en la abundancia relativa temporal del grupo), han permitido que la discusión sobre si un grupo de especies conforma una comunidad o un ensamble, se mantenga en el tiempo. Según Drake (1990), el uso inconsistente de "comunidad" es riesgoso al menos en dos formas: a) muchas agrupaciones ni siquiera tienen una insinuación de

las propiedades de una comunidad y b) distintos niveles o componentes de una comunidad (especies, gremios, sectores) son estudiados a guisa de "comunidades". El problema de estos planteamientos es el supuesto de existencia de propiedades estáticas (estabilidad, replicabilidad, invariabilidad) como elementos consistentes para caracterizar una comunidad.

En este estudio, la helmintofauna de O. degus es similar en las especies encontradas previamente por Cattán et al. (1976) en el sector de Lo Curro al Noreste de Santiago, pero la comparación, entrega algunos hechos de interés. En Lo Curro, el año 1976 estaban presentes O. gigantea y H. chiliensis dos oxyuros que en este trabajo, se encontraron, casi exclusivamente en las localidades del norte. Ningún Graphidioides se consignó tampoco en aquella oportunidad y aparecieron también dos especímenes parasitados con Physaloptera sp., nematodo encontrado esta vez en P. darwini. Como se desprende de esto, las especies son las mismas, pero la composición ha variado, desapareciendo de Peñuelas un oxyuro, quedando otro en calidad de ocasional y apareciendo un género con dos especies que no había sido consignado previamente. Al comparar con las localidades del norte, L. degusi desaparece de esos ambientes. Además, en la oportunidad anterior las prevalencias de infección por cada especie y las abundancias medias de cada una (con la excep-

ción de un helminto) fueron apreciablemente más altas que en esta ocasión. El sector de Lo Curro corresponde a la pre-cordillera sin ninguna connotación particular, que pudiera hacer pensar que las condiciones de microhábitat facilitarían allí la mayor parasitación de los roedores. Si se considera a Lo Curro un sitio equivalente por sus características macroclimáticas a los del presente trabajo, es evidente una diferencia temporal de las comunidades de parásitos, por lo que su predictibilidad (en cuanto a composición y abundancia relativa temporales) es baja. Por otra parte, habiendo detectado que estas comunidades en el muestreo anterior exhibieron mayores prevalencias para cada helminto y mayores abundancias (Cattan y George-Nascimento 1978), la explicación a las bajas cifras encontradas para las mismas variables podría relacionarse con los cambios climáticos. Todos los parásitos al estado huevo o como larvas, necesitan adecuadas condiciones de humedad relativa y temperatura del ambiente externo (Tagle 1978, Croll 1966). Por tal razón, era esperable encontrar una disminución del parasitismo en los roedores investigados, por muerte de huevos y larvas, ya que los dos años en los que se realizó el muestreo coincidieron con una fuerte sequía que se inició en 1987. Como se discute adelante, esto también afectó concomitantemente a las poblaciones hospederos, lo que puede haber tenido un efecto de sinergismo en la disminución de las infrapoblaciones, puesto que , bajo estas condicio-

nes, mueren preferentemente los hospederos con mayor grado de parasitación. En este caso huelga proponer la comparación con un muestreo realizado durante un período de pluviosidad normal. Es difícil separar los componentes de la interacción hospedero-parásito para estudiar el segundo componente en forma aislada. Si bien es cierto que en parasitismos complejos como los estudiados en aves, las interacciones entre parásitos parecen tener significación, en casos como el presente, las agrupaciones de parásitos pueden ser en gran medida, producto del medio externo y dependen más del propio hospedero y de sus relaciones con su medio que de la existencia de otros parásitos.

II.- Efecto de la relación de parentesco entre hospederos como factor estructurador

¿En qué medida fue importante la afinidad taxonómica entre hospederos para diferenciar las comunidades de cricétidos con las de octodóntidos?. Freeland (1983) y Toft (1986) entre otros, han resaltado la importancia de la especificidad de hospedero como elemento estructurador de ensambles comunitarios de parásitos. Al respecto, Brooks (1979) diferencia la co-evolución entre co-acomodación y co-especiación. El primer término se refiere a la adaptación mutua entre una especie parásita y su(s) hospedero(es) a través del tiempo e incluye parámetros tales como patogenicidad, especificidad de hospedero y sincronización de

ciclos de vida. En el sentido ecológico, que un parásito sea generalista (muchos hospederos) o especialista (uno o pocos hospederos), depende de su co-acomodación. La co-especiación se refiere a la cladogénesis de un parásito ancestral como resultado de, o concomitante con, la cladogénesis del hospedero (véanse Brooks 1988 y Wanntorp et al. 1990, para revisiones). No se dispone de estudios cladogénicos de los helmintos de roedores chilenos y más aún, existen pocas especies identificadas, hechos que imposibilitan una definición sobre el particular.

Al comparar entre octodóntidos y cricétidos, lo primero que resalta es que sólo una especie (Graphidioides taglei) es compartida por ambas familias. Los valores de magnitud (frecuencia y abundancia) de G. taglei en O. degus, encontrados, tanto en éste como en otros muestreos (Babero y Cattán 1975, Cattán, datos no publicados), permite establecer que se trata de una especie característica de O. degus y que su presencia en el cricétido P. darwini podría constituir un captura de hospedero, la que parece estar en proceso de co-acomodación (sensu Brooks 1979), dadas las bajas frecuencias de aparición del helminto en este roedor. Dentro de cada familia, el grado de sobreposición también es bajo (Figura 8): O. degus y S. cyanus comparten dos helmintos y P. darwini presenta un nematodo del género Trichuris, que con alto grado de certeza puede asignarse a

T. chiliensis (Babero, com. pers.). Esta especie fue descrita en A. longipilis (Babero et al. 1976), pero no fue encontrada en ningún espécimen de A. longipilis en esta oportunidad. Llama la atención el caso de A. olivaceus, puesto que tres de sus cuatro helmintos los comparte con A. longipilis y la cuarta con P. darwini. Con la excepción de las especies de A. olivaceus, parece existir un alto grado de especificidad parasitaria la que se constituye como el principal elemento estructurador de estos ensambles de parásitos.

Bush y Holmes (1986) y Stock y Holmes (1987a y b) conceden importancia a la especificidad de hospedero, encontrando que la mayor parte de las especies centrales son especialistas. La especificidad de hospedero aparece en este estudio como el principal elemento estructurador. Sin embargo, como también se desprende de estos resultados, la especificidad a nivel de familia de los roedores puede tener una función estructuradora para estos ensambles. Como se observa en la Tabla 5, existe una mayor prevalencia, abundancia y replicabilidad en los octodóntidos. Además, en estos roedores el peso promedio de la familia respectiva, constituye un elemento diferenciador entre especímenes parasitados y los libres de infección, lo que no ocurre en los cricétidos. Al agrupar las infracomunidades de los 13 helmintos mejor representados, es posible discriminar los

dos grupos de roedores como entidades diferentes, especialmente en los cricétidos donde los parásitos permiten clasificar, casi sin excepciones a cada ratón dentro de su grupo (Tabla 7). Concluyo en este punto, que estas diferencias necesariamente traducen otras, propias de la fisiología de estos roedores o de su co-adaptación diferencial al parasitismo. En resumen, los resultados del presente trabajo, i) aportan evidencia que apoya el papel estructurador de la especificidad de hospedero para las comunidades de parásitos y ii) confirman diferencias estructurales de las helmintofaunas atribuibles a las diferencias propias entre familias de hospederos, filogenéticamente distanciadas.

III.- El tamaño corporal como factor estructurador

¿En qué medida es el tamaño del cuerpo un factor estructurador de estos ensambles de helmintos parásitos? George-Nascimento e Iriarte (1989) encontrando una relación directa entre tamaño corporal y abundancia de parásitos en peces, sugieren comparar las infracomunidades a determinados tamaños corporales del hospedero, como una forma de evidenciar las diferencias producidas por cambios ontogenéticos. En la presente investigación, la relación encontrada entre la magnitud del parasitismo y el peso de los octodóntidos puede ser explicable por dos hipótesis: i) la ontogenia produce mayores cambios en la conducta alimentaria de los octodóntidos que en la de los cricétidos. Por ejemplo,

un aumento en la diversidad de la dieta consumida. Esto implicaría un aumento a su vez de las probabilidades de adquirir parásitos cuyas larvas se encuentren vehiculizadas por los componentes de tales dietas. ii) Alternativamente, puede sugerirse que la ontogenia provoca en los octodóntidos una especialización dietaria y que por co-evolución, sus parásitos maximizarían sus estados larvales infectantes en los recursos preferentemente seleccionados. De tal manera, a mayor peso, mayor consumo de estos recursos y por ende, mayor ingestión de larvas.

Como se planteaba antes, el tamaño del individuo ha sido homologado a una isla, así como también el tamaño de sus poblaciones o el rango de distribución de la especie (Kuris 1980). En relación con el tamaño promedio del hospedero, éste no mostró relación con la riqueza específica de helmintos que portaban los roedores (Tabla 2). Estos hospederos exhibieron prevalencias y abundancias parasitarias distintas entre ellos (Tabla 8), pero que no estuvieron correlacionadas con el peso corporal. Estas diferencias son más bien producto de las características propias de la helmintofauna particular de cada roedor. Específicamente procesos naturales de vida y muerte de cada parásito lo que produce acumulaciones diferenciales de cada uno. La sumatoria de estos procesos es la causa más probable de las diferencias en la magnitudes comunitarias estudiadas. Como se

anotó anteriormente, factores exógenos, como el efecto diferencial de la temperatura y humedad ambiente sobre los estados infectantes de los parásitos de cada roedor son importantes para definir las cantidades efectivas de larvas que pueden colonizar un hospedero en un lugar y tiempo determinados. En relación con el peso y riqueza específica de parásitos, Price y Clancy (1983) encontraron que el tamaño de los hospederos explicaba el 26% de la varianza de nematodos mientras que George-Nascimento (1987) encontró que este factor explicaba el 32% de la varianza de los géneros de parásitos en peces de Norteamérica. En este estudio, la riqueza de especies parece estar más relacionada con los hábitos alimentarios de cada roedor, que con el peso promedio de cada especie, como se discute más adelante. El peso sin embargo, fue importante para discriminar entre especímenes parasitados y no-parasitados en A. olivaceus, lo cual puede ser congruente con su omnivoría (Meserve 1981). Si se aceptan cambios conductuales en la ontogenia, relacionados con aumentar la búsqueda de alimento y explorar nuevos recursos, era esperable que los dos Akodon mostraran un mayor efecto ontogenético, dadas sus dietas más omnívoras. En este sentido, animales más viejos (más grandes), incorporarían en su dieta mayor cantidad de presas (y de mayor tamaño) responsables de la transmisión de los estados infectantes. Se puede suponer entonces, un tamaño crítico para A. olivaceus que le permita investigar nuevos recursos, momen-

to desde el cual comienza a infectarse más frecuentemente. Comparativamente, los cricétidos son más vagabundos y menos fieles al sitio que los octodóntidos (Contreras, com. pers.).

En la determinación de los valores de abundancia hay que considerar, i) el grado de inmunidad generado en la ontogenia del hospedero frente a algunos helmintos (Wakelin 1976) y ii) los cambios que ésta pueda experimentar frente a los intentos de colonización por otros parásitos (Stock y Holmes 1988). Behnke (1975) por ejemplo, ha demostrado la capacidad de rechazo inmune que se produce en el ratón doméstico (Mus musculus) frente a la incorporación de nematodos a su intestino. Este hecho podría contrarrestar el supuesto efecto de la diversidad de dieta, y se ha considerado como una de las causas de la sobredispersión (distribución agregada en algunos pocos individuos) de algunos helmintos (Behnke y Wakelin 1973). La respuesta inmune del hospedero es un elemento que oscurece los patrones comunitarios, puesto que si su efecto es regulador para la infra-poblaciones de algunos helmintos, resulta difícil separarlo de otros efectos causados por interacciones entre parásitos, dieta o cambios conductuales.

Como se planteaba anteriormente, sólo los octodóntidos exhibieron una correlación entre su tamaño corporal y la

intensidad de parasitación. Esta relación se debió principalmente a los tres tricostrongilidos G. taglei, G. yanezi y L. degusi. Las características de la transmisión de estos los helmintos por consumo de larvas infectantes trepadas en el pasto, apoyan la hipótesis que se producen cambios dietarios asociados a cambios de conducta en la ontogenia, relacionados con la adquisición de una mayor experiencia para explorar nuevos recursos alimentarios en los animales adultos (mayor tamaño). Esto aumenta la probabilidad de ingerir estados infectantes de helmintos. El grado de fidelidad al sitio limitaría la mayor o menor cantidad de recursos factibles de explorar y consumir.

El aislamiento geográfico como factor estructurador

En relación con la acción ejercida por la separación geográfica entre las poblaciones de hospederos, existen dos situaciones distintas que deben considerarse: i) el efecto del parche, en el sentido de la existencia de condiciones ambientales en determinadas localidades que permiten la evolución de un determinado parásito y ii) el efecto de la población local de hospederos y del medio ambiente particular en la riqueza específica encontrada en cada localidad. Como se desprende de la Tabla 1, no todas las especies parásitas están presentes en los mismos lugares. Por otra parte, el examen de la Figura 8 demuestra la existencia de comunidades componentes diferenciadas por localidad, prefe-

rentemente en los octodóntidos, lo que sugiere varias interpretaciones: i) la más simple es que los parásitos no se encuentran representados en todas las localidades del rango de distribución de su hospedero por fenómenos aleatorios (Dobson 1990); ii) dadas las bajas prevalencias de todos los helmintos, su ausencia de un determinado lugar es un problema de insuficiente muestreo (Gregory 1990); iii) el muestreo ocurrió en una época cuando un determinado parásito estaba en la parte baja de su ciclo, disminuyendo la probabilidad de su encuentro; iv) los parásitos expuestos a condiciones adversas (sequía) son afectados diferencialmente por las variaciones ambientales locales; v) la distribución parcelada de los helmintos obedece a la existencia de un continuo de lugares en los cuales las condiciones históricas y ecológicas han permitido o no el establecimiento de distintas especies. Edwards y Bush (1989) han encontrado diferencias entre las comunidades de helmintos parásitos en poblaciones de avocetas (Aves), relacionadas con características ambientales del tipo de localidad de cada una. Bush y Holmes (1986b) atribuyen una menor importancia al lugar de origen de la población de hospederos, destacando la disponibilidad diferencial de hospederos intermediarios en cada localidad. Muzzall (1991) da relevancia a la comunidad compuesta como un elemento importante en la determinación de la composición de las infracomunidades de helmintos parásitos de salamandras (Amphibia). Kinsella (1988) en

roedores ha comunicado fuertes diferencias de riqueza parasitaria en dos poblaciones de Oryzomys palustris, provenientes de diferentes marismas en Florida, las que atribuyó a distintas disponibilidades ambientales y a condiciones de salinidad de los hábitats.

Es evidente que la presencia o ausencia de hospederos intermediarios en una localidad es suficiente para prevenir la existencia de un parásito que depende de tal intermediación, por lo que es lógico esperar diferencias debidas a la disponibilidad de tales organismos. Sin embargo, la situación no es tan clara cuando se trata de parásitos monoxenos (de ciclo directo). En este caso, diferencias de microhábitat, tales como la salinidad advertida por Kinsella (1988) o la humedad relativa o temperatura del suelo, deberían ser las causas de tales diferencias. La evolución de las poblaciones del hospedero a nivel local, sus restricciones geográficas y la vagilidad del mismo, podrían explicar que luego de extinciones locales de algunos parásitos, éstos no pudiesen re-colonizar tales poblaciones. Así, desaparecerían de algunas localidades del rango geográfico del hospedero. La evidencia generada por el análisis de componentes principales (Figuras 4 a 7) sustenta la hipótesis que la localidad aporta a la variabilidad de la estructura de las comunidades de helmintos, al menos para los octodóntidos. Si consideramos que el muestreo fue suficiente (más de

6.500 trampas noche) y que metodológicamente se evitó el efecto estacional, la explicación más parsimoniosa para la presencia o ausencia de especies parásitas en localidades donde las condiciones de microhabitat no son muy distintas, es que se han producido extinciones locales de algunos helmintos, los que no se han recuperado particularmente por los años de sequía. Este efecto se ha agudizado por el efecto climático sobre los roedores los cuales han sufrido una disminución en sus densidades y también una fuerte disminución en sus tamaños corporales. Esto último se aprecia al comparar los valores en la Tabla 8 con los comunicados por Iriarte et al. (1989) para los alrededores de Santiago (20 km al este) y por Meserve y Le Boulengé (1987) para Fray Jorge.

Planteo entonces, que las menores densidades aumentan las dificultades para acceder a un hospedero, por ende mayores cantidades de larvas pueden morir antes de colonizar. Por otra parte, los menores tamaños corporales de los roedores, encontrados en estos dos años de muestreo, pueden reflejar una escasez de recursos alimentarios y un probable aumento de la mortalidad, particularmente de los especímenes más parasitados (véanse Anderson y May 1979, May y Anderson 1979 para una revisión sobre mortalidad aditiva del parasitismo), lo que resultaría en una mayor exclusión de parásitos del sistema. Este efecto sería diferencial entre

localidades, dependiendo del grado de sequía que afectó a cada una, lo que restringiría a algunas especies de helmin-
tos a determinados sitios.

Efecto de la dieta como factor estructurador

¿Qué papel juega el régimen alimentario del hospedero? De acuerdo con Kennedy et al. (1986) una comunidad de hel-
mintos será más diversa y sus especies mejor representadas en la medida que el hospedero consuma una dieta más diver-
sa. Este aspecto ha sido considerado en diversos trabajos (véanse Kennedy 1976 y Moore 1987 para revisiones) puesto que numerosos parásitos dependen de las relaciones trófi-
cas de su hospedero para su transmisión. En general, existe consenso sobre la importancia de la presencia de un inter-
mediario para la existencia de un determinado parásito. Esto es esencialmente importante en la estructura de las
helmin-
tofaunas de carnívoros (véanse Price 1980, Pence y Eason 1980, Tiekotter 1985).

En el caso de los roedores de Chile central existen también diferencias derivadas de sus hábitos alimentarios. Estos han sido estudiados en diversas oportunidades (Meser-
ve 1981, Meserve et al. 1983, 1984, Glanz 1984) y aún cuan-
do existen marcadas diferencias estacionales o regionales, en general los roedores de este trabajo pueden ser diferen-
ciados por las preferencias sobre especies vegetales o ani-

males que consumen en sus dietas. Como se aprecia en la Figura 9, estas diferencias se expresan en el distinto número de especies parásitas que necesitan un hospedero intermediario en estos roedores. O. degus presenta una sola especie (A. octodonensis) cuyo intermediario es probablemente un ácaro oribátido (intermediario característico de numerosos cestodos; véanse Tagle 1970, Noble y Noble 1982, Denegri y Alzuet 1992), mientras que los cricétidos presentan, además de los cestodos, nematodos cuya transmisión depende de insectos. La aparición de varias especies mediadas por insectos en P. darwini debe entenderse como una respuesta del roedor a las condiciones de tres años de sequía, puesto que no ha sido consignado nunca como un insectívoro propiamente tal.

El consumo selectivo sobre un sólo hospedero intermedio llevaría al establecimiento de comunidades pobres en especies, pero con grandes infrapoblaciones, mientras que la mayor diversidad de dieta permitiría la permanencia de comunidades de parásitos más ricas. En el caso de estos roedores, la hipótesis previa no es aplicable, puesto que las infrapoblaciones fueron pobres en especies y poco abundantes. Esto último hace plantear dos posibilidades: 1) que las adversas condiciones climáticas han afectado también a la fauna de insectos, lo que se traduce en un bajo valor de transmisión de estados infectantes o 2) la falta de antece-

dentes sobre los ciclos biológicos de estos parásitos y la apropiada identificación de intermediarios, impide entender en mejor manera el valor de la dieta como estructurador de patrones comunitarios en estos roedores.

Epilogo

En el sentido empleado por Holmes y Price (1986) al examinar la existencia de patrones de asociación de especies parásitas, las infracomunidades presentes en los roedores chilenos definitivamente corresponden a un tipo de comunidad aislacionista, con una ausencia de interacción entre sus componentes. Es interesante notar que a pesar de las distancias en historia evolutiva entre cricétidos y octodóntidos en Sudamérica (Contreras et al. 1987, Caviedes e Iriarte 1989, Marquet 1989), no existieron contrastes marcados entre el tipo de comunidad de sus respectivas helmintofaunas. Sin embargo ellas estuvieron claramente estructuradas con distintos parásitos y exhibieron relaciones hospedero-parásito también distintas. Aún cuando los antecedentes corresponden a un período de fuerte sequía, los datos anteriores de que se disponía para O. degus avalan la existencia de variaciones temporales de las magnitudes de estas comunidades. Los bajos valores de prevalencia como de intensidades abogan por la realización de un estudio comparativo de largo plazo, que incorpore períodos consecutivos de años normales y años secos. En síntesis, la evi-

dencia obtenida, permite plantear que la especificidad de hospedero es para estas comunidades de parásitos, el principal factor estructurador. La ausencia de relaciones claras entre número de helmintos por infracomunidad con el tamaño corporal, impiden asignarle a éste un papel importante como elemento estructurador, pero algunas relaciones entre el tamaño corporal y la abundancia de parásitos sugieren cambios en la ontogenia relacionados con la mayor probabilidad de infectarse. El efecto de la localidad permite identificar comunidades componentes de parásitos diferenciadas principalmente por la aparición de helmintos exclusivos de algunos sitios. Los cambios de dieta sugeridos por la evidencia obtenida, explican también el mayor número de helmintos transmitidos por intermediarios que estuvieron presentes en estas helmintofaunas y le asignan también a la dieta un papel estructurante.

Por otra parte, el fuerte contraste con los estudios realizados en aves y en peces hacen pensar en distintos factores estructuradores para cada Clase, lo que se traduce en la necesidad de postular nuevas hipótesis que den cuenta de estas grandes diferencias. Es probable que condiciones no investigadas hasta hoy, derivadas por ejemplo, de los diferentes metabolismos puedan dar cuenta en parte de estas diferencias. Debe investigarse además lo que puede ser un patrón general de estructura de comunidades de pará-

sitos, en el cual las diferencias encontradas entre distintos taxa, no sean más que distancias entre varios puntos de una sola relación global. Comparaciones preliminares entre comunidades de helmintos parásitos en peces marinos, peces de agua dulce, aves y mamíferos hacen evidente un mayor potencial para formar comunidades interactivas en aves y peces marinos, pero esto necesita una más rigurosa comprobación.

CONCLUSIONES

- 1.- Las comunidades de helmintos intestinales de roedores chilenos pueden ser descritas como comunidades estructuradas en forma aislacionista, exhibiendo una baja riqueza específica, baja intensidad, ausencia de especies nucleares y de grupos recurrentes.
- 2.- Existe evidencia para plantear que el principal factor estructurador de estas comunidades es la especificidad de hospedero.
- 3.- El tamaño corporal no explica las diferencias en riqueza específica de parásitos mientras que la abundancia de algunos helmintos, presenta asociación positiva con el tamaño de su hospedero.
- 4.- La localidad geográfica es también un factor estructurador de estas comunidades, al aportar diferentes parásitos.
- 5.- Las distintas especies que componen la dieta de estos roedores, permiten explicar la variabilidad del número de especies parásitas transmitidas por un hospedero intermedio.

REFERENCIAS

- Allen TFH & TW Hoekstra (1990). The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organization in ecology. *J. Veget. Sci.* 1: 5-12
- Anderson RC, AG Chabaud & S Willmott (1989) CIH keys to the nematode parasites of vertebrates N°1 - 10 CAB International Institute of Parasitology. Oxon, UK
- Anderson RM & RM May (1979). Population biology of infectious diseases. *Nature* 280: 361-367
- Babero BB & PE Cattán (1975). Helmintofauna de Chile III: Parásitos de Octodon degus con la descripción de tres nuevas especies. *Bol. Chile. Parasitol.* 30: 68-76
- Babero BB & PE Cattán (1980). Helmintofauna de Chile VIII.: Graphidioides yanezi n. sp. nematodo del roedor Spalacopus cyanus. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.* 37: 325-328
- Babero BB & RB Murúa (1987). The helminth fauna of Chile X. A new species of whipworm from a chilean rodent. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 106: 190-193
- Babero BB & RB Murúa (1990). A new species of whipworm from a south american hystricomorph rodent. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 85: 211-213
- Babero BB PE Cattán & C Cabello (1976a). Trichuris bradleyi sp.n., a whipworm from Octodon degus in Chile. *J. Parasitol.* 61: 1061-1063
- Babero BB PE Cattán & C Cabello (1976b). A new species of whipworm from Akodon longipilis in Chile. *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 95: 232-235

- Behnke JM (1975). The effect of immunosuppressive agents on infection with Aspiculuris tetraptera in abnormal host. *Parasitology* 71: 115-121
- Behnke JM & D Wakelin (1973). The survival of Trichuris muris in wild population of its natural hosts. *Parasitology* 67: 157-164
- Betterton C (1979). The intestinal helminths of small mammals in the Malaysian tropical rain forest: patterns of parasitism with respect to host ecology. *Int. J. Parasitol* 9: 313-320
- Brooks DR (1979). Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Syst. Zool.* 28: 299-307
- Brooks DR (1980). Allopatric speciation and non-interactive parasite community structure. *Syst. Zool.* 29: 192 - 203
- Brooks DR (1988). Macroevolutionary comparison of host and parasite phylogenies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 235 - 259
- Bush AO & JC Holmes (1986a). Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Can. J. Zool.* 64: 132-141
- Bush AO & JC Holmes (1986b). Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Can. J. Zool.* 64: 142-152
- Caswell H (1978). Predator-mediated coexistence: a non equilibrium model. *Am. Nat* 112: 127-154
- Cattan PE & M George-Nascimento (1978). Algunas relaciones entre el roedor Octodon degus y su carga parasitaria intestinal. *Rev. Ibér. Parasitol.* 38: 505-514

- Cattan PE & M George-Nascimento (1982). Estado actual de la parasitología de mamíferos silvestres chilenos. Pub. Oc. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile) 38: 117-127
- Cattan PE, M George-Nascimento & J Rodriguez (1976). Primeras observaciones sobre las variaciones poblacionales de los helmintos del degu, Octodon degus. Bol. Chile. Parasitol. 31: 16-20
- Caviedes CN & AW Iriarte (1989). Migration and distribution of rodents in central Chile since the Pleistocene: the palaeogeographic evidence. J. Biogeog. 16: 181-187
- Contreras LC, JC Torres-Mura & JL Yañez (1987). Biogeography of Octodontid rodents: an eco-evolutionary hypothesis. Feldiana: Zool 39: 401 - 411
- Croll NA. (1966). Ecology of parasites. Harvard Univ. Press. Cambridge
- Denegri GM & AB de Alzuet (1992). Dominancia mensual de ácaros oribátidos (Acarina) en una zona endémica a la cestodiasis ovina. Parasitología al día 16: 25-28
- Di Castri F (1968). Esquisse écologique du Chili En: Biologie de l'Amerique Australe Tome IV. CRNS. Paris
- Di Castri F & ER Hajek (1976). Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Acad. Univ. Católica. Chile
- Dobson AP (1990). Models for multi-species parasite-host communities. In: Esch GW, AO Bush & JM Aho (eds). Parasite communities: pattern and processes. Chapman and Hall, NY
- Dobson AP & PJ Hudson (1986). Parasites, disease and the structure of ecological communities. Trends Ecol & Evol 1: 11 - 14

- Drake JA (1990) Communities as assembled structures: do rules govern pattern? Tree 5: 159 - 164
- Durette-Desset MC, MA Denke & R Murúa (1976). Présence chez un rongeur du Chili d'un nematode Inglamidinae (sub. fam. nov.). Ann. Parasitol. Hum. & Comp. 51: 453 - 460
- Edwards DD & AO Bush (1989). Helminths communities in avocets: importance of the compound community. J. Parasitol. 75: 225-238
- Esch GW, AO Bush & JM Aho (1990). Parasite communities: patterns and processes. Chapman & Hall, NY
- Fager EW (1957). Determination and analysis of recurrent groups. Ecology 38: 586 - 595
- Fager EW & JA McGowan (1963). Zooplankton species groups in North Pacific. Science 140: 453 - 460
- Forrester DJ, DB Pence, AO Bush, DM Lee & NR Holler (1987). Ecological analysis of the helminths of round-tailed muskrats (Neofiber alleni True) in Southern Florida. Can. J. Zool. 65: 2976-2979
- Freeland WJ (1979). Primate social groups as biological island. Ecology 60: 719 - 728
- Freeland WJ (1983). Parasites and the coexistence of host animal species. Am. Nat. 121: 223 - 236
- Fuentes ER (1989). Ecología: Introducción a la teoría de poblaciones y comunidades. Ed. Univ. Católica, Santiago
- Fulk GW (1975). Population ecology of rodents in the semiarid shrubland of Chile. Ocass. Paper Mus Tex Tech Univ 33: 1 - 40

- Glanz WE (1984). Ecological relationships of two species of Akodon in central Chile. J. Mamm. 65: 433-441
- George-Nascimento MA (1987). Ecological helminthology of wildlife animal hosts from South America: a literature review and a search for patterns in marine food webs. Rev. Chile. Hist. Nat. 68: 181 - 202
- George-Nascimento M & JL Iriarte(1989). Las infracomunidades de parásitos metazoos del chancharro Helicolenus lengerichi Norman, 1937 (Pisces, Scorpanidae): un ensamble no interactivo de especies. Rev. Chile. Hist. Nat. 62: 217 - 227
- Goater TM, Esch GW & AO Bush (1987). Helminth parasites of sympatric salamanders: ecological concepts at infracommunity, component and compound community levels. Am. Midl. Nat. 118: 289 - 300
- Gregory RD (1990) Parasites and host geographic range as illustrated by waterfowl. Funct. Ecol. 4: 645 - 654
- Hanski I (1982). Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. Oikos 35: 210 - 221
- Holmes JC (1973). Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation and their importance to the development of helminth communities. Can. J. Zool. 51: 333 - 347
- Holmes JC & R Podesta (1968). The helminths of wolves and coyotes from the forested region of Alberta. Can. J. Zool. 46: 1193 - 1204
- Holmes JC & PW Price (1980). Parasite communities: the role of phylogeny and ecology. Syst. Zool. 29: 203 - 213

- Holmes JC & PW Price (1986). Communities of parasites. En: Anderson DJ & J Kikkawa (eds) Community ecology: pattern and process 187 - 213. Blackwell Sci. Pub. Oxford
- Huntley B & Webb T (1989). Migration: species response to climatic variation caused by changes in the earth's orbit. J. Biogeogr. 16: 5 - 19.
- Iriarte JA, LC Contreras & FM Jaksic (1989). A long term study of a small mammal assemblage in the central chilean matorral: Population trends and pattern of habitat and time use. J. Mamm. 70: 79 - 87
- Jaksic FM (1981). Abuse and misuse of the term " guild " in ecological studies. Oikos 37: 397 - 400.
- Jaksic FM & M Delibes (1987). A comparative analysis of food-niche relationships and trophic guild structure in two assemblages of vertebrates predators differing in species richness: causes, correlations, and consequences. Oecologia 71: 461 - 472.
- Jaksic FM & JL Yañez (1978). Variación anual de la composición comunitaria de micromamíferos en Los Dominicos, Santiago. Not. Mens. MNHN 23 (267): 10 - 11
- Jaksic FM & JL Yañez (1979). Tamaño corporal de los roedores del distrito mastozoológico santiaguino. Not. Mens. MNHN 23 (271): 3 - 4
- Jaksic FM & RG Medel (1990). Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. Oecologia 82: 87 - 92
- Jaksic FM, JL Yañez & ER Fuentes (1981). Assessing a small mammal community in central Chile. J. Mamm. 62: 391 - 396

- Kennedy CR (1975). Interactions of fish and parasite population: to perpetuate or pioneer? En: Rollinson D & RM Anderson (eds) Ecology and Genetics of host-parasite interactions. Acad. Press. London
- Kennedy CR (Ed) (1976). Ecological aspects of parasitology North-Holland Pub. Co. Amsterdam.
- Kennedy CR (1978). An analysis of the metazoan parasitocoenosis of brown Salmo trutta from British lakes. J. Fish. Biol. 13: 255 - 263
- Kennedy CR, AO Bush & JM Aho (1986). Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? Parasitology 93: 205 - 215
- Kinsella JM (1988). Comparison of helminths of rice rat, Oryzomys palustris from freshwater and saltwater marshes in Florida. Proc. Helmintol. Soc. Wash. 55: 275 - 280
- Kovach WL (1986). MVSP. A Multivariate Statistics Package for the IBM PC and Compatibles. User-supported software. Dept. Biol. Indiana Univ. Indiana.
- Kuris AM, AR Blaustein & JJ Alio (1980). Host as islands. Am. Nat. 116: 570 - 586
- Lawton JH & DR Strong (1981). Community patterns and competition in folivorous insects. Am. Nat. 118: 317 - 338
- Lotz JM & WF Font (1985) Structure of enteric helminth communities in two population of Eptesicus fuscus (Chiroptera). Can J. Zool. 63: 2969 - 2978
- MacArthur R & EO Wilson (1967). The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press. Princeton NJ

- Manly BFJ (1986). Multivariate Statistical Methods. A primer. Chapman & Hall, New York
- Margolis L, GW Esch, JC Holmes, AM Kuris & GA Schad (1982). The use of the ecological terms in parasitology. *J. Parasitol* 68: 131 - 133
- Marquet PA (1989). Paleobiogeography of South American cricetid rodents: a critique to Caviedes & Iriarte. *Rev. Chile. Hist. Nat.* 62: 193 - 197
- May RM & RM Anderson (1979). Population biology of infectious diseases II. *Nature* 280: 455-461
- Meserve PL (1981). Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. *J. Anim. Ecol.* 50: 745 - 757
- Meserve PL & E Le Boulengé (1987). Population dynamics and ecology of small mammals in the northern Chilean semi-arid region. *Feldiana Zool. New Ser.* 39: 413 - 431
- Meserve PL, RE Martin & JA Rodríguez (1983). Feeding ecology of two chilean caviomorphs in a central mediterranean savanna. *J. Mamm.* 64: 322-325
- Meserve PL, RE Martin & JA Rodríguez (1984). Comparative ecology of the caviomorph rodent Octodon degus in two chilean mediterranean-type communities. *Rev. Chile. Hist. Nat.* 57: 79 - 89
- Montgomery SS & WI Montgomery (1989). Spatial and temporal variation in the infracommunity structure of helminths of Apodemus sylvaticus (Rodentia: Muridae). *Parasitology* 98: 145 - 150
- Montgomery SS & WI Montgomery (1990). Structure, stability and species interactions in helminth communities of wood mice, Apodemus sylvaticus. *Int. J. Parasitol.* 20: 225 - 242

- Moore J (1987). Some roles of parasitic helminths in trophic interactions. A view from North America. Rev. Chile. Hist. Nat. 60: 159 - 179
- Muzzall PM (1991). Helminth infracommunities of the newt, Notophthalmus viridescens, from Turkey Marsh, Michigan. J. Parasitol. 77: 87 - 91
- Neraasen TG & JC Holmes (1975). The circulation of cestodes among three species of geese resting on the Anderson River Delta, Canada. Acta Parasitol. Pol. 23: 277 - 289
- Noble ER & GA Noble (1982). Parasitology: The biology of animal parasites. Lea & Febiger, Philadelphia
- Pence DB (1990). Helminth community of mammalian host: concepts at the infracommunity, component and compound community levels. En: Esch GW, AO Bush & JM Aho (1990). Parasite communities: patterns and processes. Chapman & Hall, NY
- Pence DB & S Eason (1980). Comparison of the helminth faunas of two sympatric top carnivores from the rolling plains of Texas. J. Parasitol. 66: 115 - 120
- Pianka ER (1970). On r and K selection. Amer. Natur. 104: 592-597.
- Pianka ER (1973). The structure of lizard communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 53-74
- Pielou EC (1969). An introduction to mathematical ecology. Wiley Interscience, New York
- Pielou EC (1984). The interpretation of ecological data. A primer on classification and ordination. Wiley Interscience, New York

- Price PW (1980). Evolutionary biology of parasites. Princeton Univ. Press. Princeton
- Price PW & KM Clancy (1983). Pattern in numbers of helminth parasite species in freshwater fishes. J. Parasitol. 69: 449 - 454
- Quentin JC (1973). Les oxyurinae de Rongeurs. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris) 3a Série 167: 1045-1096
- Quentin JC (1975) Essai de classification des oxyures heteroxynematidae. Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris). Série A 94: 51-96
- Quentin JC, BB Babero & PE Cattán (1979). Helminthofaune du Chili. V: *Syphacia (syphacia) phyllotios* n.sp., nouvel oxyure parasite d'un rongeur Cricetidé au Chili. Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 4a Série 1: 323-327
- Rodenberg GW & DB Pence (1978). Circulation of helminth species in a rodent population from the high plains of Texas. Occs. Papers Mus. Texas Tech. Univ. 56: 1-6
- Rohde K (1979) A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. Am. Nat. 114: 648-671
- Rohde K (1991) Intra- and interspecific interactions in low density populations in resource-rich habitats. OIKOS 60: 91 - 104
- Root RB (1967). The niche exploitation pattern of the blue-green gnatcatcher. Ecol. Monogr. 37: 317-350
- Siegel S & NJ Castellan (1988). Nonparametric statistics for the behavioral sciences. 2nd edition. McGraw-Hill Book Co, New York

- Sneath PHA & Sokal RR (1973) Numerical Taxonomy. WH Freeman and Co. San Francisco Ca.
- Sokal RR & FJ Rolf (1981). Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. WH Freeman Co. Sn Fco.
- Stock TM & JC Holmes (1987a). Dioecocestus asper (Cestoda: Dioecocestidae): an interference competitor in an enteric helminth community. J. Parasitol. 73: 1116 - 1123
- Stock TM & JC Holmes (1987b). Host specificity and exchange of intestinal helminths among four species of grebes (Podicipedidae). Can J. Zool. 65: 669-676
- Stock TM & JC Holmes (1988). Functional relationships and microhabitat distributions of enteric helminths of grebes (Podicipedidae). J. Parasitol. 74: 214 - 227
- Tiekotter KL (1985). Helminth species diversity and biology in the bobcat, Lynx rufus (Schreber) from Nebraska. J. Parasitol. 71: 227 - 234
- Tagle I (1965). Recuento de nematodos gastrointestinales de ovinos y vacunos (Adaptación del método de Whitlock) Bol. Chile. Parasitol. 20: 16-19
- Tagle I (1966). Identificación de los nematodos del tubo digestivo de los rumiantes. Rev. Soc. Med. Vet. Chile 16: 21-23
- Tagle I (1970). Enfermedades parasitarias de los animales domésticos. Ed. Andrés Bello, Santiago.
- Toft CA (1986). Communities of species with parasitic life styles. En: Case T & J Diamond (eds) Community Ecology. Harper & Row, New York.

- Wakelin D (1976). Host responses. En: Kennedy CR (ed) Ecological aspects of parasitology. North-Holland Pub. Co. Amsterdam
- Wantorp HE, DR Brooks, T Nilsson, S Nylin, F Ronquist, SC Stearns & N Wedell (1990). Phylogenetic approaches in ecology. *Oikos* 57:119-132.
- Webb SD & LG Marshall (1982). Historical biogeography of recent South America land mammals. En: Mares MA & HH Genoways (eds) *Mammalian Biology in South America*. 6 Special Pub. Ser. Pymatuning Lab. Ecol. Univ Pittsburgh, Pa.
- Wootton R (1973) The metazoan fauna of fish from Hanning field Reservoir, Essex, in relation to features of the habitat and host populations. *J. Zool.* 171: 323 - 331
- Yamaguti S (1959). *Systema Helminthum: the cestodes of vertebrates*. Vol II Interscience Publs. New York