



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

COMUNIDADES DE HELMINTOS PARÁSITOS EN
***Liolaemus nigroviridis* (REPTILIA, TROPIDURIDAE):**
ROL DE LA SEGREGACIÓN GEOGRÁFICA

CARLOS FELIPE GARIN AGUILAR

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario
Departamento de Ciencias Biológicas
Animales

PROFESOR GUÍA: DR. PEDRO E. CATTAN AYALA

SANTIAGO, CHILE

2006

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS

COMUNIDADES DE HELMINTOS PARÁSITOS EN
***Liolaemus nigroviridis* (REPTILIA, TROPIDURIDAE):**
ROL DE LA SEGREGACIÓN GEOGRÁFICA

CARLOS FELIPE GARIN AGUILAR

Memoria para optar al Título
Profesional de Médico Veterinario
Departamento de Ciencias Biológicas
Animales

NOTA FINAL:

	NOTA	FIRMA
PROFESOR GUIA : DR. PEDRO E. CATTAN A.
PROFESOR CONSEJERO: PROF. HERMAN NÚÑEZ C.
PROFESOR CONSEJERO: DR. HECTOR ALCAINO C.

SANTIAGO, CHILE
2006

*“Dejo constancia de que he vivido bien,
por haber hecho algo por el conocimiento de
la naturaleza, esto gracias...a los que me
han rodeado con tanto cariño y estima”*

Luis Peña Guzmán, 1985

*“Nada mas sublime, nada mas religioso
que el estudio de la naturaleza...El
estudio de la naturaleza, la contemplacion
de sus varios productos sera siempre una
fuente inagotable de los goces mas puros,
que nunca dejan remordimiento, i no
despierta jamas pasiones mezquinas”*

Rudolph Amandus Philippi, 1880

*A Carlos y Francisca, por haberme
entregado durante estos años de estudio
apoyo incondicional y tranquilidad...*

*A Soledad, por haberme dado fortaleza y
paz...*

AGRADECIMIENTOS

Durante la realización de este trabajo existieron etapas de luz y muchas de oscuridad. Las primeras se pueden agrupar en dos principales, las que no habría podido realizar si no fuera por la participación, directa o indirecta, de numerosas personas, las cuales trataré de recordar a continuación. Doy por seguro la omisión, involuntaria por supuesto, de muchos nombres que quizás fueron tan importantes como los aquí señalados; vayan a ellos mis disculpas y más sinceros agradecimientos.

En una primera etapa, a todos mis amigos que colaboraron en el trabajo de terreno (en orden de salida): Gabriel Lobos, Rubén Lobos, Yamil Hussein, Bernardino Camousseigt, Alejandro Carrasco, Rodrigo Durán, Ignacio Rodríguez, Daniel Gómez-Lobo y Mariana Acuña. Gracias por ser compañeros de tantas aventuras y por compartir el placer del trabajo en la naturaleza (y amenas jornadas de convivencia). Al Dr. Fernando Fredes, del Laboratorio de Parasitología de la Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile, por su gran disponibilidad académica, demostración que la buena docencia es posible. Al Dr. J Júlio Vicente, del Laboratorio de Helmintos Parásitos de Vertebrados del Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil, por su desinteresada entrega de conocimientos para la identificación de los helmintos encontrados en este trabajo, y a los Drs. Roberto Magalhães Pinto y Luís Muniz Pereira, del mismo instituto, quienes amablemente me sirvieron de nexo con el Dr. Vicente.

En una segunda etapa a miembros del Center for Advanced Studies in Ecology & Biodiversity, CASEB, del Dpto. de Ecología de la Pontificia Universidad Católica de Chile: Rodrigo Moreno, por ser tan destructivo; gracias a

sus acuciosas revisiones y críticos comentarios pude construir un trabajo más honesto. Al Dr. Pablo Marquet, por auspiciarme moral y económicamente en la parte final, y quizás más difícil, de este trabajo. A Iván Barria, por estar siempre presto a entregar ayuda y conocimientos en el ámbito informático, lo que contribuyó sustancialmente a una mejora en la calidad final del escrito.

Y en todas las etapas, tanto de luz como de oscuridad, a las dos personas que más han influido en mi formación académica: el Dr. Pedro Cattán, por abrirme las puertas de la ecología, permitirme ser participe de gratas e inolvidables jornadas de campo y por sobre todo haber confiado siempre en mis (dis)capacidades. Y al Prof. Herman Núñez, de la Sección Zoología del Museo Nacional de Historia Natural, la persona que más sabe de reptiles de Chile, quién no sólo me ha entregado una multitud de enseñanzas sobre este noble grupo de vertebrados (todo lo que se, por lo demás), sino que también sobre muchos otros ámbitos de vida. Un verdadero profesor, maestro y más importante aún, un real amigo.

Finalmente, a todos aquellos que me han acompañado durante estos últimos años y que me recordaban periódicamente que todavía faltaba una etapa por cerrar. A todos ellos, muchas, pero muchas gracias por su molesta, pero a la vez necesaria, insistencia.

INDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
REVISION BIBLIOGRAFICA	4
1. LOS PARÁSITOS.....	4
1.1. Definición y jerarquía de niveles comunitarios	4
1.2. Los parásitos como modelos de estudio en ecología	5
1.2.1. Comunidades interactivas y aislacionistas.....	6
1.2.2. Procesos determinantes de patrones comunitarios	8
2. LOS HOSPEDEROS.....	14
2.1. Las lagartijas del género <i>Liolaemus</i>	14
2.1.1. Generalidades del taxón.....	14
2.1.2. El género <i>Liolaemus</i> como hospedero de helmintos	16
2.2. El modelo de estudio: <i>Liolaemus nigroviridis</i>	18
OBJETIVOS.....	21
MATERIAL Y METODOS.....	22
RESULTADOS	28
1. Helmintofauna gastrointestinal de <i>Liolaemus nigroviridis</i>	28
2. Composición y magnitud de las comunidades componentes helmínticas.....	35
3. Complejidad de las comunidades componentes helmínticas	39
4. Similitud entre las comunidades componentes helmínticas	40
DISCUSIÓN.....	43
CONCLUSIONES	52
BIBLIOGRAFÍA	54
ANEXO 1	66
ANEXO 2.	69

RESUMEN

Debido a la especificidad parasitaria en cuanto a su ambiente (el hospedero), factores evolutivos que afecten a las poblaciones hospederas pueden reflejarse en sus comunidades parásitas a través de fenómenos como la coespeciación. Un factor evolutivo clásico lo constituye el aislamiento geográfico, y un ejemplo de esto son las especies de lagartijas de las más altas cumbres de Chile central, entre ellas *Liolaemus nigroviridis*, descrita como un conjunto de tres subespecies morfológicas asociadas a cordones montañosos específicos de la cordillera de los Andes y de la Costa. Para comprobar si el aislamiento entre las poblaciones de *L. nigroviridis* incide sobre sus comunidades parásitas, se utilizaron cuatro comunidades componentes provenientes de poblaciones hospederas andinas (Farellones y El Yeso) y costeras (El Roble y Cantillana), caracterizándolas según su composición, magnitud y complejidad de helmintos parásitos gastrointestinales, y relacionándolas según su similitud cualitativa y cuantitativa. Cinco especies de helmintos fueron encontrados, cuatro nematodos (*Parapharyngodon sceleratus*, *Spauligodon maytacapaci*, *Physaloptera cf. lutzii* y *Skrjabinelazia* sp.) y un cestodo (*Oochoristica* sp.). Los taxa identificados a nivel de especie no fueron específicos para *L. nigroviridis*, pero fueron propios para lagartijas del sur de Sudamérica y un taxón fue exclusivo de *Liolaemus* (*S. maytacapaci*). Las máximas prevalencias y abundancias las presentaron las especies de Oxyurida (*P. sceleratus* y *S. maytacapaci*), las que además fueron las únicas con ciclo de vida directo. Las comunidades difirieron en su riqueza de helmintos, abundancia media y complejidad, no así en su prevalencia. Sin embargo, las diferencias cuantitativas se pueden atribuir a la agregación parasitaria. En cuanto a la composición de especies, las diferencias fueron dadas principalmente por los taxa monoxenos, y

al considerar además la abundancia de individuos se generaron dos grupos claramente diferenciados por latitud. Los resultados estarían indicando posibles eventos de falla en la coespeciación hospedero-parásito, cambio de hospedero y extinción de linajes parásitos.

SUMMARY

Due to the specificity of parasites related to certain environment (the host), evolutionary factors that affecting the host populations can be visualized in their communities of parasites through out the phenomena like the cospeciation. A classic evolutionary factor is the geographical isolation, and an example of this are the species of lizards of the highest hills of the Central Chile, among them *Liolaemus nigroviridis*, which was described as a group of three morphological subspecies related to specific mountains chains of the Andes and Coastal Ranges. To verify if the isolation among the populations of *L. nigroviridis* affect their parasite communities, four component communities were studied from Andean host populations (Farellones, and El Yeso) and Coastal Ranges (El Roble, and Cantillana) hosts populations. The composition, magnitude, and complexity of helminths parasites of the gastrointestinal tract were characterized. Besides, the component communities were related between them according to their qualitative and quantitative similarity. Five species of helminths were found, four nematodes (*Parapharyngodon sceleratus*, *Spauligodon maytacapaci*, *Physaloptera cf. lutzii* y *Skryabinelazia* sp.) and one cestode (*Oochoristica* sp.). The taxa identified at species level were not specific for *L. nigroviridis*, but they belonged to lizards of the Southern South America and one taxon was exclusive for *Liolaemus* (*S. maytacapaci*). The maximum prevalences and abundances were exhibited by the species of Oxyurida (*P. sceleratus* and *S. maytacapaci*), the only ones with direct cycle of life. The communities differed in their richness of helminths, mean abundance and complexity, but there were not differences in their prevalence. Nevertheless, the quantitative differences can be explained for the parasitic aggregation. In relation to the composition of species, the differences were principally due to the

monoxenous taxa; however, when the abundance of individuals was considered, two groups were clearly differentiated by latitude. Finally, the results would indicate possible events of failure in the cospeciation between host and parasite, host switching, and extinction of parasite lineages.

INTRODUCCIÓN

Una comunidad biológica puede ser definida ampliamente como un conjunto de poblaciones de organismos interactuantes presentes en un área y tiempo dados. Estas interacciones producen modificaciones en la ecología tanto individual como poblacional de los individuos, manifestándose en fenómenos inherentes (e.g. distribución espacial y temporal) y emergentes (e.g. tramas tróficas, estabilidad, sucesión temporal) que estructuran la comunidad y permiten su existencia (Jaksic, 2001). Ejemplos de estas interacciones lo constituyen la competencia, la depredación y el parasitismo.

El parasitismo de metazoos sobre otros metazoos ha evolucionado independientemente al menos 60 veces en la historia evolutiva de la vida animal sobre la tierra, incluyendo representantes de varios phyla de invertebrados, e.g. Platyhelminthes, Nematoda, Mollusca, Arthropoda (Poulin, 2000). La acción que ejerce un parásito sobre un hospedero se manifiesta de muchas formas, siendo más comunes los efectos subletales que reducen la adecuación biológica del organismo parasitado, deprimiendo su habilidad competitiva, reproductiva, defensiva, entre otras, afectando no solo al individuo, sino que también a sus poblaciones e incluso comunidades (Holmes & Price, 1986). Por todo esto, es innegable la importancia del parasitismo desde una perspectiva ecológica, evolutiva y, por supuesto, médica.

Desde la visión de la ecología de comunidades, no solo es relevante la interacción hospedero-parásito. Específicamente estos últimos viven dentro o sobre hábitats discretos, i.e. los individuos hospederos, en los que pueden coexistir distintos taxa parasitarios que pueden interactuar positiva o negativamente, formando por lo tanto una comunidad. Preguntas centrales como

¿qué determina el número de especies en un ensamble? y si éstas ¿forman una comunidad verdaderamente estructurada o un ensamble aleatorio? son más abordables con las comunidades parásitas, puesto que sus límites son claros (el hospedero, la población hospedera) y los hábitats fácilmente replicables (Poulin, 1997). De esta forma, y principalmente durante las últimas décadas, han sido variados los modelos de hospederos vertebrados estudiados a múltiples escalas, identificándose una diversidad de procesos ecológicos y evolutivos que dan cuenta de la estructura de las comunidades (o ensambles) parásitos y que permiten generar hipótesis a nivel de comunidades (Esch *et al.*, 1990a).

La gran especificidad parasitaria y el hecho de que las comunidades parásitas sean más similares en especies hospederas emparentadas que en aquellas de distinta cladogénesis, pero ecológicamente análogas, permiten visualizar la importancia de los factores evolutivos (Poulin, 1995). Hospederos aislados por fenómenos vicariantes de sus poblaciones originales por varios miles de años presentan eventualmente presiones evolutivas que pueden verse reflejadas en sus comunidades parásitas. Un singular ejemplo de este tipo de hospederos lo constituyen las especies de saurios de Chile central, particularmente los del género *Liolaemus*. Este taxón constituye más del 70% de la herpetofauna chilena, con un alto porcentaje de especies endémicas (Veloso *et al.*, 1995). En la región Metropolitana de Chile el mayor endemismo de saurios se concentra en los biotopos altoandinos, en los que han evolucionado lagartos de distribución restringida en latitud y altitud, siempre por sobre los 1500 msnm. Entre estos taxa se encuentra *Liolaemus nigroviridis*, especie descrita inicialmente como un conjunto de tres subespecies asociadas a cordones montañosos específicos de la cordillera central, tanto andina como costera (Donoso-Barros, 1966). Actualmente, el estatus de las subespecies es discutido, considerando a *L.*

nigroviridis no como un taxón politípico, sino que polimórfico (Núñez & Jaksic, 1992).

Dada la muy poca o nula posibilidad de intercambio genético entre las poblaciones de *L. nigroviridis* actuales y la existencia de polimorfismo entre éstas, es razonable suponer un proceso de activa especiación alopátrica en curso. Considerando además la distribución restringida de la especie a las más altas cumbres de un pequeño rango latitudinal, es dable esperar similares condiciones ecológicas para la totalidad de su distribución. Todo lo anterior lleva a la formulación de la siguiente pregunta: ¿se refleja la segregación geográfica entre las poblaciones de *L. nigroviridis* en la estructura de sus comunidades de parásitos, lo que podría ser indicativo de la acción de factores evolutivos y eventualmente una coespeciación hospedero-parásito? El presente trabajo pretende dar respuesta a esta pregunta a través de la caracterización y comparación de la estructura comunitaria de helmintos gastrointestinales parásitos de *L. nigroviridis*.

REVISION BIBLIOGRAFICA

1. LOS PARÁSITOS

1.1. Definición y jerarquía de niveles comunitarios

De manera muy general, los parásitos se pueden definir como organismos que viven dentro o sobre otros organismos vivientes, obteniendo de ellos una parte o la totalidad de sus nutrientes, exhibiendo comúnmente algún grado de modificación adaptativa y, al menos potencialmente, causar algún daño a sus hospederos (Poulin, 1998a). Varios son los taxa de metazoos que han adoptado este modo de vida en alguna etapa de su ontogenia, reconociéndose en la actualidad alrededor de 10 phyla de invertebrados con linajes parásitos, presentando algunos más especies parásitas que de vida libre (Poulin, 2000). Conjuntamente con esta diversidad taxonómica, los parásitos poseen una gran variabilidad de ciclos de vida (simple, complejo), de tipos de hospederos definitivos (vertebrados, invertebrados), hábitats (marino, terrestre), etc., todo lo cual nos demuestra el gran éxito evolutivo logrado por este tipo de organismos (Poulin, 1998a).

El hábitat de un parásito lo constituye el individuo hospedero, desde el que obtiene sus recursos. Este hábitat involucra a un individuo, pero también se puede considerar a la población o a la comunidad de hospederos. Debido a este escalamiento, en las comunidades de parásitos se pueden reconocer niveles jerárquicos de organización, independiente del hecho que los individuos interactúen o no. El nivel más simple lo constituye la infracomunidad, que corresponde a la totalidad de poblaciones de distintas especies de parásitos que se

encuentran en un individuo hospedero (Holmes & Price, 1986). Las infracomunidades son generalmente de corta duración temporal, no mayor que las expectativas de vida del hospedero, y su formación se produce a partir del reclutamiento desde un conjunto de especies parásitas que explotan a la población de hospederos en un tiempo determinado. Este conjunto constituye la comunidad componente o conjunto de infracomunidades de una población hospedera (Poulin, 1997). Por consiguiente, la máxima riqueza de especies de una infracomunidad es igual a la de su comunidad componente, la que puede existir a lo menos por unas pocas generaciones del hospedero hasta que cambie su composición por extinción local o ingreso de nuevas especies parásitas (migración de individuos hospederos). Un último nivel de organización involucraría a todas las formas parásitas presentes en un ecosistema (comunidad de hospederos), incluyendo las formas intermediarias y las de vida libre, constituyéndose así la comunidad compuesta (Holmes & Price, 1986). El reconocimiento de esta jerarquía de niveles comunitarios ha sido fundamental para el desarrollo de los estudios ecológicos y evolutivos del parasitismo.

1.2. Los parásitos como modelos de estudio en ecología

Los primeros trabajos que abordan a los parásitos desde la perspectiva de la ecología datan de principios de la década del sesenta (Holmes, 1961; 1962). A partir de estas publicaciones clásicas, los ecólogos han considerado a los parásitos como sujetos de estudio para desarrollar y poner a prueba hipótesis dentro del marco de la teoría ecológica, principalmente de comunidades, pudiéndose reconocer en la actualidad cinco problemáticas que han ocupado la mayor parte de las investigaciones de la ecología de los parásitos (Janovy, 2002): i) la existencia de una real interacción entre los individuos de una comunidad de

parásitos, ii) la búsqueda de patrones que revelen procesos determinantes de la estructura comunitaria, iii) la generación de métodos cuantitativos apropiados para la descripción y comparación de las comunidades, iv) el desarrollo de modelos que permitan la formulación de hipótesis en relación a los procesos organizadores de la comunidad y v) la búsqueda de sistemas viables para poner a prueba estas hipótesis. En lo que sigue me referiré específicamente a los dos primeros tópicos, ya que los restantes son parte y consecuencia del desarrollo de aquellos.

1.2.1. Comunidades interactivas y aislacionistas

Según la probabilidad de interacción entre las poblaciones de parásitos, Holmes & Price (1986) dividen a las comunidades en dos tipos: interactivas y aislacionistas. Las primeras están compuestas por especies altamente colonizadoras, generando poblaciones abundantes y con una alta probabilidad de interactuar. Las comunidades de este tipo estarían saturadas, igualmente dispersas en el espacio y en un equilibrio estructurado principalmente por interacciones bióticas (competición pasada o presente). Las de tipo aislacionistas, en cambio, las forman especies con una baja tasa de colonización, baja abundancia poblacional y reducida probabilidad de interacción; corresponden a comunidades insaturadas, no equilibradas, con especies distribuidas independientemente en el espacio y definidas mayormente por respuestas individuales ante los recursos (especialización). A partir de esta clasificación, se han incluido a las comunidades parasitarias de distintos hospederos en un tipo u otro, planteándose hipótesis que expliquen esta dicotomía, lo que no ha estado exento de controversias (Haukisalmi, 1994; Sousa, 1994). Kennedy *et al.* (1986) comparan comunidades de helmintos parásitos de peces versus aves, señalando a la complejidad del canal

alimentario, vagilidad del hospedero, amplitud de la dieta y el grado de exposición a parásitos de ciclo directo o indirecto, como los factores responsables de las diferencias entre las comunidades de ambos grupos de hospederos (aislacionistas en peces, interactivas en aves). Goater *et al.* (1987) determinan como aislacionistas a las comunidades de helmintos de cuatro especies de salamandras simpátricas de los Apalaches, reafirmando los procesos señalados por Kennedy *et al.* (1986) y considerando que las distinciones entre las comunidades sería una función de la ectotermia (aislacionistas) o endotermia (interactivas) del hospedero. Esto sería función de las menores necesidades energéticas de los ectotermos, lo cual determina en estos un limitado consumo de alimento, conductas de forrajeo más simples y menor vagilidad, factores que explicarían la magnitud disminuida de sus comunidades helmínticas por la menor exposición a parásitos (Kennedy *et al.*, 1986; Aho, 1990). En Chile, esto último se cumpliría para vertebrados ectotermos, como lo señala George-Nascimento (1991) en el caso de peces marinos. Sin embargo, el único trabajo que aborda comunidades de helmintos gastrointestinales de mamíferos, específicamente de cinco roedores autóctonos de Chile central, las define como pobres en especies e individuos parásitos, no cumpliéndose los patrones esperados para vertebrados endotermos (Cattan, 1992). Debido a la multitud de factores abióticos y bióticos que determinan la abundancia y distribución de los parásitos en la naturaleza, actualmente se acepta la existencia de un continuo entre estos dos extremos comunitarios, siendo dificultoso la determinación de interacción y la tipificación de las comunidades parasitarias en alguna clase (Dove, 1999).

1.2.2. Procesos determinantes de patrones comunitarios

La identificación y determinación de la importancia relativa de los factores responsables de la estructura de la comunidad componente parasitaria, utilizando a las infracomunidades como unidades de estudio, ha sido sin lugar a dudas una de las temáticas más abordadas (Esch *et al.*, 1990a). Para esto, se ha caracterizado y comparado la composición y riqueza de las comunidades parasitarias de vertebrados a diversas escalas espaciales, temporales y de organización (e.g. poblaciones, especies, géneros, familias, clases), reconociéndose una multicausalidad en la estructura comunitaria generada por la participación de una variedad de procesos, pudiéndose dividir según su naturaleza, en factores ecológicos y evolutivos (Poulin, 1995).

La ecología del individuo, población o comunidad de hospederos influye directamente sobre la tasa de colonización y persistencia de la infestación parasitaria (Poulin, 1995). Propiedades ecológicas del hospedero (e.g. edad, dieta, vagilidad, tamaño, densidad) o del ambiente (e.g. estabilidad, características físicas, químicas, biológicas) se han identificado como estructurantes de las infracomunidades y comunidades componentes parásitas (Esch *et al.*, 1990b), ya que alteran la exposición a hospederos intermediarios para el caso de parásitos de ciclo indirecto y/o estadios infestantes libres para los de ciclo directo. Existirá una mayor probabilidad de infestación cuando los hospederos:

- Son de mayor edad: a más edad, mayor tiempo de exposición a parásitos. Además se producen cambios en el uso del hábitat y en la composición dietaria, generándose infracomunidades más diversas, como sucede en los peces marinos de Chile *Helicolenus legerichi* y *Bovichthys chilensis* (George-Nascimento & Iriarte, 1989; Muñoz *et al.*, 2002).

- Presentan mayor diversidad de dietas y consumo de alimento: hospederos con dietas más amplias poseen comunidades de parásitos más complejas que aquellos con dietas más restringidas (Kennedy *et al.*, 1986). Esto produciría las diferencias entre generalistas y especialistas, y entre endotermos y ectotermos (Goater *et al.*, 1987; Holmes, 1990)
- Tienen mayor tamaño: a nivel corporal y del rango geográfico de distribución. Hospederos de mayor tamaño corporal consumen más alimento, son más longevos y exhiben una mayor amplitud de espacio y nicho para los parásitos. Guégan *et al.* (1992) encontraron que el 77% de la variación en el número de especies parásitas se explicaría por este factor en 19 taxa de peces tropicales africanos. De forma similar, el rango geográfico del hospedero se correlaciona positivamente con la riqueza de especies parásitas, como lo demuestran Price & Clancy (1983) para el caso de peces de aguas continentales británicos.
- Tienen mayor vagilidad: taxa con una gran capacidad de desplazamiento y dispersión, tales como peces marinos y aves, presentan comunidades componentes más homogéneas y diversas que organismos menos vágiles y con alto aislamiento entre sus poblaciones, como lo son los peces de aguas continentales y anfibios (Poulin, 1997).
- Poseen poblaciones más densas: Arneberg *et al.* (1998) demostraron que la abundancia de nematodos estrombilidos en mamíferos depende de la densidad poblacional del hospedero. Santín-Durán *et al.* (2004) encontraron una relación directa entre la densidad del hospedero y la abundancia e intensidad de infección de helmintos abomasales en poblaciones del ciervo rojo (*Cervus elaphus*) de España.

En cuanto a las propiedades del ambiente del hospedero que se han relacionado con la composición y abundancia parasitaria, se han señalado las siguientes:

- Estabilidad: ambientes fluctuantes, severos o perturbados modifican la estructura comunitaria. Kehr *et al.* (2000) señalan al tipo de poza, ya sea permanente o semipermanente, como el principal factor estructurante de las infracomunidades de helmintos en el anuro argentino *Lysapsus limellus*.
- Características físicas y químicas: en hábitats acuáticos se ha relacionado la complejidad comunitaria con la temperatura, profundidad, escorrentía, pH, estatus trófico, etc. Se ha demostrado que la temperatura del agua se correlaciona altamente con la riqueza, abundancia y prevalencia parasitaria en peces marinos (Rohde *et al.*, 1995) y que las infracomunidades del pez *Perca flavescens* en Norteamérica obtenidas desde lagos mesotróficos son más complejas que las provenientes desde lagos eutróficos y oligotróficos (Carney & Dick, 2000).
- Características biológicas: ensambles de hospederos diversos generan un mayor “pool” de parásitos, lo que aumenta la probabilidad de intercambio parasitario, especialmente entre taxa relacionados filogenéticamente. Ezenwa (2003) midió la sobreposición de hábitat entre 11 especies de bóvidos africanos, encontrando un aumento significativo en la abundancia de nematodos estrombilidos y en la riqueza individual de helmintos parásitos a medida que el contacto entre heteroespecíficos era mayor.

Los factores ecológicos discutidos en los párrafos precedentes actúan a escalas de tiempo de meses y años, pero el establecimiento de una comunidad de parásitos a nivel de una población (comunidad componente) o especie hospedera (fauna parasitaria) se produce a escalas temporales de larga data de cientos, miles o más años, es decir, a nivel del tiempo evolutivo en donde ocurre invasión, extinción y especiación de hospederos y/o parásitos (Poulin, 1998a). Por lo tanto la estructura comunitaria dependerá también de factores (co)evolutivos, tales como la coespeciación hospedero-parásito, especificidad parasitaria, duplicación parasitaria y extinción de linajes parásitos (Johnson *et al.*, 2003).

Brooks (1980) argumenta que muchas comunidades o faunas parasitarias exhiben patrones congruentes de relaciones genealógicas (filogenéticas) con sus hospederos, constituyéndose en unidades coevolutivas. Por consiguiente, la estructura de las comunidades no interactivas sería resultado principalmente de eventos históricos de coespeciación hospedero-parásito, es decir, de la cladogénesis de los taxa parásitos ancestrales como resultado de, o concomitante con, la cladogénesis de los taxa hospederos (Brooks, 1979). Si bien en la actualidad patrones idénticos de filogénesis entre hospederos y sus parásitos son raramente observados al utilizar técnicas moleculares modernas, por lo que la coespeciación no sería perfecta en este sentido, hay evidencia de la existencia de coespeciación en un sentido más amplio, en donde se acepta cierto grado de discordancia entre las filogenias (Hafner & Nadler, 1990). Las mayores congruencias filogenéticas han sido encontradas en grupos parásitos con particulares características biológicas (alta especificidad de hospedero y baja probabilidad de cambio de hospedero por alopatria de estos), como en el caso de los piojos masticadores de los géneros *Geomydoecus* y *Thomomydoecus* en roedores de la familia Geomyidae de Norteamérica (Page, 1993; Hafner *et al.*, 1994). Clayton & Johnson (2003) compararon las historias coevolutivas de 13 especies de tórtolas (Aves: Columbiformes) y sus piojos del cuerpo (género *Physconelloides*) y de las alas (género *Columbicola*), parásitos simpátricos pero no sintópicos, encontrando correspondencias filogenéticas (coespeciación) solamente con los primeros. Estos autores correlacionaron estos resultados a la mayor especificidad de hospedero y mayor diferencia genética poblacional de los piojos del género *Physconelloides*, lo que atribuyeron a su menor habilidad de dispersión en comparación a *Columbicola*. En síntesis, la coespeciación hospedero-parásito sería un fenómeno raro en la naturaleza, por lo que la estructuración filogenética parasitaria dependerá en gran medida de otro tipo de eventos, por ejemplo

biogeográficos, como sucede en los piojos masticadores de los tucanes del género *Ramphastos* (Aves: Piciformes) (Weckstein, 2004).

La especificidad parasitaria se refiere a la extensión en que se restringe un taxón parásito en cuanto al número de especies hospederas en un determinado estado de su ciclo de vida (Poulin, 1998a). A mayor número de hospederos, menor será la especificidad parasitaria. Que un parásito sea hospedero “especialista” o “generalista” dependerá de fenómenos coevolutivos de mutua adaptación que actúan maximizando o minimizando la probabilidad de encontrar, sobrevivir y desarrollarse en un hospedero (coacomodación *sensu* Brooks, 1979), los cuales son de naturaleza diversa (e.g. ecológica, etológica, morfológica, fisiológica, inmunológica) (Poulin, 1998a). Aún cuando existen grupos altamente especialistas, como los platelmintos monogéneos utilizados como marcadores biológicos y taxonómicos en peces de aguas continentales (Lambert & El Gharbi, 1995), los parásitos frecuentemente explotan a más de un hospedero, aunque típicamente el nivel de infestación es más alto en uno (hospedero principal) que en los otros (hospederos auxiliares) (Poulin, 2004). La presentación por parte de un taxón parásito de baja especificidad de hospedero será consecuencia de dos eventos principales: cambio de hospedero y/o ausencia de coespeciación hospedero-parásito (Poulin, 1998a). Entre hospederos simpátricos y relacionados filogenéticamente existirá una mayor posibilidad de intercambio parasitario, ya que los hábitats (hospederos) son homólogos en variables ecológicas, fisiológicas, etc., generándose procesos evolutivos de cambio de hospedero como ha sido comprobado en ecto y endoparásitos de peces de aguas continentales de Canadá (Poulin, 1992). Al analizar las relaciones sistemáticas de diversos parásitos metazoos, a quedado en evidencia la alta frecuencia en sus historias evolutivas de estos fenómenos, inclusive entre taxa hospederos distanciados filogenéticamente como mamíferos y aves (Barker, 1994). Por su parte, la falla en la especiación

parasitaria como respuesta a la especiación hospedera requerirá que el flujo génico entre las poblaciones parásitas continúe aún cuando se encuentre interrumpido entre los nuevos taxa hospederos derivados de la especie ancestral (Johnson *et al.*, 2003).

La especiación de un linaje parásito en ausencia de especiación en su clado hospedero constituye un evento de duplicación parasitaria (Johnson *et al.*, 2003). El surgimiento de nuevos taxa específicos será producto de la discontinuidad en el flujo génico de las poblaciones ancestrales y la acción de fuerzas selectivas diferenciales sobre las nuevas poblaciones (Kunz, 2002). La disrupción del flujo génico se generará por acción de factores extrínsecos o intrínsecos en relación al sistema biológico específico. El aislamiento geográfico ha sido reconocido como la principal fuerza extrínseca, pudiendo generar eventos de especiación alopátrica (Losos & Glor, 2003). Sin embargo y a diferencia de los organismos de vida libre, una población parásita puede aislarse del resto y especiar simplemente por ocupación de un nuevo hospedero, originándose nuevos taxa por especiación simpátrica, es decir, especiación en la misma área geográfica, lo que sería un fenómeno relativamente común en organismos parasíticos (Kunz, 2002). Así como en la historia evolutiva de una comunidad o fauna parasitaria se adicionan nuevos taxa por especiación, su estructura en el tiempo puede modificarse por extinción de linajes parásitos, eventos explicados fundamentalmente por procesos estocásticos (Ròzsa, 1993).

Como hemos visto, la búsqueda de procesos causales de la estructura comunitaria ha sido la principal temática desarrollada por los ecólogos del parasitismo de metazoos. Junto a la gran cantidad de factores reconocidos, muchos de ellos correlacionados, se le agregan otros sesgos metodológicos que hacen de esta búsqueda, a lo menos, frustrante (Poulin, 1997). Poulin (1995) comparó la riqueza de 596 comunidades parásitas de diversos taxa hospederos

(Peces, Aves y Mamíferos), encontrando que aún cuando factores ecológicos como el tamaño, hábitat, dieta y latitud se relacionan positivamente con la riqueza parasitaria, esto no sucede después de corregir por efectos filogenéticos, lo que ilustra la necesidad de controlar por la filogenia en este tipo de investigaciones. Otro problema lo constituye el esfuerzo de muestreo, ya que existe evidencia de que la complejidad de la fauna parasitaria y comunidades componentes aumentan asintóticamente a medida que el número de poblaciones e individuos hospederos examinados es mayor (Poulin, 1997). Gregory (1990) utilizando la fauna parasitaria de 38 especies de aves acuáticas, demostró la alta correlación que se produce entre la riqueza parasitaria y el esfuerzo de muestreo, lo que generaría que relaciones aparentes entre parásitos y variables ecológicas del hospedero (e.g. rango geográfico) sean espurias. Finalmente, así como los hospederos individuales son muestras aleatorias de los parásitos disponibles en su ambiente, las infracomunidades pueden constituir ensamblajes aleatorios de especies encontradas en la comunidad componente, por lo que la estructura comunitaria puede ser simplemente producto de factores estocásticos (Poulin, 1997).

2. LOS HOSPEDEROS

2.1. Las lagartijas del género *Liolaemus*

2.1.1. Generalidades del taxón

En Chile continental existen aproximadamente 106 taxa de reptiles (Núñez & Jaksic, 1992), destacando el predominio de saurios, en particular los pertenecientes al género *Liolaemus* Wiegmann, 1834. Este taxón se distribuye exclusivamente en la zona meridional de Sudamérica con aproximadamente 150

especies (Etheridge & Espinoza, 2000), constituyéndose así en uno de los géneros más diversos del continente junto con *Anolis* y *Sceloporus* (Veloso *et al.*, 1995), siendo Chile y Argentina en donde se encuentra la mayor riqueza específica del grupo. En Chile presenta un amplio rango distribucional, tanto en latitud (desde Arica a Tierra del Fuego) como en altitud (desde el nivel del mar hasta el límite vegetacional en la alta cordillera), encontrándose prácticamente en todas las regiones ecológicas conocidas (Veloso & Navarro, 1988). Su versatilidad es notoria, manifiesta en una gran variedad morfológica y de historias de vida (Donoso-Barros, 1966; Cei, 1986). Estas características, conjuntamente con la escasez de registros fósiles (Núñez *et al.*, 2005) y disparidad en cuanto a los criterios de estudio, han generado una controvertida historia taxonómica y sistemática (e.g. sinonimias, revalidaciones) en el género (Etheridge, 1995; Pincheira-Donoso & Núñez, 2005).

El origen y distribución del grupo se encuentra íntimamente relacionado con el levantamiento de la Cordillera de los Andes durante el Terciario, estimándose que su génesis sería andina o en tierras bajas orientales, luego de la cual han ocurrido eventos de vicarianza y dispersión que han originado numerosos grupos específicos (Schulte *et al.*, 2000). Adicionalmente en varias especies del género, principalmente los taxa patagónicos y andinos meridionales, los procesos de especiación han actuado en épocas post-pleistocénicas, debido a los fenómenos glaciales que afectaron a la cordillera andina durante el cuaternario que las obligó a bajar a refugios climáticos para posteriormente durante el interglaciar (como el actual), estas especies (re)colonizaran las más altas cumbres (Fuentes & Jaksic, 1979). Eventos posteriores (e.g. tectónicos, volcánicos, fluviales) han generado verdaderas “islas altitudinales”, en donde el flujo génico se interrumpe entre los grupos originales generándose nuevas formas (Jaksic, 1997). Este fenómeno es conocido como “especiación en montañas”, y generaría

la mayor divergencia (mayor cantidad de subespecies) de las lagartijas restringidas a montañas al compararlas con aquellas que viven en el valle (Hellmich, 1951; Fuentes & Jaksic, 1979).

En la región Metropolitana de Chile se pueden encontrar unas 17 especies de reptiles; de ellas 11 pertenecen al género *Liolaemus* (Veloso & Navarro, 1988). La fisiografía de la zona se caracteriza por una fosa central de relleno sedimentario (“cuenca de Santiago”) enmarcada dentro de un cierre casi perfecto otorgado por ambas cordilleras que se unen en sus extremos, las que presentan además un gran desarrollo en altura (Börgel, 1983). Esta fisonomía ha determinado la distribución de los saurios, los que presentan un fuerte particionamiento altitudinal con reemplazo de especies a medida que aumenta la altitud (Carothers *et al.*, 1996), existiendo tres especies de *Liolaemus* que se encuentran exclusivamente sobre los 1500 msnm: *L. bellii* Gray, 1845 (= *L. altissimus*), *L. nigroviridis* Müller & Hellmich, 1932 y *L. leopardinus* Müller & Hellmich, 1932, todas entidades descritas inicialmente como politípicas con subespecies morfológicas en cordones montañosos específicos, taxa que han sido discutidos posteriormente (Núñez & Jaksic, 1992).

2.1.2. El género *Liolaemus* como hospedero de helmintos

Los parásitos considerados en este trabajo los constituyen los helmintos gastrointestinales (Cattan, 1995). En este sentido, el conocimiento de la helmintofauna del género *Liolaemus* (y de los reptiles en general) es escaso en términos de especies hospederas y helmintos parásitos identificados si lo comparamos con otros taxa autóctonos de Chile, como mamíferos (Cattan & George-Nascimento, 1982), anfibios (Puga, 1994), peces marinos (George-Nascimento, 1991) y peces de aguas continentales (Olmos *et al.*, 2003). Los

primeros antecedentes en el género son de tipo anecdóticos en el contexto de estudios autoecológicos, como los de Jaksic & Fuentes (1980) sobre *L. nitidus* e Ipinza (1985) en *L. monticola*. En ambos trabajos se documenta la presencia de nematodos en estómagos de estas especies, sin pronunciarse mayormente sobre la identidad genérica o específica. El primer registro taxonómico de helmintos en *Liolaemus* de Chile lo realizaron Contreras *et al.* (1990), autores que identifican los géneros de oxyuroideos *Pharyngodon* y *Veversia* a partir del intestino de un único ejemplar de *L. tenuis*. Posteriormente, Goldberg *et al.* (2001) realizan la primera determinación específica (y hasta ahora, única) de helmintos en *Liolaemus* chilenos, el oxyuroideo *Spauligodon maytacapaci*, encontrado parasitando a ejemplares de *L. tenuis* y *L. lemniscatus* provenientes de Talcahuano, VIII región. Carothers & Jaksic (2001) compararon las distribuciones a lo largo de un transecto altitudinal de 10 especies de *Liolaemus* de Chile central (incluyendo *L. nigroviridis*) con las de sus parásitos, de modo de verificar si la carga parasitaria constituía un factor determinante en la distribución de los hospederos. En el caso de los helmintos parásitos, sólo mencionan el hallazgo de “nematodos” en *L. altissimus* (= *bellii*), *L. leopardinus* y *L. nitidus*, sin pronunciarse sobre la composición taxonómica ni magnitud parasitaria.

A nivel del rango de distribución del género la situación no es muy distinta. Rocha (1995) señala, para *L. lutzæ* de Brasil, los nematodos *Physaloptera retusa* y *Pharyngodon cesarpintoï*. Ramallo & Díaz (1998) entregan los primeros registros de helmintos en *Liolaemus* de Argentina, al encontrar el nematodo *Physaloptera lutzæ* luego de analizar los taxa *L. quilmes*, *L. ornatus* y *L. alticolor*, sin especificar, sin embargo, la(s) especie(s) hospedera(s). Ramallo *et al.* (2002a) describen a *Spauligodon loboï*, oxyuroideo del intestino grueso de los saurios argentinos *L. capillitas* (hospedero tipo), *L. huacabuasicus*, *L. quilmes*, *L. ornatus* y *L. ramirezæ*. Finalmente, Goldberg *et al.* (2004) determinan desde *Liolaemus* de Argentina los

nematodos *S. maytacapaci* (*L. andinus*, *L. chiliensis*, *L. elongatus*, *L. pictus argentinus* y *L. tenuis*), *Parapharyngodon riojensis* (*L. buergeri*) y *P. retusa* (*L. neuquensis*), y el cestodo *Oochoristica travassosi* (*L. vallecurensis*).

2.2. El modelo de estudio: *Liolaemus nigroviridis*

Liolaemus nigroviridis (Figura 1) es una lagartija endémica de distribución discontinua, encontrándose a partir de los 1100 msnm en las altas cumbres de la zona central de Chile, entre los 32°39'S y 34°05'S (Velooso & Navarro, 1988; Núñez, 1992; Torres-Pérez *et al.*, 2005). Corresponde a la única especie descrita de lagartija altoandina que se distribuye en ambas cordilleras, en un hábitat con similares características macro y microambientales, caracterizado por el predominio de rocas con un estrato vegetacional de matorral andino (e.g. *Chuquiraga oppositifolia*, *Mulinum spinosum*, *Ephedra chilensis*) y gramíneas perennes (e.g. *Poa* sp., *Stipa* sp.), y cubierta nival durante los meses invernales (Donoso-Barros, 1966). De hábitos saxícolas, su alimentación es omnívora y su reproducción vivípara (Robert E. Espinoza¹, datos no publicados). Fue descrita en 1932 por Müller y Hellmich como un conjunto politípico de dos subespecies: *L. n. nigroviridis* para el valle del río San Francisco y *L. n. minor* para el valle del río Volcán, ambas de la cordillera andina (Donoso-Barros, 1966). En 1950 Hellmich agrega una nueva forma para el cerro La Campana, en la Cordillera de la Costa, denominándola *L. n. campanae* (Donoso-Barros, 1966). Las diferencias diagnósticas entre las tres subespecies se basaron en la morfología externa, patrón de diseño corporal y zona de procedencia, considerándose como *L. n. nigroviridis* a los individuos de los cordones andinos de la cuenca del río Mapocho y sus afluentes, *L. n. minor* a los ejemplares del valle del río Maipo y sus

¹ Department of Biology California State University, Northridge, California, USA.

tributarios y *L. n. campanae* a los de las altas cumbres de la cordillera costera (Cerro La Campana, El Roble).



Figura 1. *Liolaemus nigroviridis*. Macho. Camino cumbre Cerro Provincia, Región Metropolitana (33°25'S; 70°27'W; 2209 msnm). Febrero 2006.

Con el objetivo de clarificar el estatus taxonómico de las subespecies, Valencia *et al.* (1979) determinaron y compararon la variabilidad de caracteres morfométricos, morfológicos y cromosómicos en seis poblaciones de *L. nigroviridis*, incluyendo las localidades tipos, no encontrando diferenciación geográfica significativa entre estos caracteres. Estos autores concluyen que, aunque la especie se encontraría en un proceso de especiación activo y relativamente reciente, correspondería a un grupo polimórfico y no politípico. Núñez (1992) considera las subespecies y entrega nuevas localidades para cada

una, destacando la incorporación de localidades con formas atípicas (Cerro Cantillana, Sewell), si bien no se pronuncia categóricamente sobre su estatus taxonómico (aunque este autor las considera como parte del grupo nominal). Núñez & Jaksic (1992) revisan la totalidad de los reptiles de Chile continental y, tomando los criterios de Valencia *et al.* (1979), eliminan las subespecies y consideran a *L.nigroviridis* como una especie monotípica. Por último, Torres-Pérez *et al.* (2005) amplían la distribución conocida de la especie por el norte, al reconocer nuevas poblaciones en la cordillera de la provincia de Los Andes, región de Valparaíso.

OBJETIVOS

1. Objetivo general:

Caracterizar y comparar las comunidades componentes de helmintos gastrointestinales parásitos en poblaciones alopátricas de *L. nigroviridis*, en orden a establecer si el aislamiento geográfico entre las poblaciones hospederas se refleja en sus comunidades parásitas lo que podría estar evidenciando la acción de factores (co)evolutivos.

2. Objetivos específicos:

- Establecer la composición taxonómica y riqueza de helmintos gastrointestinales para cada población hospedera.
- Establecer para cada taxón parasitario valores de prevalencia, número total, abundancia media, rango, sitio de infestación y la especificidad de hospedero.
- Determinar la magnitud de las comunidades componentes helmínticas a través de valores de prevalencia y abundancia media parasitaria.
- Determinar la complejidad de las comunidades componentes helmínticas a través de valores de riqueza media de especies, diversidad y dominancia parasitaria.
- Comparar las comunidades componentes parásitas de forma de establecer posibles patrones diferenciadores entre las poblaciones hospederas.

MATERIAL Y METODOS

Se trabajó con muestras de cuatro poblaciones de *L. nigroviridis* de la Región Metropolitana, dos de la Cordillera de los Andes y dos de la Cordillera de la Costa, considerando para su elección que representaran los tres tipos subespecíficos inicialmente descritos, para lo cual se siguieron los criterios de Nuñez (1992) con respecto a las localidades de captura. Estas fueron: Farellones (33°21'S; 70°17'W; 2370 msnm) para *L. n. nigroviridis*; Embalse El Yeso (33°38'S; 70°03'W; 2600 msnm) para *L. n. minor* (en adelante El Yeso); Cerro El Roble (32°58'S, 71°00'W; 2177 msnm) para *L. n. campanae* (en adelante El Roble); Altos de Cantillana (33°56'S; 70°57'W; 2140 msnm), forma atípica no asignable a ningún tipo (en adelante Cantillana) (Figura 2).

Se capturaron 111 ejemplares de *L. nigroviridis*: 30 en Farellones, 29 en El Yeso, 27 en El Roble y 25 en Cantillana. Para minimizar los efectos de variables que puedan afectar la estructura de las comunidades componentes parasitarias y sesgar los resultados comparativos, las cuatro poblaciones fueron homogéneas en cuanto a: proporción sexual (similar número de machos y hembras por población: 15 vs. 15 en Farellones; 15 vs. 14 en El Yeso; 13 vs. 14 en El Roble; 14 vs. 11 en Cantillana); desarrollo ontogénico (mayores longitudes hocico-cloaca de cada población); temporada de captura del total de la muestra, la cual se realizó entre finales de enero y principios de abril de 2001 (verano medio – otoño temprano).

Las capturas de los individuos se realizó manualmente mediante lazos atados a cañas de pescar. Los ejemplares fueron mantenidos en bolsas de género por un periodo que fluctuó entre 1 y 3 días, siendo procesados en dependencias del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN). El protocolo seguido fue el

siguiente: sacrificio de los animales mediante inyección intraperitoneal de solución eutanásica (T-61); sexaje, pesaje (precisión 0,5 g) y medición morfológica estándar (precisión 0,1 mm); extracción del tracto intestinal completo previa ligadura entre el cardias y la cloaca; fijación de vísceras en formalina caliente al 5 % y posterior preservación en alcohol etílico al 70°; fijación, preservación, etiquetación y depósito de los individuos en la colección herpetológica del MNHN (Anexo1).

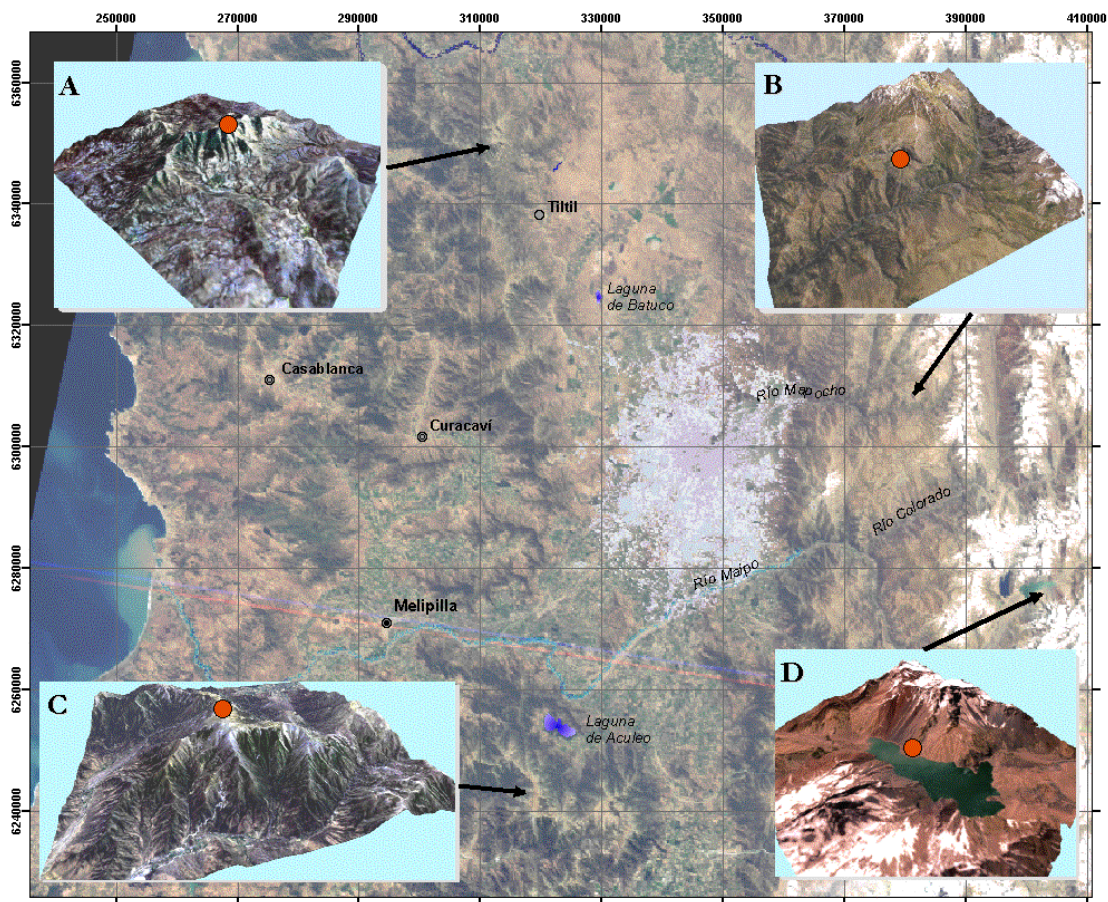


Figura 2. Localidades de colecta de *Liolaemus nigroviridis*: El Roble (A), Farellones (B), Cantillana (C) y El Yeso (D). La imagen corresponde a la zona central de Chile entre los 32°47' a 34°06'S y entre los 69°58' a 71°49'W.

La colecta de helmintos gastrointestinales se efectuó bajo lupa estereoscópica. Se dividió el digestivo en tres porciones para la identificación de la localización intestinal específica de los gusanos: estómago, intestino delgado e intestino grueso (ciego *sensu* Tamayo, 1991). Los especímenes recolectados fueron contados y preservados en alcohol etílico al 70°. Para la determinación, los nematodos fueron diafanizados en lactofenol y montados en portaobjetos. Las observaciones se efectuaron en microscopio óptico estereoscópico, utilizando como consulta para la determinación genérica o específica publicaciones taxonómicas referentes a helmintos en *Liolaemus* o géneros afines (*Tropidurus*), tales como: Vicente & Ibáñez (1968), Vicente (1981), Cristofaro *et al.* (1976) y Ramallo & Díaz (1998). Conjuntamente se utilizaron las claves para nematodos parásitos de vertebrados del Commonwealth Institute of Helminthology (1989). Por último, se envió una muestra de parásitos al Departamento de Helminología del Instituto Oswaldo Cruz (Rio de Janeiro, Brasil), a fin de confirmar y precisar las diagnósis.

La especificidad de hospedero se estableció sólo en los helmintos determinados a nivel de especie. Para esto se utilizó el índice de especificidad propuesto por Poulin & Mouillot (2003), S_{TD} , que es una medida del distanciamiento taxonómico promedio entre todos los taxa hospederos utilizados por un parásito en particular. En un árbol taxonómico tradicional (phylum, clase, orden, familia, género y especie), el distanciamiento corresponde al número de pasos hacia arriba necesarios para alcanzar el taxón común entre dos especies hospederas. Por lo tanto, si dos especies hospederas son congénicas, se requiere de un paso (especie a género) para alcanzar el nodo común en el árbol taxonómico; si dos especies son de diferentes géneros pero de igual familia, serán necesarios dos pasos y así sucesivamente. S_{TD} se computa a partir de:

$$S_{TD} = 2 \frac{\sum \sum \omega_{ij}}{s(s-1)}$$

donde s es el número de especies hospederas utilizadas por un parásito y ω_{ij} es el distanciamiento taxonómico entre la especie hospedera i y j . El valor máximo que puede tomar el índice es igual al número de niveles taxonómicos considerados por sobre especie, por lo que el S_{TD} máximo será cinco (todas las especies hospederas son de clases distintas) y el mínimo será uno (todas las especies hospederas son del mismo género). Los taxa hospederos para cada especie parásita se obtuvieron a partir de los trabajos de Fontes *et al.* (2003), Rocha & Vrcibradic (2003), Bursey & Goldberg (2004), Goldberg *et al.* (2004) y Bursey *et al.* (2005).

La magnitud de las parasitosis de cada población hospedera se estimó con valores de prevalencia y abundancia media parasitaria. Prevalencia corresponde a la fracción o porcentaje de hospederos parasitados y abundancia media al número promedio de individuos parásitos por hospedero examinado (Bush *et al.*, 1997).

La complejidad de las comunidades componentes se evaluó mediante la riqueza media de especies, diversidad y dominancia parasitaria. Riqueza media de especies parásitas la constituye el número promedio de especies parásitas por hospedero examinado. Por tratarse de muestras, la diversidad comunitaria se calculó mediante el índice de Shannon-Weaver (H') (Krebs, 1999), cuya función equivalente es:

$$H' = \frac{N \log_{10} N - \sum n_i \log_{10} n_i}{N}$$

correspondiendo N al número total de individuos en la comunidad y n_i al número de individuos de especie i . El rango de valores de H' va desde 0 (una especie

presente) a un máximo teórico de $\log(S)$, siendo S el número total de especies en la muestra. Para la estimación de la dominancia se utilizó el índice de Berger-Parker (d) (Magurran, 1988) a partir de:

$$d = \frac{N_{\max}}{N}$$

siendo N_{\max} el número de individuos de la especie más abundante. El índice es independiente de S y puede tomar valores entre 0 (todos lo taxa igualmente representados) y 1 (un taxón domina completamente la muestra).

Para determinar las similitudes entre las poblaciones de *L. nigroviridis* a partir de sus comunidades parasitarias se utilizaron dos medidas de similitud comunitarias, el coeficiente de Jaccard (Sj) y el porcentaje de similitud (P) (Krebs, 1999). Sj corresponde a una medida cualitativa basada en datos binarios (presencia/ausencia de especies), cuya expresión es la siguiente:

$$Sj = \frac{a}{a + b + c}$$

donde Sj corresponde al coeficiente de Jaccard de rango 0 (similitud nula) a 1 (similitud completa) entre las comunidades A y B; a es el número de especies compartidas en ambas comunidades; b corresponde al número de especies en la comunidad B pero ausente de A y c es el número de especies presentes en A pero no en B. Por otro lado el porcentaje de similitud es de tipo cuantitativo y considera las abundancias relativas específicas, calculándose como:

$$P = \sum_i \text{mínimo}(p_{Ai}, p_{Bi})$$

donde P es el porcentaje de similitud entre dos comunidades (A y B), con un rango de valores entre 0 (similitud nula) y 100 (similitud completa); p_{Ai} es el porcentaje de la especie i en la comunidad A y p_{Bi} el porcentaje de la especie i en la comunidad B. A partir de la matriz de similitud de ambas medidas se realizaron dendrogramas utilizando el método de unión de conglomerados según su similitud promedio (Krebs, 1999).

La significación estadística (α) se estipuló en 0,05. Para la evaluación de diferencias entre prevalencias se utilizó la prueba de Chi-cuadrado (χ^2). Las diferencias entre medias se detectaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis (H) (ANDEVA no paramétrico). Por constituir muestras de distinto tamaño, las diferencias entre pares de medias se evaluaron mediante la prueba a posteriori no paramétrica de comparaciones múltiples de Dunn (Q) (Zar, 1996). Como el test a posteriori falló en la detección de diferencias entre pares, lo que se explica por la mayor ocurrencia de errores Tipo II con este tipo de pruebas, se realizaron análisis no paramétricos de Mann-Whitney (U) entre todos los posibles pares de localidades (K) (i.e. seis, ya que $K = k(k-1)/2$, donde $k =$ cuatro). Este tipo de manejo no es recomendable debido a la probabilidad conjunta de ocurrencia de errores Tipo I (0,26 en este caso con un $\alpha = 0,05$) (Zar, 1996), por lo cual en este caso en particular se trabajó con un nivel de significancia de 0,01, dando un α total de 0,06, lo que se consideró adecuado. La significación estadística de las diversidades se calculó mediante una prueba t ad-hoc (Zar, 1996). Los análisis estadísticos se realizaron mediante los programas SYSTAT 9.0 y SigmaStat 2.03. Para los cálculos comunitarios se utilizaron los programas de libre disposición BioDiversity Professional 2.0. y Past 1.34.

RESULTADOS

1. Helmintofauna gastrointestinal de *Liolaemus nigroviridis*

Considerando las 111 infracomunidades en conjunto, se recolectaron un total de 1500 individuos parásitos gastrointestinales, los cuales correspondieron a cuatro nematodos y un cestodo (Tabla 1): *Parapharyngodon sceleratus* (Travassos, 1923) (Figura 3), y *Spauligodon maytacapaci* (Vicente & Ibáñez, 1968) (Figura 4) (Oxyurida, Pharyngodonidae); *Physaloptera cf. lutzii* Cristóforo, Guimarães & Rodríguez, 1976 (Spirurida, Physalopteridae) (Figura 5); *Skrjabinelazia* sp. (Ascaridida, Seuratidae) (Figura 6); *Oochoristica* sp. (Cyclophyllidea, Linstowiidae), el único cestodo (Figura 7).

Tabla 1. Total recolectado (N), prevalencia, abundancia media \pm DE, rango y sitio (E= estómago; ID= intestino delgado; C= ciego) para los helmintos de 111 individuos de *Liolaemus nigroviridis*.

Taxa	N	Prevalencia (%)	Abundancia	Rango	Sitio
Nematoda					
<i>Parapharyngodon sceleratus</i>	475	53 (47,7)	4,28 \pm 13,13	0-126	ID,C
<i>Spauligodon maytacapaci</i>	963	61 (54,9)	8,68 \pm 23,58	0-170	C
<i>Physaloptera cf. lutzii</i>	29	9 (8,1)	0,26 \pm 1,26	0-11	E
<i>Skrjabinelazia</i> sp.	8	1 (0,9)	0,07 \pm 0,76	0-8	ID
Cestoda					
<i>Oochoristica</i> sp.	25	6 (5,4)	0,23 \pm 1,66	0-17	ID

Los taxa de Oxyurida destacaron marcadamente del resto de especies en la magnitud de sus descriptores poblacionales. El 95,8% de los individuos recolectados pertenecieron a este grupo, el 94,5% del total de hospederos portaron una o ambas especies, su abundancia media fue de 12,9 vermes/lagarto

y en cuatro individuos hospederos sobrepasaron los 100 especímenes (Tabla 1; Anexo 2). El sitio de localización (Bush *et al*, 1997) de ambas taxas correspondió mayoritariamente al inicio del intestino grueso, el cual se presentaba dilatado y sacular a modo de “ciego” (Tamayo, 1991); siete vermes de cuatro infrapoblaciones de *P. sceleratus* de El Roble se encontraron en la zona adyacente al ciego del intestino delgado posterior.



Figura 3. *Parapharyngodon sceleratus*: (A) Hembra adulta (40x), (B) Macho adulto (40x), (C) Macho adulto, extremo posterior (100x).

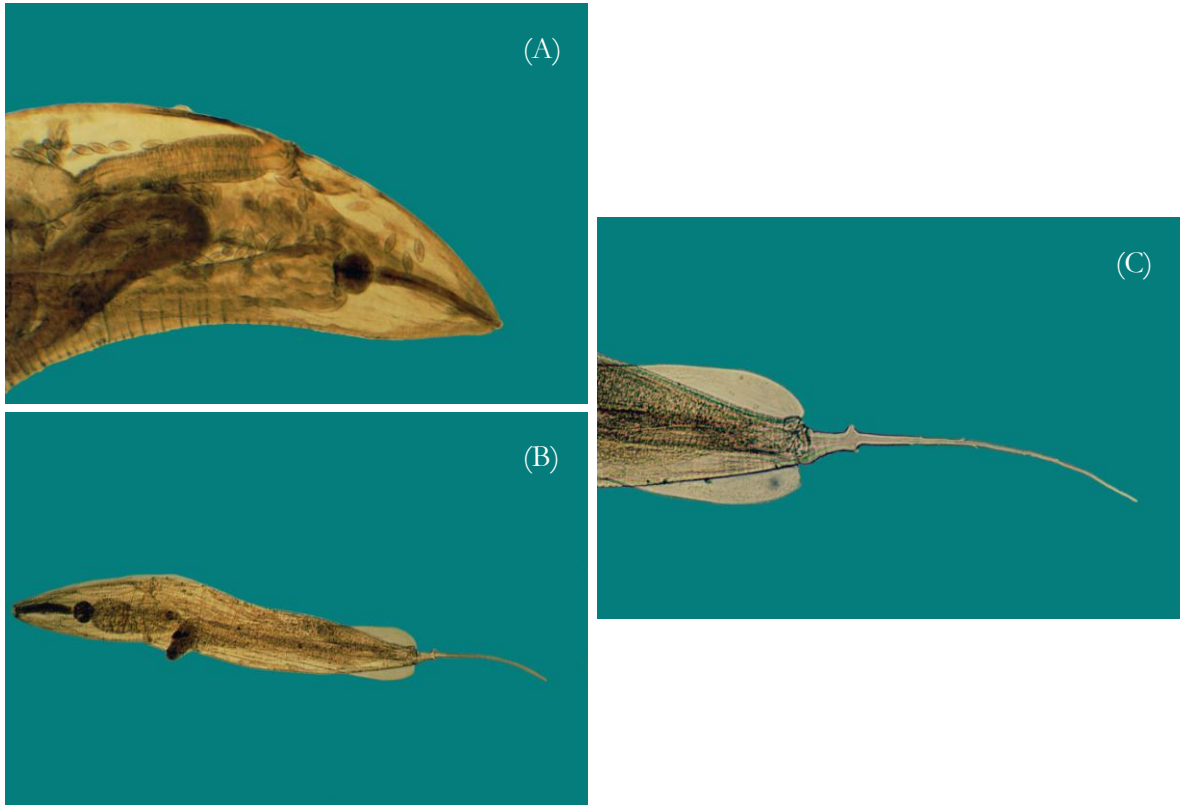


Figura 4. *Spauligodon maytacapaci*: (A) Hembra adulta, extremo anterior (40x), (B) Macho adulto (40x), (C) Macho adulto, extremo posterior (100x).



Figura 5. *Physaloptera cf. lutzii*, extremo anterior (100x).

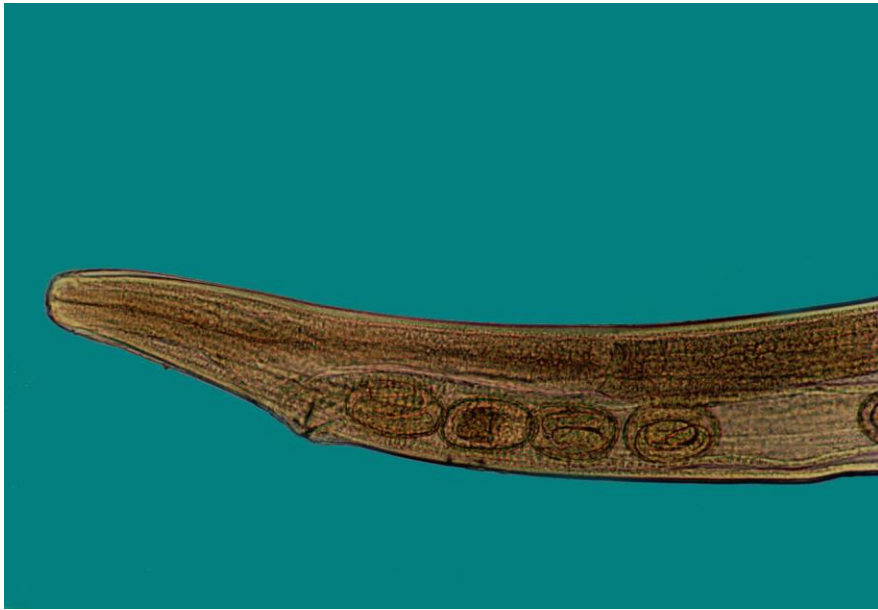


Figura 6. *Skrybinelazia* sp., extremo anterior (100x).



Figura 7. *Oochoristica* sp., extremo anterior (100x).

Tanto *Ph. cf. lutzii* como *Oochoristica* sp. presentaron similitudes en sus descriptores poblacionales, con bajo número total, prevalencia y abundancia media (Tabla 1). Las intensidades de infestación (Bush *et al*, 1997) más frecuentes fueron de dos y tres vermes para el primero y de uno para el segundo. *Ph. cf. lutzii* se localizó exclusivamente en estómago, mientras que *Oochoristica* sp. se encontró únicamente en el intestino delgado, principalmente en su tercio medio. El taxón *Skrjabinelazzia* sp. se presentó como una sola infrapoblación de ocho vermes en el intestino delgado de un lagarto de Farellones.

Los hospederos reconocidos para los helmintos determinados a nivel específico se señalan en la Tabla 2. Con esto se construyeron árboles taxonómicos para el cálculo del S_{TD} (Figura 8). El número de taxa hospederos registrados fue de 17 en *P. sceleratus*, ocho en *Ph. lutzii* y siete en *S. maytacapaci*. Los valores del S_{TD} fueron, en orden decreciente, 2,56 para *P. sceleratus*, 2,21 para *Ph. lutzii* y 1,29 para *S. maytacapaci*. Según esto, la especie con mayor especificidad de hospederos la constituye *S. maytacapaci*, la cual sólo parasita a taxa dentro de una misma familia (Tropiduridae) y fundamentalmente dentro de un mismo género (*Liolaemus*). Tanto *Ph. lutzii* como *P. sceleratus* se encuentran en especies de familias distintas, aunque todas pertenecientes al orden Squamata (Tabla 2, Figura 8), siendo *P. sceleratus* el taxón con la mayor amplitud en cuanto a los hospederos utilizados.

Tabla 2. Hospederos reconocidos para los helmintos gastrointestinales determinados a nivel de especie en *Liolaemus nigroviridis*.

Helmintos	Familia	Género	Especie	
<i>Spauligodon maytacapaci</i>	Tropiduridae	<i>Leiocephalus</i>	L. sp.	
		<i>Liolaemus</i>	<i>L. andinus</i>	
			<i>L. chiliensis</i>	
			<i>L. elongatus</i>	
			<i>L. lemniscatus</i>	
			<i>L. pictus</i>	
			<i>L. tenuis</i>	
<i>Physaloptera cf. lutzi</i>	Teiidae	<i>Ameiva</i>	<i>A. ameiva</i>	
		<i>Cnemidophorus</i>	<i>C. ocellifer</i>	
	Tropiduridae	<i>Eurolophosaurus</i>	<i>E. nanuzae</i>	
		<i>Liolaemus</i>	L. sp.	
		<i>Tropidurus</i>	<i>T. guarani</i>	
			<i>T. itambere</i>	
			<i>T. spinulosus</i>	
	<i>T. torquatus</i>			
<i>Parapharyngodon sceleratus</i>	Teiidae	<i>Ameiva</i>	<i>A. ameiva</i>	
		<i>Cnemidophorus</i>	<i>C. ocellifer</i>	
		<i>Kentropyx</i>	<i>K. pelviceps</i>	
	Gekkonidae	<i>Hemidactylus</i>	<i>H. mabouia</i>	
	Scincidae	<i>Mabuia</i>		<i>M. agilis</i>
				<i>M. caissara</i>
				<i>M. bistriata</i>
				<i>M. frenata</i>
				<i>M. macrorhyncha</i>
				<i>M. melanopleurus</i>
	Tropiduridae	<i>Eurolophosaurus</i>	<i>E. nanuzae</i>	
		<i>Microlophus</i>	<i>M. albemarlensis</i>	
		<i>Tropidurus</i>	<i>T. guarani</i>	
			<i>T. itambere</i>	
			<i>T. melanopleurus</i>	
	<i>T. semitaeniatus</i>			
	<i>T. spinulosus</i>			
	<i>T. torquatus</i>			

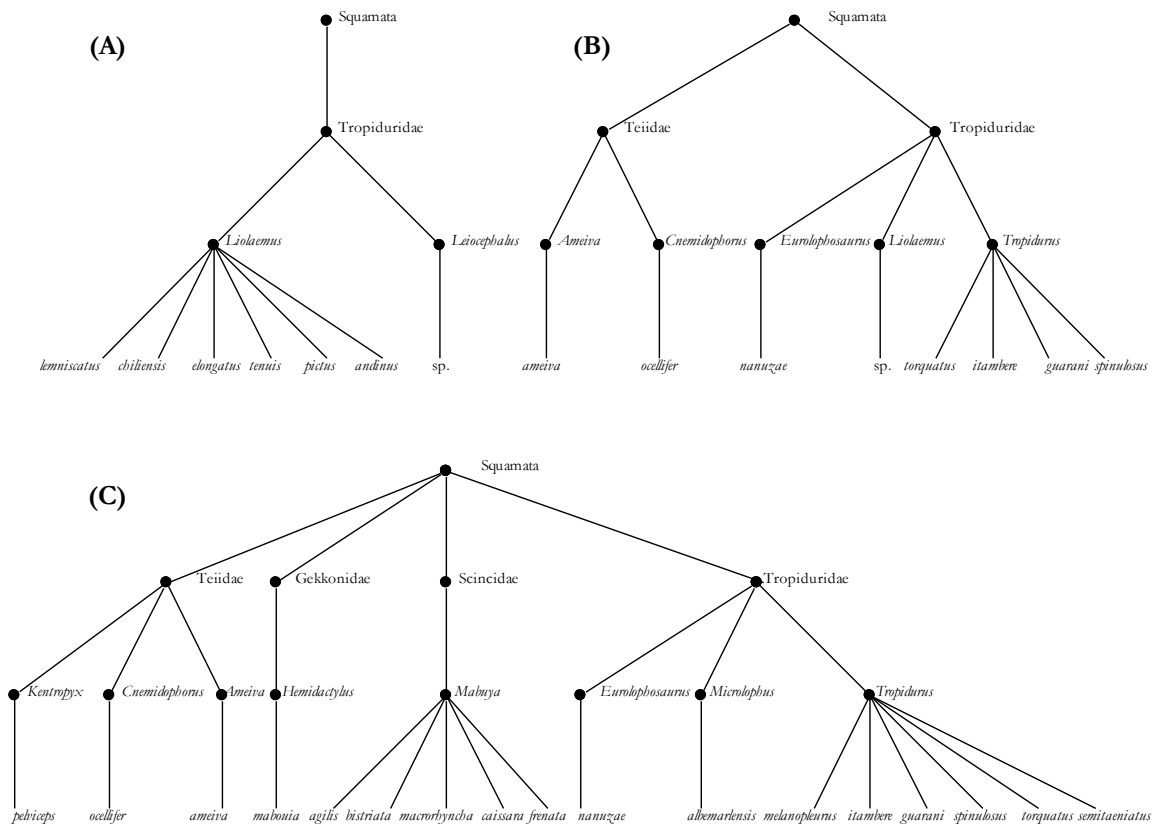


Figura 8. Árboles taxonómicos de los taxa hospederos para (A) *Spauligodon maytacapaci*, (B) *Physaloptera lutzii* y (C) *Parapharyngodon scleratus*. Las categorías taxonómicas corresponden a orden (nodo superior), familias (nodos centrales) y géneros (nodos inferiores).

2. Composición y magnitud de las comunidades componentes helmínticas

La composición de especies de helmintos gastrointestinales para las poblaciones de *L. nigroviridis*, así como las magnitudes de infestación de cada taxón, se entregan en las Tablas 3 y 4.

Tabla 3. Total de individuos por taxón (N), prevalencia (P), y abundancia media ($A \pm DE$) de helmintos gastrointestinales para las poblaciones de *Liolaemus nigroviridis* de Farellones y El Yeso, enero - abril 2001.

Taxa	Farellones			El Yeso		
	N	P (%)	$A \pm DE$	N	P (%)	$A \pm DE$
<i>Parapharyngodon sceleratus</i>	141	21 (70)	4,7±9,16	0	0	0
<i>Spauligodon maytacapaci</i>	71	12 (40)	2,37±5	254	26 (89,6)	8,76±14,34
<i>Physaloptera cf. lutzii</i>	1	1 (3,3)	0,03±0,18	0	0	0
<i>Skrjabinelazia</i> sp.	8	1 (3,3)	0,27±1,46	0	0	0
<i>Oochoristica</i> sp.	5	2 (6,6)	0,17±0,75	1	1 (3,4)	0,03±0,19

Tabla 4. Total de individuos por taxón (N), prevalencia (P), y abundancia media ($A \pm DE$) de helmintos gastrointestinales para las poblaciones de *Liolaemus nigroviridis* de El Roble y Cantillana, enero - abril 2001.

Taxa	El Roble			Cantillana		
	N	P (%)	$A \pm DE$	N	P (%)	$A \pm DE$
<i>Parapharyngodon sceleratus</i>	317	27(100)	11,74±23,27	17	5 (20)	0,68±1,82
<i>Spauligodon maytacapaci</i>	0	0	0	638	23 (92)	25,52±42,94
<i>Physaloptera cf. lutzii</i>	24	5 (18,5)	0,89±2,42	4	3 (12)	0,16±0,47
<i>Skrjabinelazia</i> sp.	0	0	0	0	0	0
<i>Oochoristica</i> sp.	18	2 (7,4)	0,67±3,27	1	1 (4)	0,04±0,20

Las comunidades componentes destacaron por su bajo número de helmintos, siendo la más rica en especies Farellones (5 spp.), seguida por Cantillana (4), El Roble (3) y El Yeso (2). Estas dos últimas fueron las únicas que

presentaron infracomunidades con la totalidad de los taxa de la comunidad componente respectiva, aunque en mínima frecuencia (una infracomunidad en ambas). En Farellones y Cantillana el número máximo de especies por infracomunidad fue de tres y dos taxa respectivamente (Anexo 2). La única especie de helminto que se encontró en las cuatro poblaciones hospederas fue *Oochoristica* sp., aunque su frecuencia de infestación y abundancia fue marcadamente baja en todas las localidades. *Skrjabinelazia* sp. fue exclusivo de Farellones, pero como fue señalado anteriormente, en un único individuo hospedero infestado. *Ph. cf. lutzii* solo estuvo ausente de la comunidad de El Yeso, siendo su participación en las restantes localidades marginal, particularmente en Farellones (un verme en un lagarto). Las máximas prevalencias y abundancias dentro de cada comunidad componente correspondieron siempre a taxa de oxyurida, los cuales presentaron distinta composición y magnitud entre las localidades: *P. sceleratus* se encontró en Farellones, El Roble y Cantillana, siendo la única especie de oxyurida registrado en El Roble. En Farellones y Cantillana se detectó además a *S. maytacapaci*, diferenciándose ambas comunidades por las magnitudes de infestación de ambos taxa (mayor la de *P. sceleratus* en Farellones, mayor la de *S. maytacapaci* en Cantillana). Al igual que en El Roble, la comunidad de El Yeso presentó un sólo taxón de oxyuro, pero correspondiendo en este caso a *S. maytacapaci*.

Las magnitudes de las comunidades componentes helmínticas se presentan en la Tabla 5. La frecuencia de individuos infestados fue alta dentro de cada población hospedera, producto principalmente de las altas prevalencias de Oxyurida (Tablas 3 y 4). Tanto en El Roble como en Cantillana la totalidad de lagartos presentó algún helminto, estando el 90% de los individuos examinados infestados en Farellones y El Yeso. No hubo diferencias significativas entre las frecuencias de infestación de las cuatro localidades ($\chi^2= 0,30$; 3 g.l.; $P> 0,05$).

Tabla 5. Magnitudes de las comunidades componentes helmínticas de *Liolaemus nigroviridis*, enero - abril 2001.

	Farellones	El Yeso	El Roble	Cantillana
N de vermes	226	255	359	660
Prevalencia (%)	27 (90)	26 (90)	27 (100)	25 (100)
Abundancia media \pm DE	7,53 \pm 10,22	8,79 \pm 14,33	13,30 \pm 23,13	26,4 \pm 43,28

Las abundancias medias se vieron marcadamente influidas por la agregación parasitaria, i.e. muchos lagartos con un bajo número de vermes y unos pocos con un alto número (Figura 9). Es así que tanto las comunidades componentes de El Roble como de Cantillana presentaron los máximos valores totales de vermes debido a que en estas existieron infracomunidades que sobrepasaron los 100 individuos (una en El Roble y tres en Cantillana), lo que se refleja en la magnitud de sus abundancias medias y desviaciones típicas. Al comparar entre las comunidades, las abundancias medias fueron significativamente distintas ($H=11,85$; 3 g.l.; $P < 0,05$). Sin embargo, la prueba a posteriori no arrojó diferencias significativas (par Cantillana-Farellones; $Q=2,57$; 4 g.l.; $P > 0,05$). Al comparar por separado entre pares de comunidades, las mayores diferencias se producen entre los pares Cantillana-Farellones ($U=522,5$; 1 g.l.; aproximación $\chi^2=6,25$; $P \leq 0,01$) y El Roble-Farellones ($U=559,5$; 1 g.l.; aproximación $\chi^2=6,13$; $P \leq 0,01$). Diferencias marginales existieron entre Cantillana-El Yeso ($U=500,5$; 1 g.l.; aproximación $\chi^2=5,76$; $P \leq 0,02$) y El Roble-El Yeso ($U=531,5$; 1 g.l.; aproximación $\chi^2=5,29$; $P \leq 0,02$).

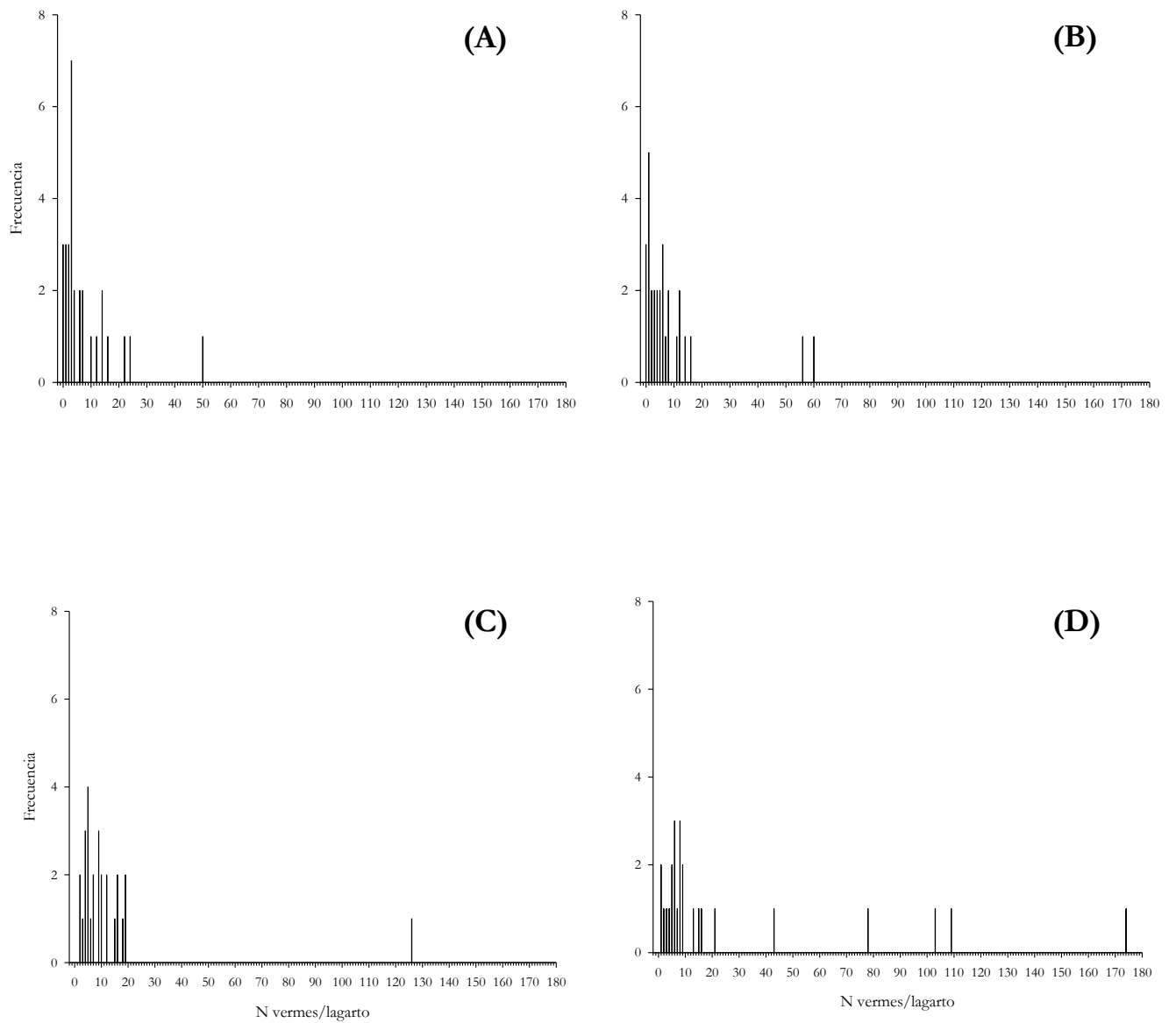


Figura 9. Distribución de frecuencias del número de vermes por lagarto para las poblaciones de *Liolaemus nigroviridis* de Farellones (A), El Yeso (B), El Roble (C) y Cantillana (D), enero - abril 2001.

3. Complejidad de las comunidades componentes helmínticas

La comunidad componente de Farellones resultó la más compleja entre las cuatro poblaciones hospederas (Tabla 6). Su mayor riqueza específica se corresponde con su mayor diversidad entre las comunidades, la cual resultó significativamente distinta entre todos los pares (Farellones-El Yeso $t = 15,11$; 302 g.l.; Farellones-El Roble $t = -6,36$; 514 g.l.; Farellones-Cantillana $t = 11,98$; 369 g.l.; El Yeso-El Roble $t = 8,17$; 502 g.l.; El Yeso-Cantillana $t = 3,96$; 882 g.l.; El Roble-Cantillana $t = 5,04$; 639 g.l.; en todos $P < 0,05$). Farellones tuvo también la comunidad componente con menor dominancia, es decir, es la comunidad con la menor importancia proporcional de la especie más abundante. Esto es indicativo de su mayor heterogeneidad comunitaria en comparación a las restantes, en las cuales un sólo taxón constituye la mayor proporción de la muestra, lo que es extremo en el caso de El Yeso (Tabla 6).

Tabla 6. Media de especies de helmintos por lagarto \pm DE, índice de Shannon-Weaver (H') e índice de Berger-Parker (d) de las comunidades componentes helmínticas de *Liolaemus nigroviridis*, enero - abril 2001.

	Farellones	El Yeso	El Roble	Cantillana
Media spp/lagarto \pm DE	1,23 \pm 0,73	0,93 \pm 0,37	1,26 \pm 0,53	1,28 \pm 0,46
H'	0,38	0,01	0,19	0,07
D	0,62	1	0,88	0,97

La media de especies de helmintos por lagarto examinado fue estadísticamente distinta entre las comunidades ($H = 8,17$; 3 g.l.; $P < 0,05$). Sin embargo, y al igual que para el caso de la abundancia media, la prueba a posteriori no arrojó diferencias significativas (par Cantillana-El Yeso; $Q = 1,95$; 4 g.l.; $P > 0,05$). Al comparar por separado entre pares de comunidades, las diferencias se

producen entre Cantillana-El Yeso ($U= 478,5$; 1 g.l.; aproximación $\chi^2= 8,23$; $P<0,01$) y El Roble-El Yeso ($U= 497$; 1 g.l.; aproximación $\chi^2= 6,73$; $P<0,01$).

4. Similitud entre las comunidades componentes helmínticas

Como fue observado en el punto 2, entre las comunidades de Farellones, Cantillana y El Roble las diferencias en cuanto a la riqueza específica se generaron debido a la ausencia de un único taxón en la comunidad sucesiva, manteniéndose los restantes (Tablas 3 y 4). Esto se comprueba a nivel de las similitudes comunitarias cualitativas, ya que las comunidades con mayor número de especies (Farellones con cinco y Cantillana con cuatro) fueron las más cercanas según el coeficiente de Jaccard (Tabla 7).

Tabla 7. Medidas de similitud comunitarias entre las poblaciones de *Liolaemus nigroviridis*, enero - abril 2001. Valores arriba y debajo de la diagonal representan P y S_j respectivamente.

	Farellones	El Yeso	El Roble	Cantillana
Farellones	-	31,81	65,04	34,59
El Yeso	0,40	-	0,39	96,82
El Roble	0,60	0,25	-	3,34
Cantillana	0,80	0,50	0,75	-

La comunidad que les sigue en número de taxa, El Roble, compartió todas sus especies con las comunidades precedentes, difiriendo en la cantidad de especies ausentes, por lo que la mayor similitud de esta comunidad fue con Cantillana (una especie distinta) y luego con Farellones (dos especies distintas). El Yeso fue la comunidad con menor cantidad de especies, por lo que fue la más lejana, diferenciándose con la comunidad precedente (El Roble) no sólo en

número, sino que también en composición específica, resultando más similar con las comunidades que compartía todos sus helmintos (Cantillana y Farellones).

La similitud cuantitativa se ve relacionada con la dominancia específica. Es así que las comunidades con especies dominantes compartidas, son las que presentan el mayor porcentaje de similitud (Tabla 7). Este es el caso de El Yeso-Cantillana y Farellones-El Roble. Una baja similitud cuantitativa se genera entre El Roble-Cantillana, que si bien presentaron un alto S_j , el bajo valor de P se explica por compartir especies con pobre abundancia en alguna de las dos comunidades. La menor similitud se produce entre El Yeso-El Roble, ya que comparten un solo taxón de muy baja abundancia en ambas localidades.

En la Figura 10 se entregan los dendrogramas resultantes a partir de S_j y P . Según composición de especies, la comunidad de Farellones con la de Cantillana se asemejan en un 80%. A este grupo, con una similitud cercana al 68%, se les une El Roble. Mucho más lejana es la unión de estas tres comunidades con El Yeso, ya que esta ocurre al 35% de similitud. De esta forma, la comunidad de El Yeso constituiría un grupo claramente separado de las otras tres comunidades, entre las cuales la segregación es menos marcada. Para el caso de la similitud cuantitativa, dos son los grupos formados. Uno de alta similitud constituido por El Yeso-Cantillana (97%) y el otro de menor similitud formado por Farellones-El Roble (65%). Ambos grupos se unen distantemente a una semejanza del 18%.

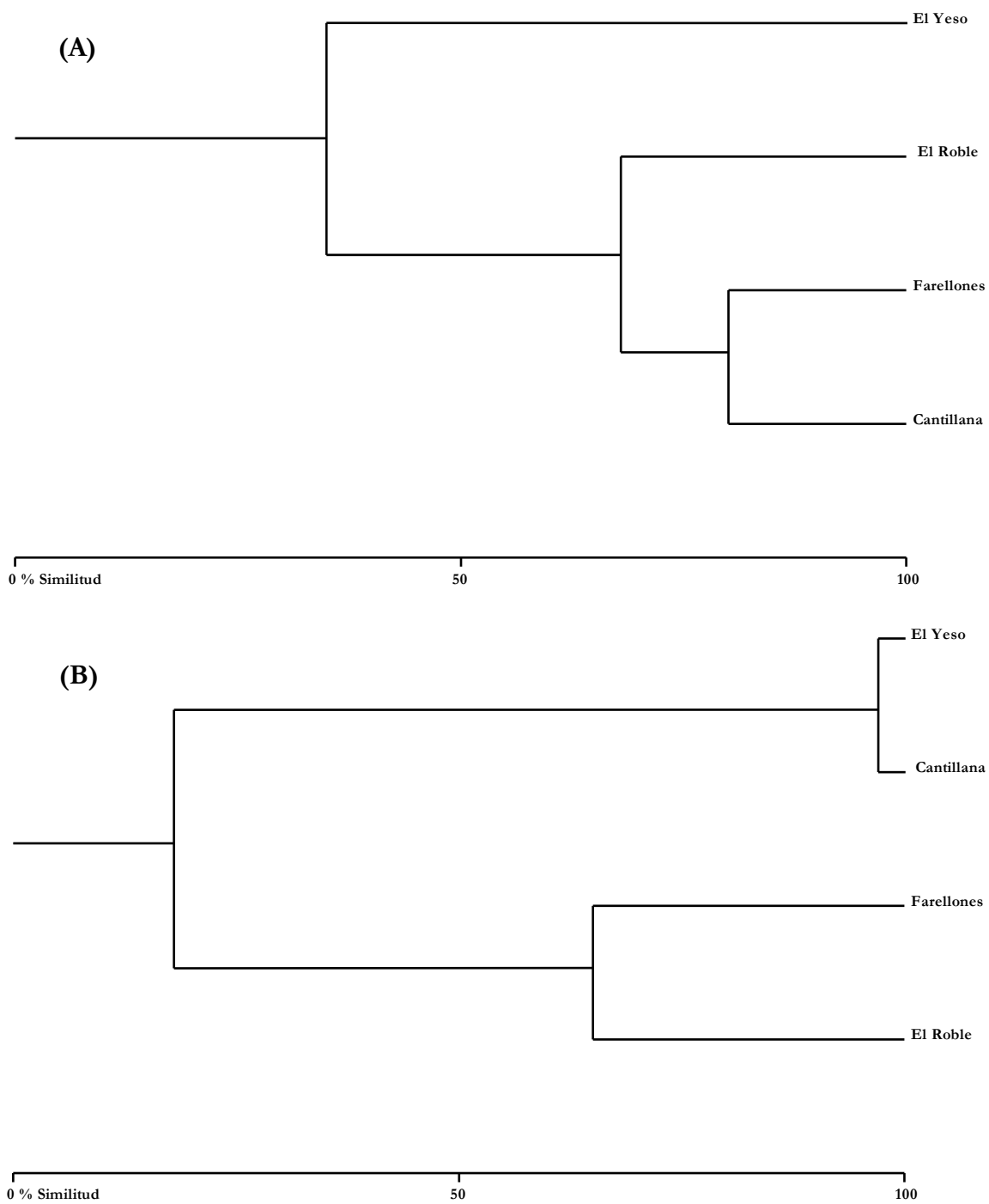


Figura 10. Dendrogramas de similitud cualitativa (A) y cuantitativa (B) entre las comunidades componentes helmínticas de *Liolaemus nigroviridis*, enero - abril 2001.

DISCUSIÓN

En una especie hospedera, las comunidades componentes parásitas corresponden a muestras de la totalidad de parásitos que explotan al taxón en su rango geográfico de distribución. Esto constituye la fauna parasitaria de un hospedero, la cual se ha formado durante la historia evolutiva de esa especie en particular por colonización y extinción de taxa parásitos (Poulin, 1998a). La magnitud de infracomunidades muestreadas y el rango distribucional considerado permite una estimación representativa de la fauna parasitaria de helmintos de *L. nigroviridis*, la que estaría compuesta por cinco especies, constituyéndose en un nuevo registro de especie hospedera para todos los helmintos registrados, con un taxón genérico (*Skrjabinelazia*) y uno específico (*P. sceleratus*) reconocidos por primera vez para *Liolaemus* y siendo la mayoría nuevos registros para Chile (excepción dada por *S. maytacapaci*). De esta forma, *L. nigroviridis* se erige como el taxón con la mayor riqueza helmíntica de las registradas hasta la fecha para el género (Rocha, 1995; Ramallo & Díaz, 1998; Goldberg *et al.*, 2001; Goldberg *et al.*, 2004).

La magnitud de la fauna parasitaria de *L. nigroviridis* es coincidente con lo encontrado por Aho (1990), quién señala para 100 poblaciones de 9 familias de saurios del hemisferio norte, rangos de valores para el número de especies por hospedero entre 0 a 5 (media = 2,06), encontrándose las comunidades de helmintos de reptiles, principalmente las de saurios, dentro de las más deprimidas en términos de riqueza de especies y tamaños comunitarios entre los vertebrados, especialmente si las comparamos con las de aves y mamíferos (Aho, 1990; Bush, 1990; Pence, 1990). Este patrón se comprueba en especies de lagartos sudamericanos, como sucede en *Tropidurus guarani* (Burse & Goldberg, 2004),

Eurolophosaurus (= *Tropidurus*) *nanuzae* (Fontes *et al.*, 2003), y *Cnemidophorus littoralis*, *Mabuya agilis* y *Mabuya macrorhyncha* (Vrcibradic *et al.*, 2000), aún cuando en todos estos trabajos se analizaron entre 8 y 262 individuos hospederos provenientes de una sola localidad (i.e., una comunidad componente). Sin embargo, se han encontrado comunidades componentes de helmintos inusualmente ricas para Squamata, como la señalada por Vrcibradic *et al.* (2000) para *Tropidurus torquatus*, quienes hallaron 11 taxa de helmintos (dos estadios larvales) en una población (N= 62) del sureste de Brazil. A nivel de fauna parasitaria la evidencia es escasa, pero un hecho es destacable: el notorio efecto del esfuerzo de muestreo, ya que al aumentar la extensión de este en tiempo y espacio, la fauna parasitaria puede adquirir magnitudes importantes, como en el caso de la descrita por Sharpilo *et al.* (2001), quienes analizaron la composición de helmintos parásitos de la lagartija paleártica *Lacerta agilis* a una gran escala espacial (32 muestras, con un total de 661 individuos abarcando la mayor parte del rango distribucional) y temporal (36 años), describiendo una fauna parasitaria de 30 especies de helmintos, una de las mayores helmintofaunas entre los lacertilios euroasiáticos.

La fauna parasitaria de *L. nigroviridis* esta compuesta por taxa que parasitan a más de un hospedero, por lo tanto corresponderían a especies generalistas a este nivel (especie hospedera). Sin embargo, todos los helmintos identificados a nivel de especie se encuentran únicamente en saurios, por lo que serian especialistas de este grupo, específicamente de saurios sudamericanos. Tanto *Ph. cf. lutzii* como *P. sceleratus* evidencian una gran plasticidad en la elección del lagarto hospedero, los cuales pertenecen a familias de clados muy distintos dentro de Squamata (Pough *et al.*, 2004), lo que podría estar demostrando la menor importancia de los factores filogenéticos en la estructuración de estas faunas parasitarias y la ocurrencia de múltiples fenómenos de cambio de hospedero debido a la simpatria (actual o histórica) en que estos taxa de saurios se encuentran. Caso

opuesto es lo que ocurre con *S. maytacapaci*, ya que este taxón demuestra casi exclusiva afinidad por tropidurinos del género *Liolaemus*. Si bien la excepción a esto lo constituye su género hospedero tipo *Leiocephalus* (Tropiduridae), representado por un ejemplar sin asignación específica proveniente de Perú (Vicente & Ibáñez, 1968), este registro merece dudas en cuanto a la correcta identidad del hospedero, debido a que *Leiocephalus* se encuentra sistemáticamente muy relacionado con *Liolaemus* y las formas consideradas actualmente dentro de este taxón se distribuyen únicamente en islas del archipiélago de las Antillas (Bahamas, Caimanes, Cuba y Española) (Frost & Etheridge, 1989). De esta manera, *S. maytacapaci* correspondería a un parásito especialista en *Liolaemus*, y dentro de estos a miembros del clado del subgénero *Liolaemus* (*sensu* Schulte *et al.*, 2000), presente tanto en Chile como Argentina pero mayormente en el lado occidental de la Cordillera de los Andes, posible señal de una evolución conjunta parásito-clado hospedero.

Según la forma de transmisión podemos diferenciar dos grupos en la fauna parasitaria de *L. nigroviridis*: los helmintos de ciclo directo sin participación de hospederos intermediarios (monoxenos) y los de ciclo indirecto con intervención de uno o más hospederos intermediarios (heteroxenos). Los taxa de oxyurida corresponderían a los del primer grupo, en donde ocurre una ingestión directa de los huevos a través de hábitos coprófagos y/o de constantes lamidos fecales que las especies de *Liolaemus* (y saurios en general) realizan, por ejemplo, para vomerolfación (Labra *et al.*, 2002). El resto de los taxa presentan ciclos heteroxenos, en donde los huevos son ingeridos por hospederos intermediarios artrópodos en donde se desarrollan los estadios infestantes (Burse *et al.*, 2005). En relación a esto, y considerando la existencia de un continuo carnivorismo-omnivorismo-herbivorismo en los hábitos alimenticios de los reptiles, se ha señalado que hospederos con mayor herbivoría tenderían a poseer una fauna

parasitaria dominada por taxa monoxenos, de escasa variación taxonómica supragenérica, y con alta riqueza de especies y magnitud de infestación, mayormente oxyuridos de la familia Pharyngodonidae (Roca, 1999). La fauna parasitaria registrada en *L. nigroviridis* sería característica de especies en una situación intermedia del continuo alimentario, i.e. de taxa omnívoros, que es precisamente lo que ocurre en este taxón (C. Garin, obs. pers.). No obstante, los géneros *Parapharyngodon* y *Spauligodon* corresponden a la línea evolutiva de Pharyngodonidae parásita de reptiles carnívoros (Petter & Quentin, 1976), lo que podría estar indicando una adaptación secundaria al omnivorismo, como se ha planteado para el caso de los saurios del género *Podarcis* de las islas baleares españolas (Roca, 1999).

Un hecho comprobado es que las comunidades componentes parásitas alcanzan el nivel de saturación de especies siempre por debajo del de su fauna parasitaria (Poulin, 1998a), constituyendo la riqueza de estas últimas un débil predictor de la riqueza de las comunidades componentes respectivas (Kennedy & Guégan, 1994). Diferentes comunidades componentes provenientes de la misma fauna parasitaria (i.e. del mismo taxón hospedero) frecuentemente comparten taxa parásitos pero sólo ocasionalmente tienen idéntica composición de especies (Poulin, 1997), lo que destaca la importancia de los procesos locales en comparación a los regionales sobre la disponibilidad de parásitos y consecuente riqueza de especies. Sharpilo *et al.* (2001) encontraron significativa variación espacial en la composición y estructura de las comunidades componentes helmínticas de *Lacerta agilis* paleárticas (Ukrania y Bulgaria), enfatizando la importancia de la comunidad local parásita. Sin embargo, la gran mayoría de los helmintos correspondieron a especies heteroxenas, de las cuales *L. agilis* sirve como hospedero paraténico o, en mucho menor grado, intermediario, taxa muy dependientes de factores locales (ecológicos) como lo son la disponibilidad de

hospederos intermediarios artrópodos o la simpatria y sintopia con otros vertebrados, hospederos finales para muchas de estas especies (Sharpilo *et al.*, 2001). En contraste de esto, los helmintos monoxenos presentan una mayor independencia de este tipo de factores, aumentando generalmente la similitud entre las comunidades componentes parásitas provenientes de ambientes con características ecológicas disímiles (Sharpilo *et al.*, 2001; Rocha & Vrcibradic, 2003). Para el caso de *L. nigroviridis*, sus comunidades componentes parásitas resultaron ser altamente predecibles en relación a su fauna parasitaria, como lo demuestran los altos valores de similitud cualitativa existente entre ellas. Si bien los taxa heteroxenos presentaron bajos valores de prevalencia y abundancia, lo que conlleva una baja probabilidad de detección, *Oochoristica* sp. estuvo presente en todas las comunidades componentes y *Ph. cf. lutzii* sólo se ausentó de la comunidad de El Yeso. Esto último perfectamente se puede atribuir a un efecto de muestreo por la baja prevalencia de este taxón, ya que existe evidencia que una o dos especies de helmintos no son detectadas al utilizar tamaños muestréales menores de 40 o 50 individuos hospederos (Poulin, 1998b), situación que podría explicar también la ausencia de *Skrjabinelazia* sp. en tres de las cuatro comunidades analizadas. En síntesis, y si consideramos ambos grupos de especies por separado, existe mayor similitud cualitativa comunitaria por los taxa heteroxenos que por los monoxenos, lo que sería señal de similares factores locales entre las comunidades comparadas.

Las poblaciones de *L. nigroviridis* mostraron una alta frecuencia de infestación helmíntica, no diferenciándose mayormente a este nivel, patrón determinado por la presencia de especies de oxyurida en todas las localidades analizadas, ya que las altas prevalencias dependieron exclusivamente de estos taxa monoxenos. En Chile, esto también se ha comprobado en *Liolaemus tenuis* (Goldberg *et al.*, 2001) y *Phymaturus flagellifer* (Tamayo, 1991). Conjuntamente con

una gran prevalencia, los taxa de oxyuridos presentaron una gran abundancia, la cual diferenció principalmente a las poblaciones de la cordillera costera de las andinas, ya que en las primeras hubo mayor número de individuos con altos grados de infestación, es decir, existió mayor agregación parasitaria. La agregación parasitaria se ha asociado a la susceptibilidad variable de los hospederos frente a la infestación, por causa de factores genéticos, ambientales o del comportamiento (Begon *et al.*, 1995), por lo que sería válido concluir que existen diferencias en alguno de estos procesos a nivel de hospederos que hace que las poblaciones de *L. nigroviridis* de la Cordillera de la Costa sean más susceptibles a la agregación parasitaria que las de la Cordillera de los Andes. A pesar de la posibilidad de alguna de estas situaciones, la revisión de las características etarias de las infrapoblaciones de oxyuridos involucrados en las altas magnitudes de infestación individual (sobre 100 vermes) permite notar la dominancia de individuos inmaduros, sin desarrollo de estructuras reproductivas y de muy pequeño tamaño, los que les permite alcanzar mayores densidades que estadios más avanzados de desarrollo, por ejemplo hembras ovígeras, en un espacio de microhábitat (intestino grueso) similar. Por lo tanto, y en este caso específico, serían propiedades poblacionales de los parásitos, más que de los hospederos, los causales de estos patrones de abundancias.

En hospederos conespecíficos se ha demostrado que la distancia geográfica entre comunidades componentes es un excelente predictor de la similitud composicional de especies parásitas, por ejemplo en peces de aguas continentales (Poulin & Morand, 1999). Para el caso de *L. nigroviridis*, las comunidades componentes más cercanas corresponden a las de Farellones-El Yeso (39 km). Sin embargo, esto no es coincidente con la mayor similitud composicional cualitativa (Farellones-Cantillana) ni cuantitativa (Cantillana-El Yeso), lo que si ocurre entre las comunidades más distantes en geografía y composición (El

Roble-El Yeso, 117 km). No obstante, y al considerar solamente la similitud cuantitativa que pondera por factores poblacionales, los dos grupos que se originan en su dendrograma son los que le siguen en distancia geográfica al par Farellones-El Yeso: Farellones-El Roble (79 km) y Cantillana-El Yeso (90 km). Por lo tanto, la similitud composicional sigue más bien un patrón latitudinal (comunidades norteñas y sureñas) que longitudinal (comunidades andinas y costeras), lo que se relacionaría con la menor distancia geográfica pero mayoritariamente con un probable menor aislamiento evolutivo entre ellas, ya que no necesariamente la distancia espacial es reflejo del aislamiento existente entre las poblaciones de un mismo taxón (Poulin & Morand, 1999).

La composición de oxyurida permite generar un posible escenario histórico-evolutivo para estos taxa en las poblaciones de *L. nigroviridis*. Como se discutió anteriormente, *S. maytacapaci* constituiría una especie propia de los *Liolaemus*, originándose a partir de una eventual coespeciación con el taxón. Sin embargo, y a diferencia de lo ocurrido con el género de saurios, *S. maytacapaci* no ha especiado mayormente, ni aún como respuesta a la especiación en el clado hospedero, fenómeno aparentemente muy común en la naturaleza (Johnson *et al.*, 2003). Esta “falla en la coespeciación” sería producto del flujo génico conservado entre las poblaciones del parásito debido a, por ejemplo, eventos de “especiación simpátrica” (Losos & Glor, 2003), manteniéndose el flujo posterior debido a las variadas relaciones ecológicas que se han estructurado dentro del taxón (Jaksic, 1997), las cuales han permitido también el intercambio parasitario entre *Liolaemus*. Por lo tanto, la interacción *L. nigroviridis*-*S. maytacapaci* se remontaría a los orígenes de la especie hospedera. La ausencia actual de este helminto en la población de El Roble se puede explicar por dos situaciones hipotéticas (Poulin, 1998a): extinción del linaje parásito, es decir, en el pasado histórico de esta población hospedera existió el taxón parásito, pero por factores locales

desapareció de la comunidad componente; o bien la población ancestral hospedera estuvo formada por individuos sin o con muy pocos vermes, situación explicada por la agregación parasitaria, lo cual impidió el establecimiento de una población viable de *S. maytacapaci*. Estas mismas razones se pueden esgrimir para explicar la ausencia de *P. sceleratus* en la comunidad componente de El Yeso. Sin embargo, su historia evolutiva sería distinta. Este oxyurido presenta una baja especificidad de hospedero, encontrándose en varios taxa de Squamata sudamericanos lo que facilita el intercambio parasitario. Sin embargo, no se ha presentado en ninguna de las especies de *Liolaemus* estudiadas hasta la fecha, siendo *L. nigroviridis* el primer registro como hospedero dentro del género. Aparentemente la evolución de las poblaciones de *P. sceleratus* en Chile se ha desarrollado exclusivamente en los biotopos altoandinos en que *L. nigroviridis* habita, por lo que de todos los helmintos identificados este taxón se constituye como la especie más característica para *L. nigroviridis*. De las seis especies de *Parapharyngodon* que se han registrado en Sudamérica (Burseley *et al.*, 2005), sólo una había presentado como hospederos a miembros de la subfamilia Liolaeminae (*sensu* Frost & Etheridge, 1989), *P. riojensis*, la cual ha sido encontrada únicamente en *Phymaturus punae* (hospedero tipo) y *Liolaemus buergeri* (Goldberg *et al.*, 2004), ambos lagartos de ambientes altoandinos. Por lo tanto, dentro de Liolaeminae los taxa de *Parapharyngodon* han evolucionado conjuntamente con la línea de especies de altura, estando sometidas a fuertes fenómenos vicariantes que han generado nuevas especies, como en el caso de *P. riojensis* (Ramallo *et al.*, 2002b).

Este trabajo tuvo como objetivo el de establecer si el aislamiento geográfico entre las poblaciones de *L. nigroviridis* se reflejaba en sus comunidades componentes parásitas, de modo de evidenciar la acción de factores principalmente coevolutivos debido a la posible especiación en curso de las poblaciones de hospederas consideradas, situación sustentada por diferencias

morfológicas que han llevado a la descripción de entidades subespecíficas. Los resultados indican la existencia de diferencias en composición, magnitud y complejidad entre las comunidades componentes, sin diferenciarse claramente las poblaciones atribuidas a cada subespecie, segregándose significativamente la comunidad de El Yeso del resto al considerar la composición de especies y formándose dos grupos latitudinalmente diferenciados en norte y sur al adicionarle las magnitudes comunitarias. Estas diferencias serían producto de factores evolutivos independientes de las poblaciones hospederas, como por ejemplo fallas en la coespeciación hospedero-parásito, cambios de hospederos y extinción de linajes parásitos, lo que confirma lo señalado por Weckstein (2004) en orden de que la biogeografía parasitaria puede ser más importante que las asociaciones con el hospedero en la estructuración de sus comunidades. Esto último a sido comprobado por Gouÿ de Bellocq *et al.* (2002), quienes encontraron que los parásitos pueden ayudar a resolver conexiones geográficas entre poblaciones de hospederos, constituyéndose en mejores marcadores geográficos más que filogenéticos, antecedentes que llevan a reconsiderar la utilización de los parásitos como diferenciadores taxonómicos, a lo menos entre y dentro niveles bajos, como ha sido propuesto por algunos autores (Ramallo & Díaz, 1998). Finalmente, es indispensable en cualquier estudio evolutivo del parasitismo la correcta diferenciación taxonómica, así como del establecimiento de las relaciones sistemáticas a nivel de parásitos y hospederos más adecuadas, por lo que urge la utilización de técnicas moleculares modernas (e.g. secuenciación de DNA mitocondrial), las cuales podrían modificar incluso el estatus taxonómico de los taxa considerados en este trabajo (Kunz, 2002).

CONCLUSIONES

1. La fauna parasitaria de helmintos gastrointestinales de *Liolaemus nigroviridis* estuvo compuesta por cinco taxa, los nematodos *Parapharyngodon sceleratus*, *Spauligodon maytacapaci*, *Physaloptera cf. lutzii* y *Skrjabinelazia* sp.; y el cestodo *Oochoristica* sp.
2. En los helmintos identificados a nivel de especie, la mayor especificidad de hospedero la presentó *S. maytacapaci*, propia de *Liolaemus* del subgénero *Liolaemus*. Los taxa restantes presentaron una baja especificidad a nivel genérico y familiar, pero son exclusivos de saurios.
3. La comunidad componente con mayor número de helmintos fue Farellones (5 spp.), seguida por Cantillana (4), El Roble (3) y El Yeso (2).
4. Las magnitudes comunitarias dependieron mayormente de las especies monoxenas *S. maytacapaci* y *P. sceleratus* (Oxyurida, Pharyngodonidae), las que se encontraron en una alta frecuencia de infestación en todas las poblaciones hospederas, no diferenciándose por este componente. Las abundancias medias se diferenciaron principalmente entre localidades de cordilleras distintas, producto de la mayor agregación parasitaria en las comunidades de la Cordillera de la Costa.
5. La comunidad componente que presentó la mayor y menor complejidad fue Farellones y El Yeso respectivamente, lo que es coincidente con su riqueza específica. Sin embargo, la comunidad de El Roble resultó más compleja que la de Cantillana, debido a la mayor agregación parasitaria de los taxa heteroxenos en El Roble.
6. Considerando la composición de especies, sólo la comunidad componente de El Yeso se distancia marcadamente del resto de las comunidades. Al agregar la

magnitud comunitaria, se diferencian las comunidades de localidades septentrionales (Farellones-El Roble) de las de localidades meridionales (El Yeso-Cantillana).

7. Los factores evolutivos que habrían originado a las comunidades componentes habrían sido principalmente fallas en la coespeciación hospedero-parásito, cambios de hospederos y extinción de linajes parásitos.

BIBLIOGRAFÍA

- AHO, J.M. 1990. Helminth communities of amphibians and reptiles: comparative approaches to understanding patterns and processes. Pp: 157-195. In: Esch, G.W.; A.O. Bush & J.M. Aho (Eds.). Parasite Communities: Patterns and Processes. Chapman and Hall, New York. 335 pp.
- ARNEBERG, P.; A. SKORPING; B. GRENFELL & A.F. READ. 1998. Host densities as determinants of abundance in parasite communities. Proceedings of The Royal Society B 265: 1283-1289.
- BARKER, S.C. 1994. Phylogeny and classification, origins, and evolution of host associations of lice. International Journal for Parasitology 24: 1285-1291.
- BEGON, M.; J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND. 1995. Ecología: Individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, Barcelona. 886 pp.
- BÖRGEL, R. 1983. Geomorfología. Colección de la Geografía de Chile, Tomo II. Instituto Geográfico Militar, Santiago. 202 pp.
- BROOKS, D.R. 1979. Testing the context and extent of host-parasite coevolution. Systematic Zoology 28: 299-307.
- BROOKS, D.R. 1980. Allopatric speciation and non-interactive parasite community structure. Systematic Zoology 29: 192-203.
- BURSEY, C.R. & S.R. GOLDBERG. 2004. Helminths of *Tropidurus guarani* (Sauria: Tropiduridae) from Paraguay. Comparative Parasitology 71: 203-207.
- BURSEY, C.R.; S.R. GOLDBERG & J.R. PARMELEE. 2005. Gastrointestinal helminths from 13 species of lizards from Reserva Cuzco Amazónico, Peru. Comparative Parasitology 72: 50-68.

- BUSH, A.O. 1990. Helminth communities in avian hosts: determinants of pattern. Pp: 197-232. In: Esch, G.W.; A.O. Bush & J.M. Aho (Eds.). Parasite Communities: Patterns and Processes. Chapman and Hall, New York. 335 pp.
- BUSH, A.O.; K.D. LAFFERTY; J.M. LOTZ & A.W. SHOSTAK. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. Journal of Parasitology 83: 575-583.
- CARNEY J.P. & T.A. DICK. 2000. Helminth communities of yellow perch (*Perca flavescens* (Mitchill)): determinants of pattern. Canadian Journal of Zoology 78: 538-555.
- CAROTHERS, J.H. & F.M. JAKSIC. 2001. Parasite loads and altitudinal distribution of *Liolaemus* lizards in the central Chilean Andes. Revista Chilena de Historia Natural 74: 681-686.
- CAROTHERS J.H.; F.M. JAKSIC & P.A. MARQUET. 1996. A model for species distributions along a gradient: lizards as study systems. Revista Chilena de Historia Natural 69: 301-307.
- CATTAN, P.E. 1992. Estructura comunitaria de helmintos parásitos de roedores simpátridos: papel de factores filogenéticos y ecológicos. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. 91 pp.
- CATTAN, P.E. 1995. Helmintos. Pp. 117-127. En: Simonetti, J.; M.K. Arroyo; A. Spotorno & E. Lozada (Eds.). Diversidad Biológica de Chile. Comité Nacional de Diversidad Biológica. CONICYT, Santiago. 364 pp.
- CATTAN, P.E. & M. GEORGE-NASCIMENTO. 1982. Estado actual de la parasitología de los mamíferos silvestres chilenos. Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 38: 117-127.
- CEI, J.M. 1986. Reptiles del Centro, Centro-Oeste y Sur de la Argentina: herpetofauna de las zonas áridas y semiáridas. Monografie IV, Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. 527 pp.

- CLAYTON D.H. & K.P. JOHNSON. 2003. Linking coevolutionary history to ecological process: doves and lice. *Evolution* 57: 2335-2341.
- COMMONWEALTH INSTITUTE OF HELMINTHOLOGY. 1989. CIH Keys to the Nematoda Parasites of Vertebrates. Anderson, R.; A. Chabaud & S. Willmott (Eds.). CIH, London.
- CONTRERAS, A.; P. CATTAN; V. LEYTON & H. REYES. 1990. Oxyuroideos en un lacertido chileno autóctono. *Parasitología al Día* 14: 93-94.
- CRISTOFARO, R.; J.F. GUIMARÃES & H. DE O. RODRÍGUEZ. 1976. Algunos nematódeos de *Tropidurus torquatus* (Wied) e *Ameiva ameiva* (L.)—Fauna Helmintológica de Salvador, Bahia. *Atas Soc. Biol.* Rio de Janeiro 18: 65-70.
- DONOSO-BARROS, R. 1966. Reptiles de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile, Santiago. 458 pp.
- DOVE, A.D. 1999. A new index of interactivity in parasite communities. *International Journal for Parasitology* 29: 915-920.
- ESCH, G.W.; A.O. BUSH & J.M. AHO. 1990a. *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Chapman and Hall, New York. 335 pp.
- ESH, G.W.; A.W. SHOSTAK; D.J. MARCOGLIESE & T.M. GOATER. 1990b. Patterns and processes in helminth parasite communities: an overview. Pp: 1-19. In: Esch, G.W.; A.O. Bush & J.M. Aho (Eds.). *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Chapman and Hall, New York. 335 pp.
- ETHERIDGE R. 1995. Redescription of *Ctenoblepharys adspersa* Tschudi, 1845, and the taxonomy of Liolaeminae (Reptilia: Squamata: Tropiduridae). *American Museum of Natural History Novitates* 3142: 1-34.
- ETHERIDGE R. & R.E. ESPINOZA. 2000. Taxonomy of the Liolaeminae (Squamata: Iguania: Tropiduridae) and a semi-annotated bibliography. *Smithsonian Herpetological Information Service* 126: 1-64.

- EZENWA, V.O. 2003. Habitat overlap and gastrointestinal parasitism in sympatric African bovids. *Parasitology* 126: 379-388.
- FONTES, A.F.; J.J. VICENTE; M.C. KIEFER & M. VAN SLUYS. 2003. Parasitism by helminths in *Eurolophosaurus nanuzae* (Lacertilia: Tropicuridae) in an area of rocky outcrops in Minas Gerais state, southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 37: 736-741.
- FROST, D.R. & R. ETHERIDGE. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of Iguanian lizards (Reptilia: Squamata). University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous publications 81:1-65.
- FUENTES, E. & F. JAKSIC. 1979. Lizards and rodents: an explanation for their relative species diversity in Chile. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 12: 179-190.
- GEORGE-NASCIMENTO, M.A. 1991. La estructura de los ensambles comunitarios de helmintos parásitos de vertebrados marinos: un acercamiento a distintos niveles jerárquicos. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Católica de Chile, Santiago. 332 pp.
- GEORGE-NASCIMENTO, M.A. & J.L. IRIARTE. 1989. Las infracomunidades de parásitos metazoos del chancharro *Helicolenus lengerichi* Norman, 1937 (Pisces, Scorpaenidae): un ensamble no interactivo de especies. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 217-227.
- GOATER, T.M.; G.W. ESCH & A.O. BUSH. 1987. Helminth parasites of sympatric salamanders: Ecological concepts at infracommunity, component and compound community levels. *American Midland Naturalist* 118: 289-300.
- GOÛY DE BELLOCQ J.; S. MORAND & C. FELIU. 2002. Patterns of parasite species richness of Western Palaearctic micro-mammals: island effects. *Ecography* 25: 173-183.

- GOLDBERG, S.R.; C.R. BURSEY & M. MORANDO. 2004. Metazoan endoparasites of 12 species of lizards from Argentina. *Comparative Parasitology* 71: 208-214.
- GOLDBERG, S.R.; G. MUÑOZ; F. GARCÍAS & C.R. BURSEY. 2001. *Liolaemus lemniscatus* (wreath tree iguana), *Liolaemus tenuis* (thin tree iguana). Endoparasites. *Herpetological Review* 32: 41.
- GREGORY, R.D. 1990. Parasites and host geographic range as illustrated by waterfowl. *Functional Ecology* 4: 645-654.
- GUEGAN, J.F.; A. LAMBERT; C. LEVEQUE ; C. COMBES & L. EUZET. 1992. Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes? *Oecologia* 90: 197-204.
- HAFNER M.S. & S.A. NADLER. 1990. Cospeciation in host-parasite assemblages: comparative analysis of rates of evolution and timing of cospeciation events. *Systematic Zoology* 39: 192-204.
- HAFNER M.S.; P.D. SUDMAN; F.X. VILLABLANCA; T.A. SPRADLING; J.W. DEMASTES & S.A. NADLER. 1994. Disparate rates of molecular evolution in cospeciating host and parasites. *Science* 265: 1087-1090.
- HAUKISALMI, V. 1994. Interactive versus isolationist communities reconsidered. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 344.
- HELLMICH, W.C. 1951. On ecotypic and autotypic characters, a contribution to the knowledge of the evolution of the genus *Liolaemus* (Iguanidae). *Evolution* 5: 359-369.
- HOLMES, J.C. 1961. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding. *Journal of Parasitology* 47: 209-216.

- HOLMES, J.C. 1962. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). III. Effects in hamsters. *Journal of Parasitology* 48: 97-100.
- HOLMES, J.C. 1990. Helminth communities in marine fishes. Pp. 101-130. In: Esch, G.W.; A.O. Bush & J.M. Aho (Eds.). *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Chapman and Hall, New York. 335 pp.
- HOLMES, J.C. & P.W. PRICE. 1986. Communities of parasites. Pp. 187-213. In : Anderson D.J. & J. Kikkawa (Eds.). *Community Ecology: Pattern and Processes*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 432 pp.
- IPINZA, J.H. 1985. Formicidos en el contenido gástrico de *Liolaemus monticola* (Reptilia). *Revista Chilena de Entomología* 12: 165-168.
- JAKSIC, F. 1997. *Ecología de los Vertebrados de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. 262 pp.
- JAKSIC, F. 2001. *Ecología de Comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago. 233 pp.
- JAKSIC, F.M. & E.R. FUENTES. 1980. Observaciones autoecológicas en *Liolaemus nitidus* (Lacertilia: Iguanidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 15: 109-124.
- JANOVY, J. 2002. Concurrent infections and the community ecology of helminth parasites. *Journal of Parasitology* 88: 440-445.
- JOHNSON, K.P.; R.J. ADAMS; R.D.M. PAGE & D.H. CLAYTON. 2003. When do parasites fail to speciate in response to host speciation? *Systematic Biology* 52: 37-47.
- KEHR, A.I.; B.F.J. MANLY & M.I. HAMANN. 2000. Coexistence of helminth species in *Lysapsus limellus* (Anura: Pseudidae) from an Argentinean subtropical area: influence of biotic and abiotic factors. *Oecologia* 125: 549-558.

- KENNEDY, C.R. & J.F. GUÉGAN. 1994. Regional versus local helminth parasite richness in British freshwater fish: saturated or unsaturated parasite communities?. *Parasitology* 109: 175-185.
- KENNEDY, C.R.; A.O. BUSH & J.M. AHO. 1986. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different?. *Parasitology* 93: 205-215.
- KREBS, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. Second edition. Addison Wesley Longman, California. 620 pp.
- KUNZ, W. 2002. When is a parasite species a species? *Trends in Parasitology* 18: 121-124.
- LABRA, A.; C.A. ESCOBAR; P.M. AGUILAR & H.M. NIEMEYER. 2002. Sources of pheromones in the lizard *Liolaemus tenuis*. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 141-147.
- LAMBERT A. & S. EL GHARBI. 1995. Monogenean host specificity as a biological and taxonomic indicator for fish. *Biological Conservation* 72: 227-235.
- LOSOS J.B. & R.E. GLOR. 2003. Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 220-227.
- MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, New Jersey. 179 pp.
- MUÑOZ, G.; V. VALDEBENITO & M. GEORGE-NASCIMENTO. 2002. La dieta y la fauna de parásitos metazoos del torito *Bovichthys chilensis* Regan 1914 (Pisces: Bovichthyidae) en la costa de Chile centro-sur: variaciones geográficas y ontogenéticas. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 661-671.
- NÚÑEZ, H. 1992. Geographical data of Chilean lizards and snakes from the collections in the Museo Nacional de Historia Natural Santiago, Chile. *Smithsonian Herpetological Information Service* 91: 1-29.

- NÚÑEZ, H. & F. JAKSIC. 1992. Lista comentada de los reptiles terrestres de Chile continental. Boletín del Museo de Historia Natural (Chile) 43: 63-91.
- NÚÑEZ, H.; T.W. STAFFORD & D. FRASSINETTI. 2005. Primer registro de fósiles de *Liolaemus* en Chile (Reptilia, Sauria). Noticiero Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 356: 3-7.
- OLMOS, V.L.; P. VICTORIANO; E. HABIT & C. VALDOVINOS. 2003. Parásitos de peces nativos de la cuenca del Río Laja (Chile Central) y alcances sobre sus ciclos de vida. Archivos de Medicina Veterinaria 35: 195-203.
- PAGE, R.D.M. 1993. Parasites, phylogeny and cospeciation. International Journal for Parasitology 23: 499-506.
- PENCE, D.B. 1990. Helminth communities of mammalian hosts: concepts at the infracommunity, component and compound community levels. Pp: 233-260. In: Esch, G.W.; A.O. Bush & J.M. Aho (Eds.). Parasite Communities: Patterns and Processes. Chapman and Hall, New York. 335 pp.
- PETTER, A.J. & J.C. QUENTIN. 1976. Keys to genera of the Oxyuroidea. Pp: 1-30. In: Anderson, R.C.; A.G. Chabaud & S. Willmott (Eds.). CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. CAB International, London.
- PINCHEIRA-DONOSO, D. & H. NÚÑEZ. 2005. Las especies chilenas del género *Liolaemus* Wiegmann, 1834 (Iguania: Tropicoduridae: Liolaeminae). Taxonomía, sistemática y evolución. Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 59: 1-486.
- POUGH, F.H.; R.M. ANDREWS; M.L. CRUMP; J.E. CADLE; A.H. SAVITZKY & K.D. WELLS. 2004. Herpetology. Third edition. Prentice Hall, New York. 736 pp.
- POULIN, R. 1992. Determinants of host-specificity in parasites of fresh-water fishes. International Journal for Parasitology 22: 753-758.

- POULIN, R. 1995. Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs* 65: 283-302.
- POULIN, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 341-358.
- POULIN, R. 1998a. *Evolutionary Ecology of Parasites: From individuals to communities*. Chapman and Hall, London. 212 pp.
- POULIN, R. 1998b. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology* 84: 485-490.
- POULIN, R. 2000. The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology* 75: 277-293.
- POULIN, R. 2004. Relative infection levels and taxonomic distances among the host species used by a parasite: insights into parasite specialization. *Parasitology* 130: 109-115.
- POULIN, R. & S. MORAND. 1999. Geographical distances and the similarity among parasite communities of conspecific host populations. *Parasitology* 119: 369-374.
- POULIN R. & D. MOUILLOT. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology* 126: 473-480.
- PRICE, P.W. & K.M. CLANCY. 1983. Patters in number of helminth parasite species in freshwater fishes. *Journal of Parasitology* 69: 449-454.
- PUGA, S. 1994. Fauna helmintológica en anuros chilenos. *Boletín Chileno de Parasitología* 49: 81-84.
- RAMALLO, G. & F. DÍAZ. 1998. *Physaloptera lutzii* (Nematoda, Physalopteridae) parásito de *Liolaemus* (Iguania, Tropiduridae) del noroeste argentino. *Boletín Chileno de Parasitología* 53: 19-22.

- RAMALLO, G.; C.R. BURSEY & S.R. GOLDBERG. 2002a. *Spauligodon lobo* n. sp. (Nematoda: Pharyngodonidae) parasite of *Liolaemus* spp. (Iguania: Liolaemidae) from northwestern Argentina. *Journal of Parasitology* 88: 370-374.
- RAMALLO, G.; C.R. BURSEY & S.R. GOLDBERG. 2002b. *Parapharyngodon riojensis* n. sp. (Nematoda: Pharyngodonidae) from the lizard *Phymaturus punae* (Squamata: Iguania: Liolaemidae) from northwestern Argentina. *Journal of Parasitology* 88: 979-982.
- ROCA, V. 1999. Relación entre las faunas endoparásitas de reptiles y su tipo de alimentación. *Revista Española de Herpetología* 13: 101-121.
- ROCHA, C.F.D. 1995. Nematode parasites of the Brazilian sand lizard, *Liolaemus lutz*. *Amphibia-Reptilia* 16: 412-415.
- ROCHA, C.F.D. & D. VRCIBRADIC. 2003. Nematode assemblages of some insular and continental lizard host of the genus *Mabuya* Fitzinger (Reptilia, Scincidae) along the eastern Brazilian coast. *Revista Brasileira de Zoologia* 20: 755-759.
- ROHDE, K.; C. HAYWARD & M. HEAP. 1995. Aspects of the ecology of metazoan ectoparasites of marine fishes. *International Journal for Parasitology* 25: 945-970.
- RÓZSA, L. 1993. Speciation patterns of ectoparasites and “straggling” lice. *International Journal for Parasitology* 23: 859-864.
- SANTÍN-DURÁN M.; J.M. ALUNDA; E.P. HOBERG & C. DE LA FUENTE. 2004. Abomasal parasites in wild sympatric cervids, red deer, *Cervus elaphus* and fallow deer, *Dama dama*, from three localities across central and western Spain: relationship to host density and park management. *Journal of Parasitology* 90: 1378-1386.

- SCHULTE, J.A. II; J.R. MACEY; R.E. ESPINOZA & A. LARSON. 2000. Phylogenetic relationships in the iguanid genus *Liolaemus*: multiple origin of viviparous reproduction and evidence for recurring Andean vicariance and dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 75-102.
- SHARPILO, V.P.; V. BISERKOV; A. KOSTADINOVA; J.M. BEHNKE & Y.I. KUZMIN. 2001. Helminths of the sand lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae), in the Palaearctic: faunal diversity and spatial patterns of variation in the composition and structure of component communities. *Parasitology* 123: 389-400.
- SOUSA, W.P. 1994. Interactive versus isolationist communities reconsidered: reply. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 344-345.
- TAMAYO, M. 1991. Histología comparada del intestino de *Callopistes palluma* y de *Phymaturus flagellifer* (Reptilia, Lacertilia). Tesis Magister, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago. 59 pp.
- TORRES-PÉREZ, F.; D. GOMEZ-LOBO & C. GARIN. 2005. Geographic distribution: *Liolaemus nigroviridis* (black-green tree iguana). *Herpetological Review* 36: 80.
- VALENCIA, J.; A. VELOSO & M. SALLABERRY. 1979. Análisis biométrico y cromosómico en poblaciones de *Liolaemus nigroviridis* Müller and Hellmich (Squamata Iguanidae). *Archivos de Biología y Medicina Experimentales* 12: 209-220.
- VELOSO, A. & J. NAVARRO. 1988. Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino* 6: 481-539.
- VELOSO, A.; J.C. ORTIZ; J. NAVARRO; H. NÚÑEZ; P. ESPEJO & M.A. LABRA. 1995. Reptiles. Pp. 326-335. En: Simonetti, J.; M.K. Arroyo; A.

Spotorno & E. Lozada (Eds.). Diversidad Biológica de Chile. Comité Nacional de Diversidad Biológica. CONICYT, Santiago. 364 pp.

- VICENTE, J.J. 1981. Helminhos de *Tropidurus* (Lacertilia, Iguanidae) da Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz. II. Nematoda. Atas da Sociedade de Biologia de Rio de Janeiro 22: 7-18.
- VICENTE, J.J. & N. IBÁÑEZ. 1968. Nova espécie do genero “*Parathelandros*” Baylis, 1930 (Nematoda, Oxyuroidea). Atas da Sociedade de Biologia de Rio de Janeiro 11: 185-187.
- VRCIBRADIC, D.; M. CUNHA-BARROS; J.J. VICENTE; C.A.C. GALDINO; F.H. HATANO; M. VAN SLUYS & C.F.D. ROCHA. 2000. Nematode infection patterns in four sympatric lizards from a restinga habitat (Jurubatiba) in Rio de Janeiro state, southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 21: 307-316.
- WECKSTEIN, J.D. 2004. Biogeography explains cophylogenetic patterns in toucan chewing lice. *Systematic Biology* 53: 154-164.
- ZAR, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Third edition. Prentice-Hall, New Jersey. 121 pp.

ANEXO 1. Sexo, peso, longitud hocico-cloaca (LHC), longitud axila-ingle (LAI), longitud extremidad anterior (LEA), longitud extremidad posterior (LEP), longitud cola (LC), localidad de colecta, fecha de colecta y número de registro en la colección herpetológica del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) de los individuos de *Liolaemus nigroviridis* examinados.

MNHN	Sexo	Peso	LHC	LAI	LEA	LEP	LC	Localidad	Fecha
3199	macho	14.5	78.2	33.4	26	43.1	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3200	macho	16	77	31.6	28	45.2	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3201	hembra	8	64.2	32.7	24	34.5	109	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3202	hembra	7	64.5	29.2	23.5	35.5	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3203	macho	14	78.3	33.1	26	39.7	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3204	hembra	6	60.7	27.1	23.8	35.6	107	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3205	macho	10	69.4	29.4	26.2	41	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3206	hembra	5.5	62.7	27.4	23.6	33.5	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3207	hembra	5.5	61.6	27.9	25.3	34.6	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3208	hembra	9.5	71.8	33.1	25.1	38	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3209	macho	14.5	76.8	31.1	27.4	33.9	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3210	hembra	6.5	64	28.5	23	34.2	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3211	macho	13	78	32.5	24.1	42.2	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3212	hembra	5.5	61.3	24	22.1	34.3	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3213	hembra	5.5	64.2	27.1	23.2	36	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3214	macho	18.5	82.5	38.4	31	43.7	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3215	macho	16.5	85.7	40.2	31.8	45.1	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3216	macho	13	76.7	32.3	27.8	45.4	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3217	macho	14.5	73.8	31.8	28	43.1	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3218	macho	14.5	79.6	35.6	30.4	46.2	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3219	macho	17	77.3	29.8	29.2	44.4	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3220	macho	16.5	77.2	31.5	28.7	44.1	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3221	hembra	7.5	64.3	29.4	24.4	35.1	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3222	hembra	6	61.8	26.8	23.8	34	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3223	hembra	7	59.1	27	22.5	35	124	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3224	hembra	3	50.2	20.5	17.6	30.1	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3225	hembra	8.5	66.6	30.6	23.3	34	reg.	Cerro El Roble	20-Enero-2001
3226	macho	16.5	80.6	35.1	26.5	45.5	reg.	Farellones	8-Febrero-2001
3227	macho	12.5	74.2	31.7	26.8	42.6	reg.	Farellones	8-Febrero-2001
3228	hembra	8	64.5	29.5	23.2	36.5	reg.	Farellones	8-Febrero-2001
3229	hembra	8	64.8	29.9	24.1	34.8	reg.	Farellones	8-Febrero-2001
3230	macho	10.5	69.6	29	23	42.7	reg.	Farellones	8-Febrero-2001
3231	macho	13	74.3	33.3	26	45.1	reg.	Farellones	8-Febrero-2001
3232	macho	7	61.8	28.7	23.1	36.6	reg.	Farellones	8-Febrero-2001
3233	hembra	6.5	63.4	29.6	22.3	36.2	101.2	Farellones	8-Febrero-2001
3234	macho	8.5	62	27.6	22.5	36.1	106.4	Farellones	8-Febrero-2001
3235	hembra	6	58.2	26.1	20	32.4	reg.	Farellones	8-Febrero-2001
3236	macho	9	69.8	31.4	28.7	43.7	104.4	Farellones	8-Febrero-2001
3237	hembra	6.5	59.5	28.2	21.1	33.5	reg.	Farellones	8-Febrero-2001
3238	macho	11	69.3	30	24.2	40.1	117.5	Embalse El Yeso	3-Abril-2001

ANEXO 1 (continuación)

MNHN	Sexo	Peso	LHC	LAI	LEA	LEP	LC	Localidad	Fecha
3239	macho	7	63	26.2	24.1	37.7	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3240	macho	7.5	63.5	27.4	25	39.8	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3241	hembra	6.5	62.2	30.1	23.9	31.7	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3242	hembra	8	64.7	31.3	21.7	32.2	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3243	macho	8	67.8	28.5	26.2	38	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3244	macho	10	67.4	31.5	21.1	39.9	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3245	macho	11.5	73.9	32.4	24.4	38.9	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3246	hembra	3	47.2	21.9	18.4	29	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3247	hembra	6.5	61.8	29.7	22.1	31.7	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3248	macho	11	72.3	31.2	24.7	39.3	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3249	macho	12	73.4	32.6	26.4	38.5	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3250	hembra	3.5	49.3	21.5	20.7	30.8	reg.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3251	hembra	3	46.7	20.6	18.3	28.2	cort.	Embalse El Yeso	3-Abril-2001
3252	macho	10	72.2	30.1	28.5	45.7	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3253	hembra	6.5	63.3	30.5	24.6	36.1	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3254	macho	12	77.8	33.2	30.7	48.3	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3255	macho	12.5	76.5	34.8	30.7	46.9	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3256	macho	16	77.2	30	29.7	39.8	127.9	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3257	macho	9.5	72.1	30.6	28.5	43.9	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3258	macho	15	80.9	32.5	31.6	47.1	129.3	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3259	macho	7.5	64.4	24.9	26.8	42.7	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3260	hembra	7	65.1	29.6	25.6	37.5	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3261	hembra	9.5	69.5	33.4	25.5	37.8	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3262	hembra	8	65	28.5	24.5	35.9	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3263	hembra	6.5	63.2	28.2	22.5	37.6	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3264	hembra	6.5	60.8	26.4	21.3	35.2	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3265	hembra	7.5	67.7	31.6	24.3	35.8	98.3	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3266	macho	15	82.8	35	29.7	43.7	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3267	macho	21	88.9	38	33	51.8	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3268	hembra	5.5	57	24	23	35.6	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3269	macho	17.5	86.6	36.2	32.7	50.9	128.7	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3270	macho	18	85.7	36.4	31.4	48.6	130.5	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3271	macho	9.5	69.3	28.1	27.3	46.2	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3272	hembra	6.5	62.7	27	25.2	37.4	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3273	macho	19	85.2	35.7	29.2	48.5	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3274	macho	6.5	61.7	27.4	24.4	42.1	108.6	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3275	hembra	7.5	63.7	27.5	23.5	36	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3276	hembra	7.5	67.4	31.3	25.8	38.1	reg.	Altos de Cantillana	7-Abril-2001
3277	macho	11	71.3	31.5	25.2	40	121.8	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3278	macho	10	70.2	29.5	25.6	40.4	107.7	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3279	hembra	4	52.4	23.9	23.4	33	99.2	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3280	macho	10	69.7	29.9	26.7	38.6	reg.	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3281	macho	6	60.4	25.2	24.2	38.5	reg.	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3282	macho	8.5	70.8	31.5	24	39.9	reg.	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3283	hembra	3.5	57.1	25.5	24.3	34.6	cort.	Embalse El Yeso	18-Abril-2001

ANEXO 1 (continuación)

MNHN	Sexo	Peso	LHC	LAI	LEA	LEP	LC	Localidad	Fecha
3284	macho	6	58.9	25.1	22.6	35.1	reg.	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3285	macho	10.5	68.3	30.1	23.4	39.1	reg.	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3286	hembra	5.5	59.5	26	21.7	33.2	reg.	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3287	hembra	4	51.4	21.9	20.2	32.3	87.7	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3288	hembra	3.5	51.7	23	22.2	32.1	92.5	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3289	hembra	3	47.3	20	20.6	112	reg.	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3290	hembra	3.5	51.3	21.5	19.9	30.5	reg.	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3291	hembra	2	42.1	17.6	15.2	17.1	reg.	Embalse El Yeso	18-Abril-2001
3292	hembra	9.5	70.5	33	25.2	37.7	reg.	Farellones	18-Abril-2001
3293	hembra	6.5	63	29.6	21.9	33.2	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3294	macho	12.5	75.8	32.7	26.3	42.7	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3295	macho	11.5	76.7	32.9	27.4	45.2	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3296	hembra	5	59.5	26.8	23.1	34.2	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3297	hembra	8	69.1	34.7	24	34.3	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3298	hembra	7	60.6	30.4	23.5	33.4	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3299	macho	9.5	71	31.8	26.7	43	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3300	hembra	8	67.1	31	23.5	35.4	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3301	macho	6	63.4	27.1	24.4	37.4	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3302	macho	13	73.7	31.4	26.3	42.5	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3303	macho	6.5	62.8	28.7	24.5	36.3	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3304	hembra	6	62.8	30.5	22	33.5	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3305	hembra	5	59.8	27.5	22.2	33.7	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3306	macho	5	59.7	23.7	24.7	37.8	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3307	hembra	5	53.5	27.5	21.2	29.4	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3308	hembra	5	58.5	27.2	23	33.4	reg.	Farellones	19-Abril-2001
3309	macho	3.5	50.5	22.5	20.8	32.8	reg.	Farellones	19-Abril-2001

ANEXO 2. Infracomunidades de helmintos de 111 individuos de *Liolaemus nigroviridis*. Se indica la especie de helminto (PASC= *Parapharyngodon sceleratus*, SPMA= *Spauligodon maytacapaci*, PHLU= *Physaloptera cf. lutzii*, SKSP= *Skrjabinelazia* sp., OOSP= *Oochoristica* sp.), el total de vermes y el total de especies de helmintos por infracomunidad.

MNHN	PASC	SPMA	PHLU	SKSP	OOSP	Total vermes	Total helmintos
3199	126	0	0	0	0	126	1
3200	15	0	0	0	0	15	1
3201	5	0	0	0	0	5	1
3202	2	0	0	0	0	2	1
3203	6	0	0	0	0	6	1
3204	3	0	0	0	0	3	1
3205	2	0	3	0	0	5	2
3206	7	0	0	0	0	7	1
3207	5	0	0	0	0	5	1
3208	16	0	2	0	1	19	3
3209	10	0	0	0	0	10	1
3210	9	0	0	0	0	9	1
3211	6	0	6	0	0	12	2
3212	2	0	0	0	0	2	1
3213	16	0	0	0	0	16	1
3214	4	0	0	0	0	4	1
3215	9	0	0	0	0	9	1
3216	12	0	0	0	0	12	1
3217	4	0	0	0	0	4	1
3218	4	0	0	0	0	4	1
3219	9	0	0	0	0	9	1
3220	2	0	0	0	17	19	2
3221	5	0	2	0	0	7	2
3222	16	0	0	0	0	16	1
3223	10	0	0	0	0	10	1
3224	5	0	0	0	0	5	1
3225	7	0	11	0	0	18	2
3226	6	0	0	0	0	6	1
3227	7	0	0	0	0	7	1
3228	5	1	0	8	0	14	3
3229	3	3	0	0	0	6	2
3230	1	0	0	0	0	1	1
3231	24	0	0	0	0	24	1
3232	0	4	0	0	0	4	1
3233	10	0	0	0	0	10	1
3234	2	13	1	0	0	16	3
3235	3	0	0	0	0	3	1
3236	2	0	0	0	0	2	1

ANEXO 2 (continuación)

MNHN	PASC	SPMA	PHLU	SKSP	OOSP	Total vermes	Total helmintos
3237	46	0	0	0	4	50	2
3238	0	2	0	0	0	2	1
3239	0	4	0	0	0	4	1
3240	0	6	0	0	0	6	1
3241	0	11	0	0	0	11	1
3242	0	12	0	0	0	12	1
3243	0	6	0	0	0	6	1
3244	0	7	0	0	1	8	2
3245	0	6	0	0	0	6	1
3246	0	0	0	0	0	0	0
3247	0	60	0	0	0	60	1
3248	0	3	0	0	0	3	1
3249	0	16	0	0	0	16	1
3250	0	1	0	0	0	1	1
3251	0	0	0	0	0	0	0
3252	1	0	0	0	0	1	1
3253	0	7	0	0	0	7	1
3254	8	0	0	0	0	8	1
3255	0	7	2	0	0	9	2
3256	1	5	0	0	0	6	2
3257	0	78	0	0	0	78	1
3258	0	15	0	0	0	15	1
3259	0	8	0	0	0	8	1
3260	0	6	0	0	0	6	1
3261	0	2	0	0	0	2	1
3262	0	5	0	0	0	5	1
3263	0	1	0	0	0	1	1
3264	0	9	0	0	0	9	1
3265	0	4	0	0	0	4	1
3266	3	5	0	0	0	8	2
3267	0	42	1	0	0	43	2
3268	0	3	0	0	0	3	1
3269	0	21	0	0	0	21	1
3270	4	170	0	0	0	174	2
3271	0	13	0	0	0	13	1
3272	0	5	0	0	0	5	1
3273	0	108	0	0	1	109	2
3274	0	103	0	0	0	103	1
3275	0	6	0	0	0	6	1
3276	0	15	1	0	0	16	2
3277	0	4	0	0	0	4	1
3278	0	8	0	0	0	8	1
3279	0	12	0	0	0	12	1
3280	0	56	0	0	0	56	1
3281	0	5	0	0	0	5	1

ANEXO 2 (continuación)

MNHN	PASC	SPMA	PHLU	SKSP	OOSP	Total vermes	Total helminfos
3282	0	0	0	0	0	0	0
3283	0	5	0	0	0	5	1
3284	0	1	0	0	0	1	1
3285	0	1	0	0	0	1	1
3286	0	14	0	0	0	14	1
3287	0	7	0	0	0	7	1
3288	0	3	0	0	0	3	1
3289	0	1	0	0	0	1	1
3290	0	2	0	0	0	2	1
3291	0	1	0	0	0	1	1
3292	7	0	0	0	0	7	1
3293	3	0	0	0	0	3	1
3294	1	0	0	0	0	1	1
3295	2	0	0	0	0	2	1
3296	1	1	0	0	0	2	2
3297	0	13	0	0	1	14	2
3298	0	3	0	0	0	3	1
3299	3	0	0	0	0	3	1
3300	0	4	0	0	0	4	1
3301	0	0	0	0	0	0	0
3302	0	22	0	0	0	22	1
3303	0	0	0	0	0	0	0
3304	3	0	0	0	0	3	1
3305	0	3	0	0	0	3	1
3306	1	0	0	0	0	1	1
3307	2	1	0	0	0	3	2
3308	9	3	0	0	0	12	2
3309	0	0	0	0	0	0	0