



UNIVERSIDAD DE CHILE

**FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
ESCUELA DE CIENCIAS VETERINARIAS**

**COMPARACIÓN DE HELMINTOFAUNA
GASTROINTESTINAL DE MUS MUSCULUS LINNAEUS,
1758 Y ABROTHRIX OLIVACEUS WATHERHOUSE, 1837**

CARLOS ALBERTO LANDAETA AQUEVEQUE

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

PROFESOR GUÍA: DR. PEDRO CATTAN AYALA

**SANTIAGO, CHILE
2004**



UNIVERSIDAD DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y PECUARIAS
DE CIENCIAS VETERINARIAS

COMPARACIÓN DE HELMINTOFAUNA GASTROINTESTINAL DE MUS MUSCULUS LINNAEUS, 1758 Y ABROTHRIX OLIVACEUS WATHERHOUSE, 1837

CARLOS ALBERTO LANDAETA AQUEVEQUE

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

NOTA FINAL:

NOTA FIRMA

PROFESOR GUÍA: Dr. PEDRO CATTAN AYALA

PROFESOR CONSEJERO: DR. FERNANDO FREDES MARTÍNEZ

PROFESOR CONSEJERO: DR. RIGOBERTO SOLÍS MUÑOZ

**SANTIAGO, CHILE
2004**

ÍNDICE

	Página
RESUMEN	ii
SUMMARY	iii
INTRODUCCIÓN	1
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	2
1. Antecedentes sobre ecología de parásitos	2
1.1 Efectos diferenciales de los parásitos sobre el hospedero	3
1.2 Parásitos y especies introducidas	3
1.3 Comunidades parasitarias	3
1.3.1 Jerarquización de las comunidades parasitarias	4
1.3.1.1 Infracomunidad	5
1.3.1.2 Comunidad componente	7
1.4 Parásitos y programas de conservación	8
2. Helmintofauna en roedores chilenos	9
2.1 Antecedentes sobre la biología de los roedores	9
2.2 Estudios sobre la helmintofauna de roedores en Chile	10
3. Planeamiento general	11
OBJETIVOS	14
1. Objetivo general	14
2. Objetivos específicos	14
MATERIAL Y MÉTODO	15
1. Localidades	15
1.1 FAVET	15
1.2 Fundo “El Bosque”	16
1.3 Pudahuel	16
2. Recolección de ratones	17
3. Obtención e identificación de los vermes	17
4. Análisis estadísticos	18
RESULTADOS	21

1. Comunidad hospedera	21
2. Comunidad componente de <i>Mus musculus</i>	21
3. Comunidad componente de <i>Abrothrix olivaceus</i>	23
4. Comunidad compuesta	24
5. Resultados por sitios de muestreo	25
DISCUSIÓN	45
1. Estructura comunitaria	46
2. Determinantes intrínsecos de la estructura comunitaria	47
2.1 Efecto del sexo	47
2.1 Efecto de la especie hospedera	47
3. Efecto de la antigüedad del hospedero en el ecosistema	48
4. Efecto del ambiente	50
CONCLUSIONES	53
BIBLIOGRAFÍA	54

RESUMEN

En el ámbito de las comunidades biológicas, las interacciones que se producen en las distintas especies y sus consecuencias son temas recurrentes de investigación desde hace mucho tiempo. Sin embargo, un grupo muy determinante dentro de las interacciones intra e interespecíficas que se producen dentro de un ecosistema, como son los parásitos, son un tema de investigación ecológica relativamente nuevo. En el presente trabajo se comparó la helmintofauna de dos especies de roedores: *Abrothrix olivaceus* (Muridae, Sigmodontinae), especie nativa en el área de estudio, y *Mus musculus* (Muridae, Murinae), especie introducida a partir de la llegada de los conquistadores españoles. Se capturó un total de 88 *M. musculus* y 85 *A. olivaceus* en tres comunas de la Región Metropolitana: La Pintana, Maipú y Pudahuel. De éstos se aisló 3.442 vermes clasificados en 12 especies distintas.

Ambas comunidades componentes mostraron un patrón aislacionista, constatándose 2 especies centrales en *A. olivaceus*. El principal factor estructurador de las comunidades parasitarias fue la especie hospedera. La mayor prevalencia y riqueza media, y menor abundancia permitieron postular que la comunidad componente de *A. olivaceus* habría presentado una mayor coevolución con su hospedero. El ambiente tuvo un rol estructurador en las comunidades aportando con una composición distinta de especies en cada sitio de muestreo, y evidenciándose un efecto diferencial sobre la diversidad de cada comunidad. El sexo del individuo hospedero no fue significativo como factor estructurador de las comunidades parasitarias.

SUMMARY

Studies on biological communities have been done for a long time. Interactions between different species and its effects on the structure of a community have been subjects of recurrent Works. Nevertheless, parasites which are a very determinant group of intra and interspecific biological interactions are a relatively new topic for ecology studies.

The current study compared helminth communities of two rodent species: *Abrothrix olivaceus* (Sigmodontinae), an autochthonous Chilean species, and *Mus musculus* (Murinae), an introduced Cosmopolitan species.

A sample of 88 *M. musculus* and 85 *A. olivaceus* were collected from three locations of the Región Metropolitana, Chile: La Pintana, Maipú and Pudahue. From this sample 3.442 worms specimens were collected. Comparing the helminthfauna of the two rodents, both component communities showed an isolationist pattern. Only the helminth community of *A. olivaceus* had two core species. The biggest prevalence of individuals parasited, the biggest mean richness per individual and the smallest abundance of the parasite burden are indirect evidence that component community of *A. olivaceus* could have a longer host-parasite coevolution than this of *M. musculus*. The main structuring factor of both helminth communities was the host species. The environment showed a structuring role on communities giving a different species composition and diversity in each sampling site. Host sex had not significant effect on the structure of these parasites communities.

INTRODUCCIÓN

Desde el inicio de la ecología cuantitativa de las comunidades de parásitos en 1961 hasta la fecha, una importante cantidad de estudios se ha realizado en esta área. Sin embargo, dado que los parásitos son uno de los grupos de organismos más numerosos y determinantes en el comportamiento de las comunidades biológicas, sigue siendo muy escaso no sólo el conocimiento sobre el tema, sino también la consideración que se le entrega a la hora de elaborar los distintos planes de manejo de fauna.

Los parásitos son un grupo de seres vivos con características muy interesantes desde el punto de vista ecológico. Por ello, se han usado como modelos para la investigación de las dinámicas de poblaciones y comunidades.

El estudio de los parásitos dentro de un grupo de hospederos permite distinguir una jerarquía de niveles de organización (Esch *et al.*, 1975; Bush *et al.*, 1997). Ésta se produce al considerar los especímenes, primero dentro de un individuo, luego en una población de hospederos, en una comunidad de hospederos y finalmente, dentro de un ecosistema.

Dada su abundancia, el grupo de mamíferos en los que es más factible realizar estos estudios, es el de los roedores. Dentro del Orden Rodentia, la familia Muridae agrupa casi un tercio de las especies de mamíferos del mundo. Dentro de ésta, la subfamilia más numerosa es Murinae, a la cual pertenecen los tres roedores sinantrópicos presentes en Chile: *Mus musculus*, *Rattus rattus* y *R. norvegicus*, todos cosmopolitas. También dentro de esta familia, está la subfamilia más importante para América, la Sigmodontinae, a la cual pertenecen más del 50 % de los roedores mūridos nativos de Chile.

La presente memoria de título pretende aportar al estudio de las comunidades parasitarias, enfocándose en el análisis de la helmintofauna gastrointestinal de dos especies de roedores presentes en la Región Metropolitana (una de cada subfamilia nombrada) las cuales tienen distinta historia, modos de vida y hábitos alimentarios.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

La presente memoria toca quizás uno de los temas menos carismáticos dentro del estudio de las comunidades biológicas: se trata de la ecología de los parásitos. A pesar de los notables avances que se han logrado en el estudio de las comunidades parasitarias, sigue siendo muy difícil convencer a la comunidad científica sobre la importancia que tienen los parásitos en términos de biodiversidad y plantear acciones dirigidas hacia la conservación de este grupo de organismos. De hecho, Gompper y Williams (1998) a la pregunta “¿Por qué conservar las especies parásitas?” inician su respuesta de la siguiente manera: “Es difícil prever los casi insuperables obstáculos monetarios y la percepción pública negativa al iniciar un programa de conservación de especies parásitas...”. Sin embargo, los parásitos juegan un rol determinante en el equilibrio de las comunidades biológicas. A continuación se detallan antecedentes que destacan la importancia del estudio de este grupo de organismos, bajo una perspectiva ecológica.

1. Antecedentes sobre ecología de parásitos:

Los parásitos pueden definirse como organismos que viven dentro o fuera de otros organismos vivos, los hospederos, usándolos como hábitat, y obteniendo de ellos una parte o la totalidad de sus nutrientes orgánicos, y que, al menos potencialmente, les provocan daño (Zelmer, 1998).

En el estudio de las comunidades biológicas, las interacciones que se producen entre las distintas especies, el impacto que generan esas interacciones, el cómo el hombre puede alterarlas y las consecuencias a corto, mediano y largo plazo, son temas recurrentes de estudio desde hace mucho tiempo. Sin embargo, un grupo muy determinante dentro de las interacciones intra e interespecíficas que se producen dentro de un ecosistema, como son los parásitos (Moore, 1984 a y b; Dobson, 1988a; Kavaliers y Colwell, 1995; Thomas *et al.*, 2000; Clay, 2003), sólo se comenzó a estudiar cuantitativamente a partir de la década de los '60 (Sousa, 1994). Estos estudios han abarcado muy diversos aspectos de la interacción hospedero-parásito, algunos de los cuales se detallan a continuación.

1.1. Efectos diferenciales de los parásitos sobre los hospederos:

Se ha determinado que una especie parásita puede afectar diferencialmente el crecimiento de especies hospederas competidoras. Así, por ejemplo, puede actuar aumentando la atracción sexual o bien disminuyéndola en individuos parasitados; puede aumentar o disminuir la sobrevivencia o la fecundidad con mayor intensidad en uno de sus hospederos; es decir, puede producir tanto alteraciones conductuales como fisiológicas (Moore, 1984 a y b; Dobson, 1988b; Scott, 1988; Combes, 1991; Kavaliers y Colwell, 1995; Windsor, 1997; Boissier *et al.*, 2003; Klein, 2003; Logiudice, 2003; Mazzi, 2004) que cambian los resultados de esta competencia. Esto se ha denominado 'arbitraje parasitario' (Thomas *et al.*, 2000). Este efecto de los parásitos en muchos casos permite explicar la estabilidad de las comunidades biológicas (Freeland y Boulton, 1992).

1.2. Parásitos y especies introducidas:

Otro aspecto importante en el estudio del efecto de las comunidades parasitarias tiene relación con el éxito de las especies exóticas invasoras. Se ha determinado que uno de los principales factores que determinan el éxito de estos colonizadores por sobre las especies nativas tiene relación con que las primeras al momento de ser introducidas, por una parte, tienen cargas parasitarias menores que las nativas, y por otra, no son susceptibles a las especies parásitas nativas o al menos con la intensidad con la que son las especies hospederas nativas, favoreciendo con esto la colonización de estas especies invasoras (Dobson, 1988a; Clay, 2003). Esto cobra más importancia debido al hecho que la invasión de un ecosistema por especies exóticas es considerada una de las prioridades de investigación por los biólogos conservacionistas (D' Antonio *et al.*, 2001).

1.3. Comunidades parasitarias:

Las especies parásitas poseen características especiales que las convierten en modelos para los estudios de diversos mecanismos de estructuración comunitaria (Holmes y Price, 1986). Dentro de las más importantes está aquella relacionada con la existencia de la repetición o replicación de hábitat. Se puede sostener que una especie de hospedero representa un hábitat para sus parásitos y que, por lo tanto, el estudio de una población de hospederos proporciona réplicas de hábitats; en otras palabras: los hospederos pueden ser considerados

como parches de hábitat para los parásitos (Morand *et al.* 1999). Lo anterior, porque hospederos de la misma especie, a pesar de sus diferencias individuales, son estructuralmente similares para la colonización de parásitos. Sin embargo, Sousa (1994) recomienda minimizar estas diferencias como son las producidas por el efecto de la edad, sexo, tamaño corporal o sitio de recolección de los hospederos, ya sea en el proceso de muestreo o estratificando los subsecuentes análisis de acuerdo a estas características.

1.3.1. Jerarquización de las comunidades parasitarias:

Existe una jerarquía de organización en el estudio de las comunidades parasitarias, descrita inicialmente por Esch *et al.* (1975) y corregida posteriormente por Bush *et al.* (1997), la que permite comprender mejor los factores que influyen en las dinámicas de éstas. Para definir mejor esta jerarquía, se utilizará el término ‘población’ para referirse a los individuos de una especie que comparten un determinado espacio y tiempo (Bush *et al.*, 1997), y ‘comunidad’ para las poblaciones que conviven en una misma unidad espacio-temporal (Bush *et al.*, 1997).

Con estas generalizaciones y aclaraciones, los niveles de jerarquización descritos por Esch *et al.* (1975) y Bush *et al.* (1997) quedan definidos así:

Infrapoblación: Población de parásitos que habitan en un individuo hospedero.

Población Componente: Todos los individuos de una población de parásitos dentro de un ecosistema que están en la misma etapa del ciclo de vida.

Suprapoblación: Todos los individuos de una población de parásitos independiente de la etapa del desarrollo en que se encuentran, incluyendo las fases de vida libre.

Infracomunidad: Comunidad de parásitos que habita en un individuo hospedero.

Comunidad Componente: Comprende por una parte a las infracomunidades parásitas de una población hospedera; y por otra a una comunidad de parásitos en estado de vida libre.

Comunidad Compuesta (Supracomunidad): Conjunto de suprapoblaciones dentro de un ecosistema.

Sin embargo, dada la naturaleza y la metodología del presente trabajo, el uso de los términos del nivel componente y compuesto (incluyendo “Suprapoblación”) se referirá sólo a las etapas parasitarias ubicadas en el tracto gastrointestinal de los hospederos definitivos, excluyéndose de éstos las etapas de vida libre, las que se desarrollan en hospederos intermediarios y las migrantes dentro del hospedero definitivo.

En cada nivel adquieren importancia distintos problemas, entre los cuales se puede mencionar:

1.3.1.1. Infracomunidad:

Holmes y Price (1986) proponen una clasificación dicotómica de las infracomunidades: interactivas versus aislacionistas. En este esquema la tasa de colonización es la variable primaria. Cuando es alta, las infracomunidades son interactivas, y cuando es baja son aislacionistas (Sousa, 1994).

Dicha clasificación determina la presencia o no, y la intensidad de las interacciones intra e interespecífica. Así, dentro de este nivel adquiere importancia el concepto de competencia; esto es, cuando dos o más organismos usan el mismo recurso, y éste es escaso (Pianka, 1982). La competencia puede darse por explotación, es decir, llegar primero al alimento; o bien, por interferencia, cuando existe alguna forma de interacción que disminuye el acceso a los recursos.

Así por ejemplo, helmintos adultos en el intestino de vertebrados pueden competir por nutrientes o por espacio, ya sea a través de interferencia directa, interferencia bioquímica entre individuos, o indirectamente, redirigiendo la respuesta inmune del hospedero contra su competidor o simplemente, haciéndole el ambiente local inhabitable (Sousa, 1994).

Como resultado de la competencia se obtiene: a) la exclusión competitiva, b) la segregación interactiva de sitio o c) la segregación selectiva de sitio a través del tiempo. La primera significa que dos especies con iguales requerimientos no pueden coexistir simultáneamente en el mismo individuo hospedero. La segregación interactiva de sitio se refiere a la reducción competitiva del nicho de una especie por la presencia de otra, resultando en la ocupación de microhábitats discretos. Finalmente la segregación selectiva de sitio hace referencia a la evolución de especies coexistentes en una misma población hospedera, especializándose cada una en un microhábitat distinto a la otra. Este último mecanismo sería un proceso muy común, a la vez que la segregación interactiva de sitio sería el proceso menos común de los tres (Holmes, 1973).

De este modo, por ejemplo si la tasa de colonización es alta (infracomunidades interactivas) deberíamos esperar una fuerte competencia. Esto debiera causar una reducida sobreposición de especies (exclusión) o bien, una distribución espacial de especies a lo largo de un gradiente de recursos (segregación interactiva). No obstante, el hallazgo de colonización

específica de un hospedero o de un sitio delimitado dentro del hospedero, en ausencia de interacciones antagonistas, se atribuye a una fuerte competencia interespecífica en el pasado evolutivo. Ésta ha seleccionado a favor de la partición del nicho en especies parásitas co-ocurrentes, es decir, es el “fantasma de la competencia pasada” (Sousa, 1994) (segregación selectiva). En este contexto se considera ‘nicho’ de un parásito como su rol, y el modo en que éste se adapta dentro de una comunidad particular (Bush *et al.*, 1997),

Por otra parte, la interacción entre especies que ocupan un mismo nicho puede llevar a la exclusión competitiva dentro de un ecosistema. Sin embargo, muchas veces esto no es así y las especies pueden coexistir haciendo menos intensa esta competencia a través de la utilización agregada de recursos fragmentados. Ésta es otra forma de adaptación a la coexistencia entre especies competidoras, complementaria con las anteriores, y se ha denominado formalmente como el “modelo de coexistencia con agregación” (Morand *et al.*, 1999)

Agregación se refiere al grado en que los individuos están agrupados en determinadas áreas. Así, si la mayoría de los individuos de una determinada especie están agrupados en algunos puntos dentro de un ecosistema, causando una alta variabilidad en las abundancias por punto de muestreo, se habla de una distribución intraespecífica agregada. Agregación interespecífica es el grado en que dos especies distintas coexisten en los mismos puntos muestrales, produciendo una covarianza positiva entre las distribuciones de ambas especies (Ives, 1991). En el caso de las comunidades parasitarias, se refiere a la concentración de una alta proporción de individuos parásitos distribuidos dentro de una pequeña proporción de individuos hospederos. La agregación puede ser causada por numerosos factores, entre los que destacan: contacto heterogéneo entre hospederos y parásitos en estados infectantes, distinta susceptibilidad de los individuos hospederos a la colonización de los parásitos o selección a favor del mayor éxito en el encuentro entre individuos de distinto sexo (Morand *et al.* 1999). Knudsen *et al.* (2004) trabajando en parásitos de peces han propuesto que conductas alimentarias más heterogéneas generan comunidades parasitarias más agregadas.

Este modelo postula que la coexistencia de especies se facilita si las especies están distribuidas de modo que la agregación intraespecífica sea mayor que la interespecífica. Este modelo se ha usado para explicar la distribución y abundancia de animales viviendo en ambientes con recursos fragmentados y efímeros. Sin embargo, recién se comenzó a aplicar a las comunidades parasitarias a fines del siglo pasado (Morand *et al.*, 1999).

Dentro de las interacciones entre parásitos la competencia no es la única descrita. Si bien ésta, como forma de interacción negativa, está muy documentada y comentada en la literatura, para Sousa (1994) el mecanismo de antagonismo interespecífico mejor documentado entre helmintos larvales es la predación de redias de un particular tremátodo sobre estados larvales de otras especies de tremátodos dentro de un hospedero intermediario (caracol) (Kuris, 1990; Sousa, 1990).

También, Sousa (1994) da cuenta de otra interacción trófica para infracomunidades parásitas de moluscos hospederos intermediarios. Se trata del hiperparasitismo diferencial que ejerce un microsporidio sobre la redia de un tremátodo dominante, prolongando su coexistencia con esporoquistes de un tremátodo subordinado antagonista.

1.3.1.2. Comunidad componente:

Debido a que el número de especies coexistiendo en una comunidad es la característica más importante de un ensamble (Timi y Poulin, 2003), durante las últimas décadas se ha intentado identificar los factores determinantes de la riqueza de especies en comunidades parasitarias. Así, se ha demostrado que diversos factores ambientales y características del hospedero son posiblemente los principales determinantes de las tasas de colonización y extinción (Esch *et al.*, 1990; Cattán, 1992; Poulin, 1995; Rhode *et al.*, 1995; Morand *et al.*, 1999; Behnke *et al.*, 2001; Timi y Poulin, 2003).

Más allá de esto, dentro de esta jerarquía se han planteado varias hipótesis que pretenden explicar cómo se han estructurado las comunidades parasitarias. Dentro de éstas destaca la ‘hipótesis de coespeciación’ de Brooks (1980), basado en muchos estudios que mostraban que la filogenia parasitaria tiende a reflejar la filogenia de sus hospederos. Esto sugiere que la especiación en una línea hospedera implica una coespeciación en la línea parasitaria.

Tal como se mencionó anteriormente, un aspecto importante que se ha determinado en la estructuración de las comunidades parasitarias al nivel componente es el efecto del ambiente. Así, capturando ‘ratones de agua’ (*Clethrionomys glareolus*) en sitios de muestreo muy parecidos Behnke *et al.* (2001) observaron que el principal efecto de variación sobre riqueza y abundancia de helmintos parásitos fue precisamente el lugar donde se colectaron los especímenes.

Existen otros trabajos que sustentan la tesis que la variabilidad de hábitat del hospedero es considerada como el factor más importante sobre la riqueza de especies parásitas. Así Edwards y Bush (1989), observando poblaciones de aves, notaron que en distintos ambientes, con distinta disponibilidad de alimento, los mismos hospederos son parasitados por distintos parásitos.

Desde el punto de vista del hospedero, no sólo se ha determinado como factores estructurantes los relativos al individuo, como son la edad, el sexo o el tamaño corporal. También se han observado factores relacionados con características de la especie hospedera. Así, Kennedy (1986 citado por Sousa, 1994) menciona que los organismos endotérmicos contienen una mayor densidad y diversidad parasitaria que los ectotérmicos. Se atribuyó este hecho a que, en general, 1) los organismos endotérmicos tiene un tracto intestinal más diferenciado y con mayor cantidad de sitios de infección; 2) también poseen una mayor tasa de consumo de alimento; 3) presentan un mayor desplazamiento y 4) consumen una dieta más que los organismos ectotérmicos.

Sousa (1994) da cuenta del hecho que las evidencias empíricas concernientes a los procesos que estructuran los ensambles de los helmintos parásitos, además de escasas, son, en la mayoría de los casos, derivadas de ‘experimentos naturales’. No obstante, “en la medida que sea posible logística y éticamente –dice Sousa (1994)-, la manipulación controlada de poblaciones de parásitos bajo condiciones de campo sería un método mejor para confirmar las hipótesis relacionadas con las interacciones bióticas operantes en una escala espacial relativamente pequeña; (...) sin embargo, las barreras técnicas para lograr esto son formidables”.

1.4. Parásitos y programas de conservación:

Gompper y Williams (1998) haciendo un análisis crítico al programa de recuperación del hurón de patas negras (*Mustela nigripes*) discuten y, concordando con Windsor (1990), subrayan el tema de la conservación de los hospederos y sus parásitos como un todo. Por su parte, Gardner y Campbell (1992), basándose sólo en análisis filogenéticos de cestodos y en los datos obtenidos de los registros de parásitos en Bolivia, realzaron la importancia de la preservación de la región de las Yungas, Bolivia, como región que alberga una comunidad ecológica anciana digna de ser preservada.

La importancia del estudio de los parásitos aumenta al tener en cuenta que, según las recopilaciones bibliográficas realizadas por Windsor (1997; 1998), la mayoría de las especies en la Tierra son parásitos. Algunas estimaciones concluyen que habrían más de dos especies parásitas para cada especie de vida libre (Rhode, 1997). Para Windsor (1995), incluso se podría argumentar que el propósito principal de la conservación de un organismo de vida libre es proteger a sus parásitos de la extinción. Esto apoya la tesis que propone que el parasitismo es uno de los más exitosos modos de vida desplegados por los organismos vivos (Pulin y Morand, 2000). Si se toma en cuenta que la mayoría de los estudios biológicos, especialmente en ecología y evolución han sido en especies de vida libre, se puede concluir que la mayor parte del conocimiento que se tiene de la biología proviene del estudio de la minoría de las especies (Windsor, 1998).

Así es como el tema de las comunidades parasitarias se ha ganado un lugar no sólo dentro de la ecología como ciencia pura, sino también dentro de la biología de la conservación, haciendo necesaria su incorporación dentro de los programas de preservación de especies.

Todo esto ha elevado la importancia del estudio de las comunidades parasitarias, de los factores que determinan su estructura y de las consecuencias que generan sus efectos sobre las especies hospederas.

2. Helmintofauna en roedores chilenos:

2.1. Antecedentes sobre la biología de los roedores:

Los roedores son un orden que se distribuyen por todo el mundo, salvo el continente antártico. Son 43 familias vivientes con alrededor de 354 géneros y aproximadamente 1.700 especies en el mundo. Son mamíferos caracterizados entre otras cualidades por tener como máximo 28 piezas dentarias, un único par de incisivos superiores con esmalte sólo en su superficie labial. La ausencia de caninos y premolares anteriores genera un diastema entre incisivos y molariformes (Muñoz-Pedrero, 2000).

En Chile están presente dos subórdenes: Myomorpha y Caviomorpha. El primero está representado en Chile por la familia Muridae, mientras que los caviomorfos se dividen en las familias: Caviidae, Chinchillidae, Miocastoridae, Octodontidae, Ctenomidae y Abrocomidae.

La familia Muridae está representada en Chile por tres especies de la subfamilia Murinae, todas introducidas; y por numerosas especies nativas de la subfamilia Sigmodontinae.

Esta familia comprende 1.326 especies y 281 géneros, agrupando a casi un tercio de las especies de mamíferos del mundo (Musser y Carleton, 1993).

La subfamilia más numerosa es Murinae, con 122 géneros y 529 especies; a ésta pertenecen las tres especies de roedores sinantrópicos que han llegado a ser cosmopolitas: *M. musculus* Linnaeus, 1758 (ratón de casa, laucha), *R. rattus* Linnaeus, 1758 (rata negra, rata de tejado), *R. norvegicus* Berkenhout, 1769 (rata de noruega, rata parda, guarén de acequia, pericote) (Spotorno *et al.*, 2000). Son roedores sinantrópicos, y los tres se encuentran en todo Chile.

Considerando la diversidad específica y genérica, le sigue la subfamilia Sigmodontinae con 79 géneros y 423 especies. Éste es para las Américas el grupo más importante de roedores (Musser y Carleton, 1993).

La llegada de los sigmodontinos a Chile se calcula entre 3 a 24 millones de años, mientras que los murinos llegaron con los españoles hace sólo algunos siglos (Spotorno y Walker, 2000).

Dentro de los sigmodontinos que se encuentran en la Región Metropolitana destacan: *Abrothrix olivaceus* Watherhouse, 1837, *A. longipilis* Watherhouse, 1837, *Oligoryzomys longicaudatus* Bennett, 1832, *Phyllotis darwini* Watherhouse, 1837, *P. xanthopygus* Watherhouse, 1837 y *Loxodontomys pikumche* Spotorno, Cofré, Manríquez, Vilina, Marquet y Walker 1998; los dos últimos de ambientes más cordilleranos (Muñoz-Pedrero, 2000).

2.2. Estudios sobre la helmintofauna de roedores en Chile:

En Chile ya se han realizado algunos estudios relacionados con la parasitología de roedores múridos, entre los que se pueden mencionar los trabajos de Babero y Cattán (1975), Babero *et al.* (1976), Durette-Desset *et al.* (1976), Denke y Murua (1977), Durette-Desset y Murua (1979), Cattán y George-Nascimento (1978), Cattán (1992), Monje (1993), y Guzmán (1994).

Cattán (1992) estudió la estructura comunitaria de cinco especies de roedores, dos de la familia Octodontidae y tres de la familia Sigmodontidae. En su trabajo encontró que los ensambles comunitarios eran del tipo aislacionista, con una importante influencia del sitio dentro del hospedero como factor estructurador. Además, todas las especies encontradas en su trabajo eran de tipo satélites, es decir, especies poco abundantes y de baja prevalencia; descartando la existencia de especies centrales (especies abundantes y muy prevalentes). Otra característica de las comunidades estudiadas por Cattán (1992) fue la existencia de un grupo de

especies parásitas especialistas, propias de cada especie hospedera, producto, probablemente, de una coespeciación. También encontró diferencias estructurales de las helmintofaunas atribuidas a las diferencias propias entre familias de hospederos filogenéticamente distanciadas.

Guzmán (1994), estudiando la helmintofauna de *P. darwini*, encontró asociación entre la riqueza específica y el tamaño de los hospederos, lo cual concordaba con la aplicación de la Teoría de Biogeografía de Islas (McArthur y Wilson, 1967 citado por Kuris *et al.*, 1980) en la que el “tamaño de isla” equivale al tamaño del hospedero (Kuris *et al.*, 1980), y por ende un hospedero de mayor tamaño debería contener una fauna parasitaria más rica que un hospedero de menor tamaño. Sin embargo, no encontró asociación entre tamaño de hospedero y prevalencia. En dicho trabajo y al igual que Behnke *et al.* (2001), Guzmán (1994) no encontró una importante influencia del sexo, pero sí diferencias atribuibles a la localidad en donde se colectaron los hospederos. Por su parte, la prevalencia y la abundancia encontrada no le permitieron definir especies centrales ni satélites. Finalmente, la estructura de las comunidades de helmintos de *P. darwini* fue de carácter aislacionista.

Monje (1993) trabajando con cuatro especies de roedores de la subfamilia Octodontinae (Familia Octodontidae) evidenció el rol estructurador de la especificidad del hospedero, puesto que el intercambio constatado fue de baja magnitud, diferenciándose claramente las distintas helmintofaunas. Al igual que los trabajos de Guzmán (1994) y Behnke *et al.* (2001), este autor determinó como un importante factor estructurador la localidad de donde se extrajeron los roedores; y también determinó la ausencia de especies centrales, debido a las bajas prevalencias de las especies parásitas. Se determinó la importancia de los hábitos dietarios, en especial en el cururo (*Spalacopus scyanus* Molina, 1782), que por tener una vida subterránea restringe su dieta a tubérculos y raíces, dificultando con esto su alcance por parte de los parásitos.

3. Planteamiento general:

El presente trabajo se planteó para estudiar las helmintofaunas de dos especies de roedores múridos que suelen vivir en simpatría en diversos sectores de la Región Metropolitana: *A. olivaceus* y *M. musculus*. Ambos roedores presentan distinto tiempo de presencia en Chile.

Sobre *A. olivaceus*, se puede mencionar que habita desde la I Región hasta la provincia de Aisén (XI Región). Es un pequeño roedor de reproducción estacional sin

características físicas especiales: pabellones auriculares pequeños, cola más corta que cabeza y cuerpo, color dorsal grisáceo con visos bruno-oliváceos que ventralmente se aclara a gris sucio; su peso es de $30,4 \pm 4,3$ gr. (Pozo, 2003). En contraposición con la mayor parte de los roedores autóctonos chilenos, este roedor se desarrolla en ambientes más cercano a la actividad humana, es decir, muestra una sinantropía mayor que los demás roedores nativos (Mann, 1978). Estudios realizados en el matorral esclerófilo de Concepción (Chile central) lo describen como un roedor herbívoro, con un bajo consumo de insectos y tendencia a la fungivoría en primavera. En otoño consume preferentemente vegetales (89 %), constituyendo los insectos sólo un 11% de la dieta otoñal. En invierno aumenta el consumo de hongos (25%) en detrimento del resto. En primavera entre *Pinus radiata* y hongos alcanzan el 50% del consumo, siendo los insectos sólo un 5%. En el verano aumenta el consumo de insectos (Muñoz-Pedrero, 2000). Según estudios anteriores (Sutton, 1989; Cattán, 1992), *A. olivaceus* es parasitado por nemátodos *Protospirura* sp., *Pterigodermatites* sp., *Inglamidum akodon* Durette-desset, Denke y Murua, 1976, *Stilestrngylus manni* Denke y Murua, 1977, y cestodos del género *Hymenolepis*.

Por su parte, *M. musculus* es un roedor aún más pequeño (10 a 25 gr. de peso corporal), con un pelaje generalmente pardo-grisáceo (a veces negro o pardo) con el vientre más claro. La cola es de más o menos la misma longitud que cabeza y cuerpo juntos. Nariz puntiaguda, orejas relativamente grandes, ojos relativamente pequeños (Pozo, 2003). Se alimenta de restos de alimentos que hay cerca del hombre, o bien del alimento que éste guarda en bodegas, constituyendo una dieta mucho más omnívora (Núñez y Cisternas, 1991), la cual no depende directamente de la estacionalidad del año. Viven restringidos a hábitats antropogénicos, aunque en algunas regiones forman poblaciones que viven libremente en campos e islas (Musser y Carleton, 1993). En Chile se encuentra desde Tarapacá (I Región) hasta Magallanes (XII Región) (Campos, 1986). Sobre esta especie, científicos de todo el mundo, han descrito varios helmintos gastrointestinales, entre los que destacan los cestodos: *Hymenolepis* (*Vampirolepis*, *Rodentolepis*) *diminuta* Rudolphi, 1819, *H. Microstoma* Blanchard, 1891 e *H. nana* (*murina*, *fraterna*) von Siebold, 1852; y los nemátodos: *Ascaris columnaris* Leidy, 1850, *Aspicularis tetraptera* Nitzsch, 1821, *Capillaria gastrica* Baylis, 1926, *Heterakis spumosa* Schneider, 1856, *Nematospiroides dubius* Baylis, 1926, *Nippostronylus muris* (*brasiliensis*) Yokogawa, 1920, *Syphacia muris* Yamaguti, 1935, *S. obvelata* Seurat, 1916, *Spiroptera obtusa* (*Protospirura muris*)

Rudolphi, 1809, y *Trichuris muris* Hall, 1916 (Doran, 1954; Doran, 1955; Thienpont *et al.*, 1979; Soulsby, 1987; Derothe *et al.*, 1997; Gonçalves *et al.*1998; Pisanu *et al.*, 2001).

OBJETIVOS

1. Objetivo General:

Comparar las helmintofaunas gastrointestinales de dos roedores mridos con distinto tiempo de presencia en Chile: *M. musculus* y *A. olivaceus*.

2. Objetivos especficos:

2.1. Identificar las especies de parsitos que estn presentes en *A. olivaceus* y *M. musculus*.

2.2. Describir y comparar la estructura de ambas comunidades componentes.

2.2.1. Estimar y comparar la riqueza y diversidad de las infracomunidades de parsitos en ambos roedores y de las comunidades componentes.

2.2.2. Estimar y comparar la abundancia media de las distintas infrapoblaciones de parsitos.

2.2.3. Estimar la prevalencia de las distintas suprapoblaciones parasitarias.

2.2.4. Estimar la prevalencia de parsitos de cada comunidad componente y compararlas.

2.3. Determinar el eventual efecto diferencial para de los factores que influyen sobre la estructura comunitaria.

MATERIAL Y MÉTODO

Para facilitar tanto la redacción como la lectura, se usarán las denominaciones “roedores” y “helmintos” para referirse a especies, y “ratones” y “vermes” para individuos; salvo que de otro modo sea especificado en el texto. Además, en adelante, el término parásito se limitará sólo a la helmintofauna gastrointestinal, excluyéndose de éste todas las otras clases de parásitos a menos que de otro modo sea especificado en el texto. Finalmente, los nombres *Mus musculus* y *Abrothrix olivaceus* se abreviarán respectivamente en *M. m.* y *A. o.*

1. Localidades:

Para este estudio se escogieron 3 áreas dentro de la Región Metropolitana en las cuales se había detectado previamente mayor abundancia de roedores (Pozo, 2003): 1) La Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias de la Universidad de Chile (FAVET), ubicada en la comuna La Pintana; 2) El fundo El Bosque, ubicado en la comuna de Maipú; y 3) varios sitios dentro de la comuna de Pudahuel.

1.1. FAVET:

Está ubicada en la zona sur de Santiago en la comuna La Pintana. Corresponde a terrenos dedicados a diversos fines como salas de clases, laboratorios de diversa índole, oficinas, cultivos agrícolas y áreas deportivas, entre otros. Sin embargo, se escogieron terrenos predominantemente semiagrícolas pertenecientes a la granja educativa “Mundo Granja”. Dentro de estos terrenos se encontraban corrales de crianza de distintas especies productivas, como ovinos, porcinos, bovinos y aves, entre otros. También se encontraban galpones de almacenamiento de alimentos. La Figura 1 muestra una vista general de un galpón ubicado en esta granja.

Tanto en el límite norte como en el sur de esta granja corren acequias para regadío. Anexo a estas acequias se encontraban arbustos, yerbas, plantas de envergadura pequeña y mediana, y algunos árboles (Figura 2).

Dentro de los posibles depredadores de roedores que se observaron durante el período de recolección, los más abundantes fueron el cernícalo (*Falco spaverius*) y el bailarín (*Elanus leucurus*). Dentro de los competidores, los más grandes eran conejos (*Oryctolagus*

cuniculus). Se encontraron además otras especies de roedores (*R. rattus*, *R. norvegicus*, *O. longicaudatus*) y algunas aves passeriformes como el chercán (*Troglodytes aedon*), el chincol (*Zonotrichia capensis chilensis*), el jilguero (*Carduelis barbata*), el chirihue (*Sicalis luteiventris*) y el gorrión (*Passer domesticus*).

1.2. Fundo “El Bosque”:

Se encuentra en la zona sur-poniente de Santiago, en la comuna de Maipú, cerca del límite con la comuna Padre Hurtado. Durante el período de estudio, sus terrenos, repartidos entre muchos dueños, estaban siendo usados mayormente para la agricultura y la ganadería familiar. Los cultivos que se observaron en las zonas donde se hizo las capturas eran predominantemente de alfalfa y algunas hortalizas (Figura 3).

Al igual que los terrenos de La Pintana existían acequias de regadío rodeadas de arbustos. También se encontraba un tranque de almacenamiento de agua, el cual se llenaba en primavera.

En este fundo la calidad higiénica de las instalaciones varió de regular a mala. Destaca dentro de las características poco higiénicas de algunos sectores la construcción de letrinas sobre acequias (Figura 4) y la acumulación de basura arrastrada por los canales hacia el tranque, la cual provenía de otros sectores por donde pasaban las acequias.

Dentro de los animales domésticos que se observaron se encuentran: perros, aves de corral, bovinos, equinos, porcinos y ovinos. Los animales silvestres vistos en el fundo, y que pudieran tener alguna interacción ecológica con las especies en estudio son básicamente los mismos vistos en la localidad anterior.

1.3. Pudahuel:

En esta comuna se recolectaron roedores de diversos sitios cercanos entre sí: por una parte, la Laguna Caren y cerros del sector de Lo Aguirre ubicados frente a la primera. También se recolectaron roedores en los terrenos de un motel ubicado en la Ruta 68 (Santiago - Valparaíso) y en otro terreno privado ubicado en el sector de Noviciado (Figura 5).

En general se trata de terrenos que van de semiurbanos con instalaciones consolidadas y en buenas condiciones sanitarias, como es el caso del motel mencionado; hasta terrenos casi prístinos, como los de Lo Aguirre, constituidos por flora natural cuyo

componente característico era el espino (*Acacia caven*). Sin embargo, todos estos sitios se encontraban relativamente cercanos entre sí.

A los predadores, en este caso se le agregan el zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*), la lechuza (*Tyto alba*) y el águila (*Geranoaetus melanoleucus*), esta última con menor impacto sobre los roedores en estudio. A los competidores vistos en La Pintana y Maipú se les agregan este caso roedores como el degú (*Octodon degus*) y el ratón orejudo de Darwin (*P. darwini*), y aves como la turca (*Pteroptochos megapodius*) y la tenca (*Mimus thenca*).

En adelante los lugares de muestreo se denominarán con el nombre de la comuna a la que pertenecen: La Pintana, Maipú y Pudahuel.

2. Recolección de los ratones:

Se capturó un total de 173 ratones de ambas especies, *M. m.* y *A. o.* (Figuras 6 y 7), en dos ciclos de captura entre Mayo y Octubre de 2002 y en las 3 áreas descritas. Para la captura se ocuparon trampas de captura viva tipo Sherman. Sólo se utilizaron individuos capturados vivos. Los ratones se sacrificaron con una sobredosis de anestesia inhalatoria (éter o isofluorano).

3. Obtención e identificación de los vermes:

Una vez muertos los especímenes, se les realizó una incisión en “V” en la pared abdominal. Se ligó el digestivo a nivel de cardias y porción final del recto, y en la separación de los distintos segmentos (estómago, intestino delgado, ciego e intestino grueso). Se retiró todo el tracto, desde cardias hasta recto, y se separó por segmentos, depositándose cada segmento en una placa de Petri. El estómago y el ciego se escindieron por la curvatura mayor, mientras que ambos intestinos, delgado y grueso, fueron escindidos longitudinalmente.

El examen del contenido se hizo por observación directa en una lupa estereoscópica. Todos los vermes encontrados fueron contados, aislados en tubos Ependorf, separados según el segmento en que se encontró y fijados en formalina al 5% por 24 a 48 hrs. Finalmente fueron conservados en alcohol etílico al 70%.

Para su identificación, los vermes se diafanizaron en lactofenol y se montaron en portaobjetos. Luego fueron examinados en un microscopio estereoscópico con aumentos de

40x, 100x y 400x. La identificación genérica se realizó principalmente usando las claves de Anderson *et al.* (1989) para los nemátodos. Los cestodos no fueron identificados y se les asignó una nominación provisoria para efectos de su cuantificación.

4. Análisis estadístico:

Para la descripción de las comunidades de parásitos son básicos algunos conceptos (Bush *et al.*, 1997). El primero de ellos es la prevalencia, que se refiere a la proporción (o porcentaje) de individuos dentro de una población hospedera colonizados por parásitos. Este parámetro no considera la cantidad de parásitos que hay en cada hospedero. Para cuantificarlos se usan los conceptos de abundancia media y de intensidad media, que se refieren a la cantidad promedio de parásitos por hospedero en la población hospedera completa (incluyendo a los no parasitados) y sólo en los individuos parasitados, respectivamente.

Se calculó la prevalencia, abundancia e intensidad de parásitos, tanto para cada comunidad componente, como para cada suprapoblación. De acuerdo con Rózsa *et al.* (2000), para comparar prevalencias se aplicó la prueba de hipótesis de independencia usando la distribución de Chi-cuadrado (X^2). Para determinar si las abundancias o las intensidades tenían una distribución normal se usó la Prueba de Shapiro-Wilk (W). Al no seguir la distribución normal, para comparar abundancias medias o intensidades medias se utilizó el análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis (H) (Siegel, 1979). En la búsqueda de correlación entre las abundancias de dos helmintos se usó la prueba de correlación de Kendall.

Concordando con Bush *et al.* (1997), se estudió la diversidad de las comunidades parasitarias. En este caso se utilizaron tanto el índice de Shannon-Wiener (H') como el índice de Simpson ($1 - D$). Ambos índices consideran la riqueza de especies (número de especies) y la abundancia (abundancias relativas en el caso de Shannon-Wiener) de cada especie, de modo que en dos comunidades con igual riqueza de especies, tendrá mayor diversidad la comunidad que tenga poblaciones con tamaños más homogéneos.

El índice de Shannon-Wiener mide el grado de incertidumbre. Si la diversidad es baja, entonces la seguridad de tomar o no una determinada especie por azar es alta. Si la diversidad es elevada, entonces es difícil predecir a qué especie pertenecerá un individuo tomado al azar. en otras palabras, una elevada diversidad significa una alta impredecibilidad (Smith y Smith, 2001).

El índice de Simpson enfoca el problema de una manera distinta: considera el número de parejas de individuos escogidos al azar que deberíamos tomar hasta conseguir dos individuos de la misma especie (Simith y Smith, 2001; Krebs, 1999).

Las fórmulas de cálculo para estos índices son las siguientes:

$$H' = -3.32 \sum (p_i * \text{Log } p_i)$$

$$1 - D = 1 - \sum ((n_i(n_i - 1))/(N(N - 1)))$$

Donde

p_i = la abundancia relativa de cada una de las i especies.

N = número total de individuos

n_i = número de individuos de cada una de las i especies.

Sobre la base del índice de Shannon-Wiener se calculó también la equitatividad (J), definida como la razón entre la diversidad calculada para la comunidad y la diversidad máxima esperable (H_{\max}). Esta última es el valor que tendría H' si todas las especies en la comunidad tuviesen el mismo número de individuos. Se calcula de la siguiente manera:

$$H_{\max} = 3.32 * \text{Log } S$$

Donde:

S = Número de especies

Finalmente:

$$J = H' / H_{\max}$$

Se calcularon los valores de replicabilidad, definida como la proporción entre el número de especies parásitas en cada individuo hospedero y el total de especies encontrada en la comunidad componente.

Se buscó también la evidencia para identificar especies centrales (de alta frecuencia y abundancia) y satélites (poco frecuentes y abundantes). Así se determinó la existencia o no de una distribución bimodal de las prevalencias de las especies parásitas para luego verificar la correlación significativa entre estas prevalencias y las respectivas abundancias por medio del coeficiente de correlación de Kendall (Tau) (Siegel, 1979).

También se determinó si existían grupos de especies parásitas co-ocurrentes (Fager, 1957) en el ámbito de las infracomunidades aplicando una prueba de hipótesis de

independencia (χ^2). Esta prueba sólo se aplicó para pares de suprapoblaciones que compartieron al menos un individuo hospedero. Además, se contabilizó, para estos efectos, sólo las localidades en donde estaba presente al menos un individuo de una de las dos suprapoblaciones parasitando a algún ratón.

Finalmente, se determinó si había efecto del sexo del hospedero en la estructuración de las comunidades parasitarias, comparando dentro de cada especie la abundancia media y la prevalencia de las comunidades entre ambos sexos.

RESULTADOS

1. Comunidad hospedera:

Se capturó un total de 173 ratones, de los cuales 88 eran *M. m.* y 85 *A. o.* La mayor cantidad de especímenes se capturó en la comuna La Pintana. El Cuadro 1 muestra la distribución de los ratones capturados por comuna según especie.

De estos 173 ratones se aisló un total de 3.442 vermes. De éstos, 2.405, agrupados en seis especies distintas formaron la comunidad componente *M. m.* La propia de *A. o.* la constituyeron 1.020 individuos agrupados en ocho especies distintas. Otros 17 vermes, distribuidos entre ambos roedores (14 y 3 respectivamente), no pudieron ser identificados debido a problemas técnicos. El Cuadro 2 resume las características de cada suprapoblación en estudio.

En adelante, para la descripción de las comunidades parasitarias, se usará la abreviación “v/r”, la cual significará “vermes por ratón”, para referirse a las abundancias o intensidades medias.

2. Comunidad componente de *M. musculus*:

De un total de 88 individuos de esta especie, se aislaron 2.405 vermes pertenecientes a seis especies de helmintos, todos nemátodos. Los helmintos fueron identificados en forma preliminar como Ascaridoidea 1 (A. 1), *Aspiculuris tetraptera* (*A. t.*) (Figura 8), *Syphacia* sp.1 (*S.1*), *Syphacia* sp.2 (*S.2*), Oxyuroidea 1 (O.1) (Figura 9), y Oxyuroidea 2 (O.2).

De estos helmintos, el más abundante fue O.1 con un total de 727 individuos (Figura 15). También presentó la mayor abundancia media (8,26 vermes/ratón) y la mayor prevalencia (15,9 % 14 ratones parasitados) (Figura 14). Sin embargo, la mayor intensidad media la presentó O. 2 con un valor de 153 v/r (Figura 16), registrando una intensidad máxima de 590 individuos en una de sus infrapoblaciones (Cuadro 2).

Por su parte, la especie numéricamente menos representada fue A.1 con un total de seis individuos repartidos en 4 infrapoblaciones (una con 3 individuos), lo que resultó en una abundancia media de 0,07 v/r, intensidad media de 1,5 v/r y una prevalencia del 4,55%.

De este modo O. 1 fue la especie dominante en lo que se refiere a frecuencia y abundancia, seguida por S. 1 en frecuencia y O. 2 en abundancia. A. t. fue la tercera especie más frecuente y abundante.

O. 1 y S. 1, ambos parásitos de ciego y colon, fueron los helmintos más frecuentes (14 y 7 infrapoblaciones respectivamente) y no compartieron hospederos. *Syphacia sp. 1* formó sólo una infracomunidad con A. 1; mientras que, por su parte, O. 1 forma cuatro infracomunidades, dos con A. t. y otras dos con S. 2; ambas especies habitan en el mismo segmento que O. 1. En ambos casos el mayor tamaño poblacional de O. 1 fue acompañado de una disminución en la otra infrapoblación.

Al nivel de estómago, A. 1 apareció en cuatro hospederos, compartiendo sólo uno con S. 1, mientras que en el ciego O. 2 no compartió ninguna de sus cuatro infrapoblaciones.

Por su parte A. t., parásito de ciego y colon, estuvo representada por cinco infrapoblaciones, en dos de las cuales compartió el hospedero con O. 1 y su abundancia no superó los dos individuos. Una tercera infracomunidad, la que formó con un verme no clasificado, fue representada por sólo dos individuos. En contraste con esto, las restantes dos infrapoblaciones presentaron abundancias notablemente mayores (93 y 302 vermes). En estos casos no compartieron hospedero con otros helmintos.

La prueba de hipótesis de independencia determinó como significativa sólo la asociación positiva entre O. 1 y S. 2 ($\chi^2 = 5,98$; $p = 0,015$).

La ausencia de una bimodalidad en las prevalencias de helmintos de *M. m.* (figura 17), los bajos valores que éstas alcanzaron, y el hecho que las abundancias y las prevalencias no estuvieron correlacionadas permitieron descartar la presencia de especies centrales.

Finalmente, el índice de diversidad de Shannon-Wiener para esta comunidad componente, cuya riqueza fue de seis especies y cuya infracomunidad más rica en especies alcanzó sólo 2 especies, entregó un valor de 2,26 (sin considerar los individuos no clasificados). Por su parte el índice de Simpson entregó un valor de 0,778.

3. Comunidad componente de *A. olivaceus*:

De un total de 85 ratones fueron aislados 1.020 vermes agrupados en ocho especies distintas, de las cuales siete son nemátodos y la restante es un cestodo. Los nemátodos se clasificaron como: Heteroxinematinae 1.(H. 1) (Figura 10), Oxyuroidea 3 (O. 3) (Figura 11), *Syphacia* sp. 3 (*S. 3*) (Figura 12), Ascaridoidea 2 (A. 2), Ascaridoidea 3 (A. 3) (Figura 13) y *Capillaria* sp. (*Ca. sp.*). También se encontró un espécimen *A. tetraptera* (*A. t.*), especie ya mencionada en la comunidad componente de *M. m.* Por su parte el cestodo fue registrado como Cestoda 1 (Ce.1).

De estas especies la más abundante fue Ce. 1 con un total de 424 vermes (Figura 15) repartidos en 31 individuos hospederos (36,5%). Esta misma prevalencia fue registrada para A. 3, siendo ambos helmintos los más prevalentes (Figura 14). Cestoda 1 también tuvo la mayor abundancia media de esta comunidad componente (4,99 v/r). Además de estas tres marcas (mayor abundancia total, prevalencia y abundancia media), en una de sus infrapoblaciones se observó la mayor intensidad para esta comunidad componente (138 individuos). Sin embargo, la mayor intensidad media fue lograda por *S. 3*. con 30,8 v/r (Figura 16).

Las especies dominantes en lo que a frecuencia se refiere fueron A. 3 y Ce. 1 (31 infrapoblaciones cada una) seguidas muy lejos por A. 2 y *S. 3*. recolectadas en 6 ratones cada una. Desde el punto de vista de la abundancia, el helminto dominante fue Ce. 1, seguido por A. 3 y *S. 3*. Heteroxinematinae 1 fue el helminto menos representado, encontrándose sólo un individuo macho en una de las muestras.

Los 2 helmintos más frecuentes (A. 3 y Ce. 1) compartieron un mismo individuo hospedero en 17 infracomunidades. Así, éste fue el único par de helmintos cuya co-ocurrencia fue significativa ($X^2 = 5,91$, $p = 0,008$). Sin embargo, no se observó correlación significativa entre las abundancias de ambas especies.

El único individuo de la especie H. 1 compartió su hospedero con 4 vermes de la especie Ce. 1.

Las dos mayores infrapoblaciones de *Ca. sp.* (50 y 23 individuos) compartieron hospedero con Ce. 1, la menor de estas dos también formó infracomunidad con A. 3. La tercera (12) formó infracomunidad con un espécimen *A. 2*. Mientras que la infrapoblación más pequeñas de *Ca. sp.* (1) no compartieron hospedero.

S. 3. registró seis infrapoblaciones. Las dos mayores (133 y 24) comparten su hospedero, en este caso con *A. 3.* De las cuatro restantes sólo la más pequeña (1) comparte su hospedero con *A. 2.*

O. 3 fue recolectado de dos ratones (42 y 2 individuos), compartiendo sólo su infrapoblación menor con *A. 3.*

Ascaridoidea 2 con seis infrapoblaciones compartió un hospedero con *A. 3.*, otro con *S. 3.* y un tercer hospedero con *Ca. sp.*; sin mostrar correlación su tamaño poblacional y el de la otra especie en el mismo ratón.

El único individuo de la especie *A. t.* encontrado en esta comunidad componente no compartió su hospedero.

Salvo la asociación ya mencionada entre *A. 3.* y *Ce. 1.* No se encontraron otras asociaciones significativas.

A diferencia de lo que ocurrió en la comunidad parasitaria de *M. m.*, en esta comunidad se observó una clara bimodalidad (Figura 18) en donde los helmintos *A. 3.* y *Ce. 1* presentaron una prevalencia muy superior al resto de los helmintos (Figura 14). A su vez, la prevalencia y las abundancias de los helmintos de *A. o.* presentaron una correlación positiva significativa ($Tau = 0,86$; $p = 0,003$) (Figura 19). Esto permite concluir que *Cestoda 1* y *Ascaridoidea 3* correspondieron a especies centrales.

Finalmente la diversidad calculada para esta comunidad con el índice de Shannon-Wiener obtuvo un valor de 2,17; y con el índice de Simpson fue de 0,731. Su riqueza fue de ocho especies y su infracomunidad más rica registró 3 especies.

4. Comunidad Compuesta

En 96 (55,5%) de los 173 ratones capturados se encontró al menos un verme. Si los separamos por roedor, en *M. m.* la prevalencia fue de 39,77% y en *A. o.* fue de un 71,76% (Cuadro 3 y Cuadro 4). La diferencia entre ambas prevalencias resultó estadísticamente significativa ($X^2 = 17,92$, $p < 0,001$). La figura 14 muestra el valor de la prevalencia de cada especie de parásito.

Las distribuciones de frecuencias de las abundancias y de las intensidades fueron significativamente distintas a la distribución normal ($n = 173$, $W = 0,81$, $P < 0,001$ para las

abundancias; $n = 96$, $W = 0,92$ $P < 0,001$ para las intensidades). Esto justificó el uso del ANDEVA de Kruskal-Wallis.

Usando este análisis de varianza, las abundancias medias fueron significativamente distintas ($H = 8,37$ $p = 0,0038$), tomando los valores de 27,33 v/r para *M. m.* y 12 v/r para *A. o.* (ver la comparación de ambas comunidades componentes en Cuadro 4). La figura 15 muestra la distribución de las abundancias de los helmintos hallados. La intensidad media de *M. m.* fue significativamente mayor ($H = 5,015$ $p = 0,0251$) que la de *A. o.* (68,72 y 16,72 v/r respectivamente). La figura 16 muestra las intensidades medias de cada especie de parásito.

El rol del sexo como factor estructurador careció de importancia, ya no que no se encontraron diferencias significativas a nivel de prevalencias, abundancias medias ni riquezas medias. Los análisis se hicieron tanto en el nivel componente como en la comunidad compuesta.

5. Resultados por sitio de muestreo:

De los 3 sitios de muestreo, Maipú fue donde se presentó la menor prevalencia; aunque también fue el sitio que entregó la mayor cantidad de vermes y el que obtuvo la mayor intensidad media. Por su parte, La Pintana ofreció la mayor diversidad como comunidad compuesta (tanto H' como $1-D$) y la mayor riqueza específica en el nivel componente. También en el nivel componente, el fundo de Maipú registró, bajo ambos índices, la mayor diversidad para *M. m.*, y la mayor diversidad "D" para *A. o.*; mientras que la mayor H' para *A. o.* se registró en los terrenos universitarios de La Pintana (Cuadro 6).

De las 13 especies de helmintos hallados la única que no apareció en el recinto estudiantil fue *S. 2.*, que sí apareció en las otras dos comunas. Por el contrario, *H. 1* y *O. 3* sólo fueron encontrados en La Pintana (Cuadro 5).



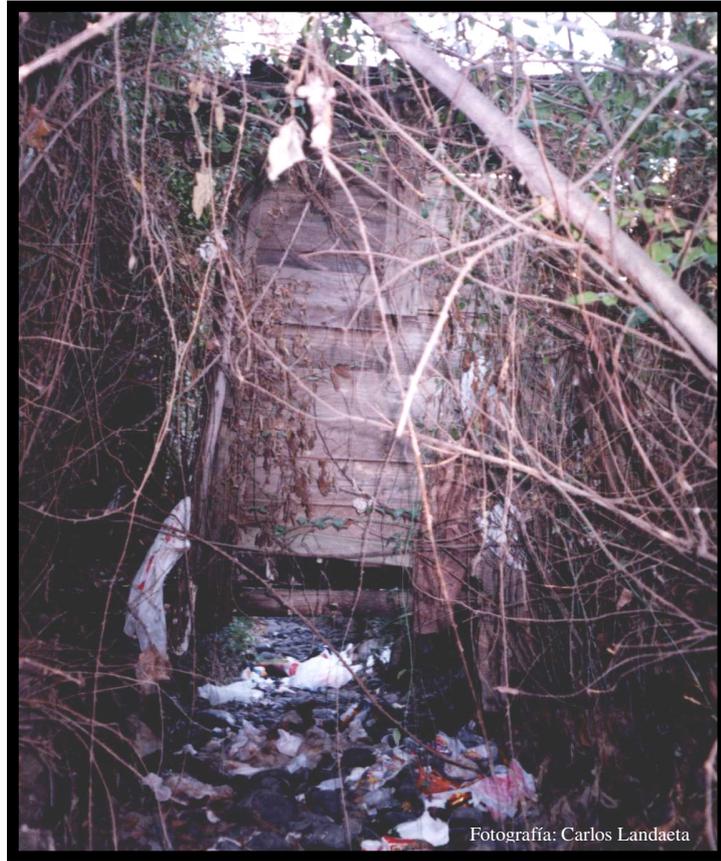
Figura 1: La Pintana (FAVET). Galpón de almacenamiento. Sitio de captura. 2002.



Figura 2: La pintana (FAVET). Matorrales que bordean una acequia. Sitio de captura. 2002.



**Figura 3: Maipú (Fundo “El Bosque”).
Matorrales bordeando una acequia y rodeando
una plantación agrícola. Sitio de captura. 2002.**



**Figura 4: Maipú (Fundo “El Bosque”).
Letrina instalada sobre acequia.
Sitio de captura. 2002.**

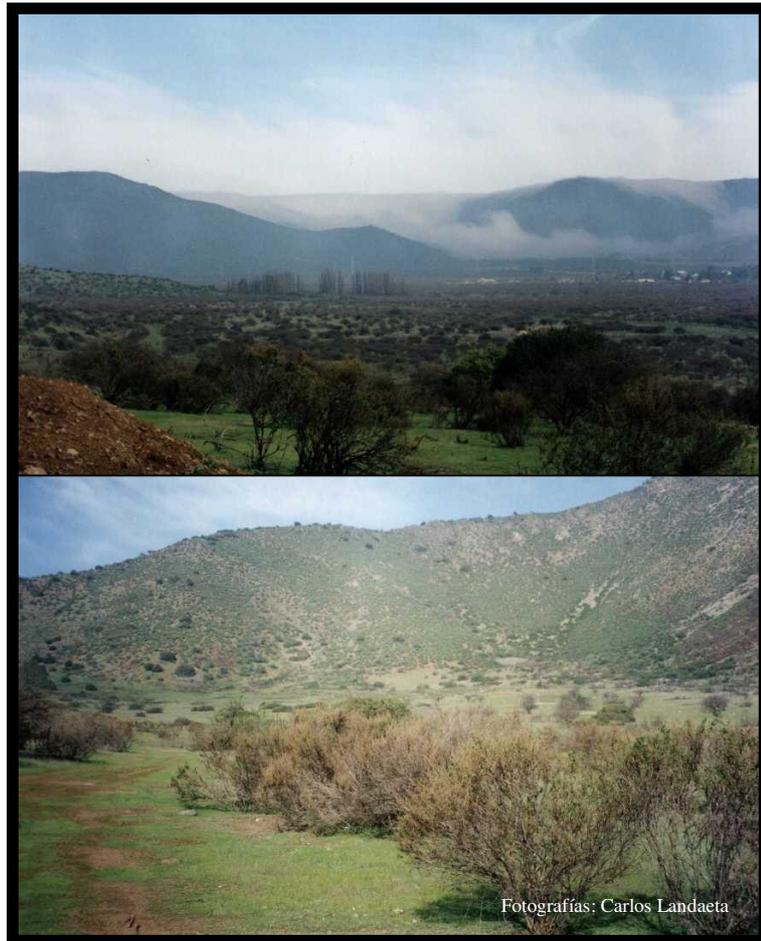


Figura 5: Pudahuel.

Arriba: Vista panorámica de las zonas de captura en esta comuna.

Abajo: cerros, detrás del complejo Lo Aguirre del SAG.

2002.



Figura 6: *Mus musculus*, vista general.



**Figura 7: *Abrothrix olivaceus*.
Arriba: ejemplar activo.
Abajo: ejemplar anestesiado.**

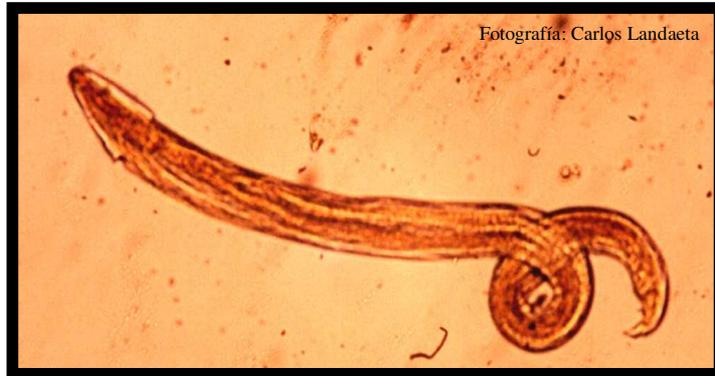


Figura 8: *Aspicularis tetraptera*. Macho, vista lateral.

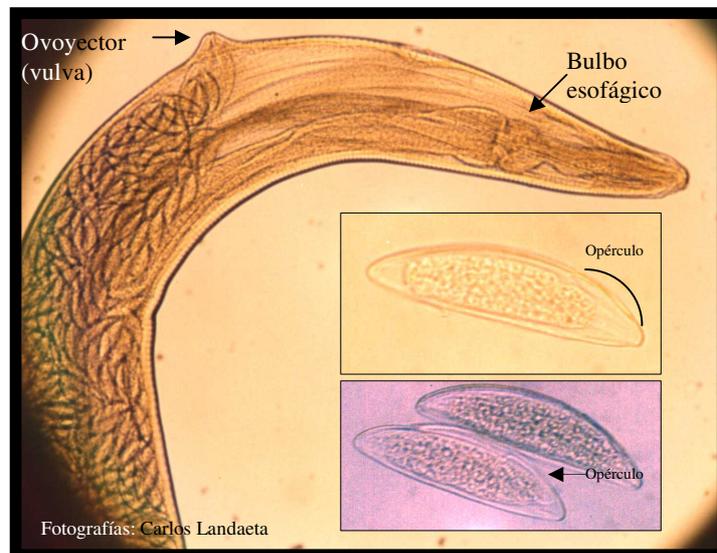


Figura 9: *Oxyuroidea 1*, hembra. Se aprecian el bulbo esofágico y el ovoyector. En los huevos se aprecia el opérculo, corte sagital (arriba) y diagonal (abajo) (las distintas fotografías no están en la misma escala).



Figura 10: Heteroxinematinae 1. Macho, vista lateral.



Figura 11: Oxyuroidea 3.
Arriba: macho, bolsa copuladora en la porción caudal, vista dorsal.
Centro: huevos.
Abajo: porción anterior.

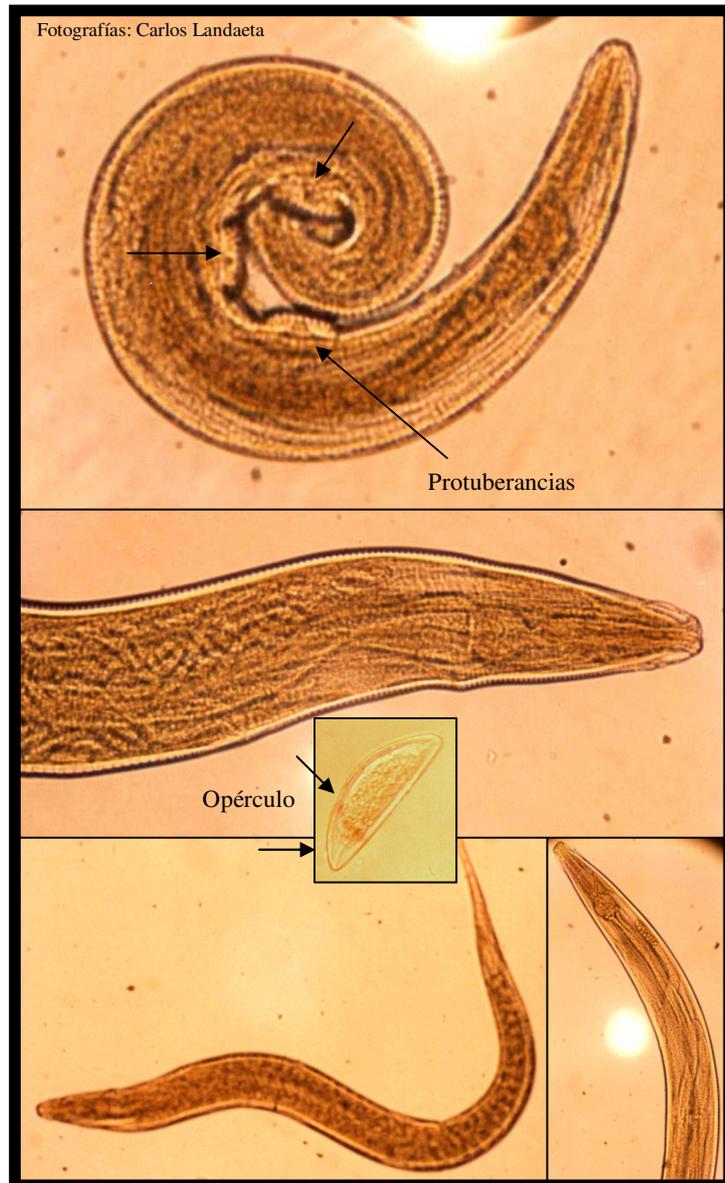


Figura 12: *Syphacia* sp. 3.

Arriba: macho, se aprecian las protuberancias cuticulares ventrales.

Centro: hembra adulta, vista dorsal porción anterior. Huevo, vista lateral, se aprecian levemente los bordes del opérculo.

Abajo: izquierda: hembra, vista general dorsal. Derecha: hembra juvenil vista dorsal, porción anterior.



**Figura 13: Ascaridoidea 3 en torno al píloro.
Al lado el contenido gástrico.**

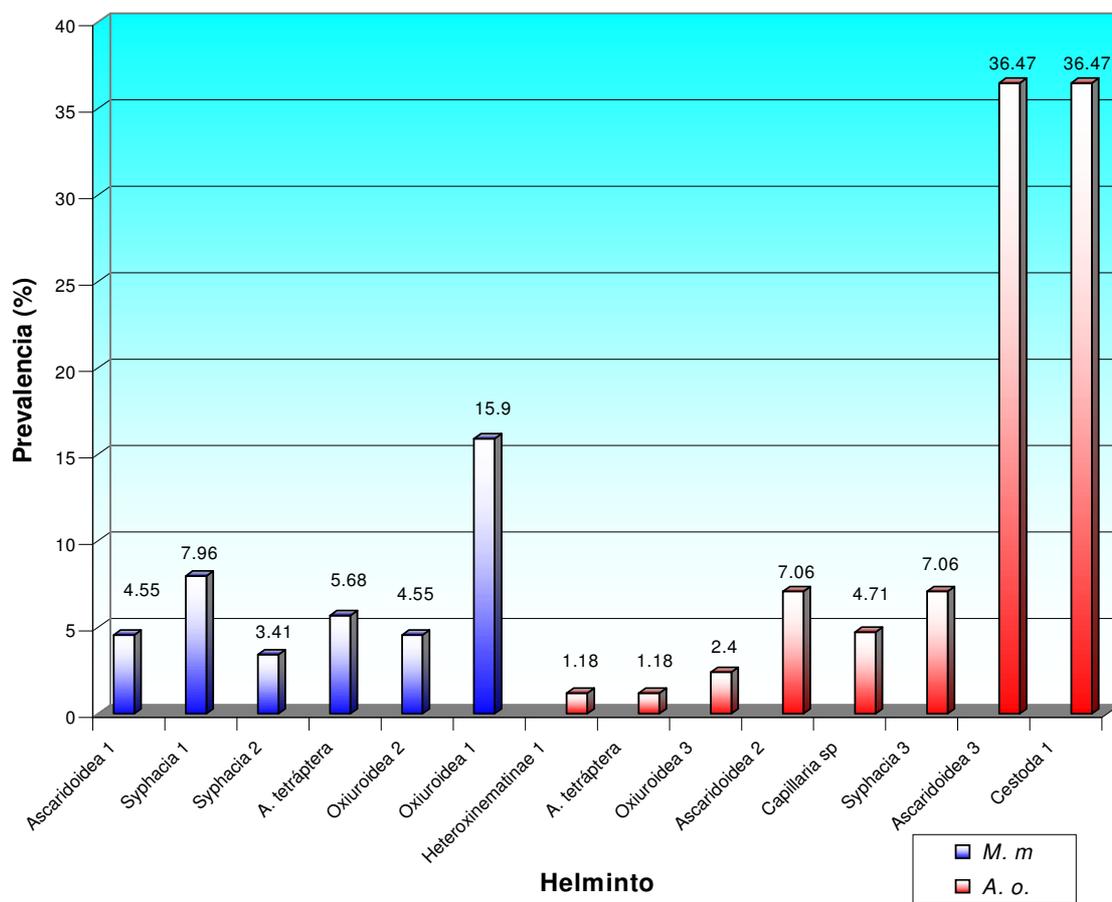


Figura 14: Prevalencias de helmintos en dos roedores de la Región Metropolitana. Año 2002.

M. m.: *Mus musculus*

A. o.: *Abrothrix olivaceus*

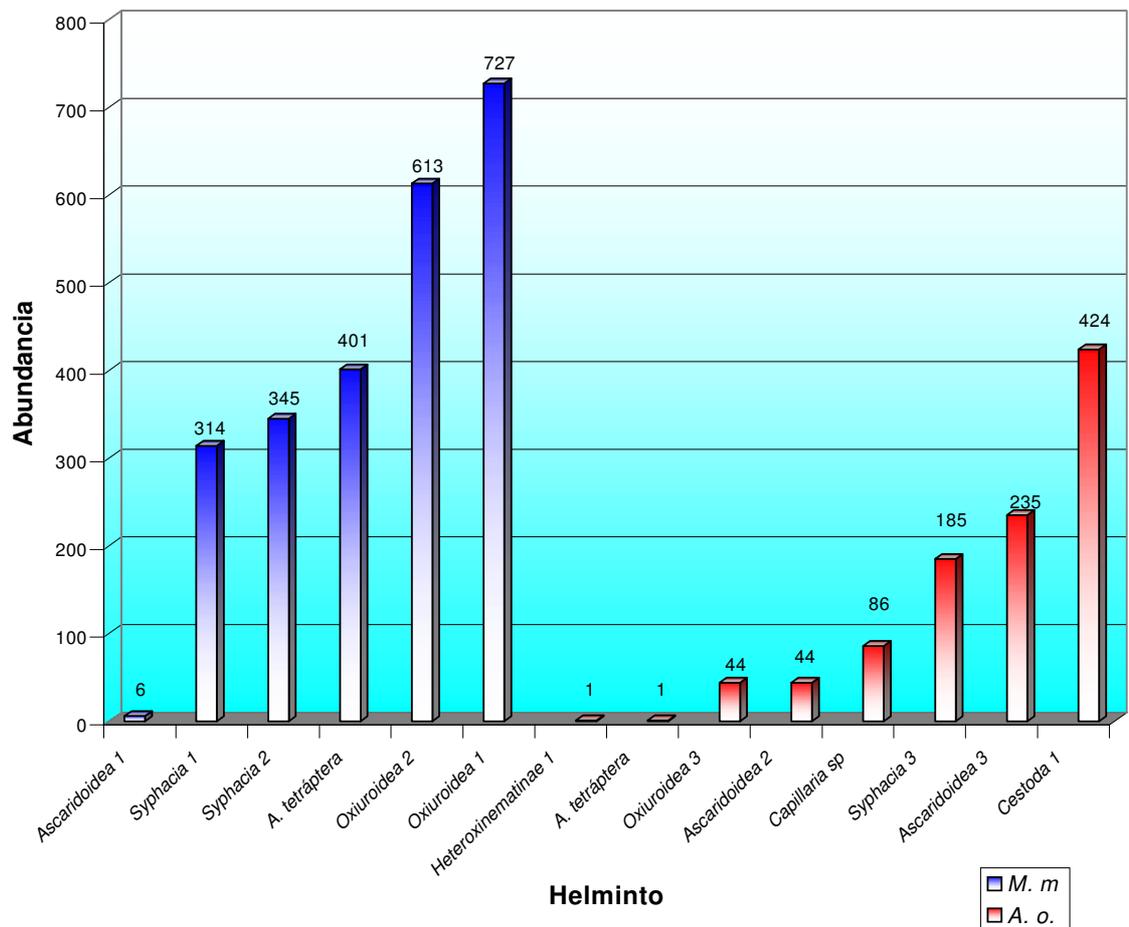


Figura 15: Abundancias de helmintos en dos roedores de la Región Metropolitana. Año 2002.

M. m.: *Mus musculus*

A. o.: *Abrothrix olivaceus*

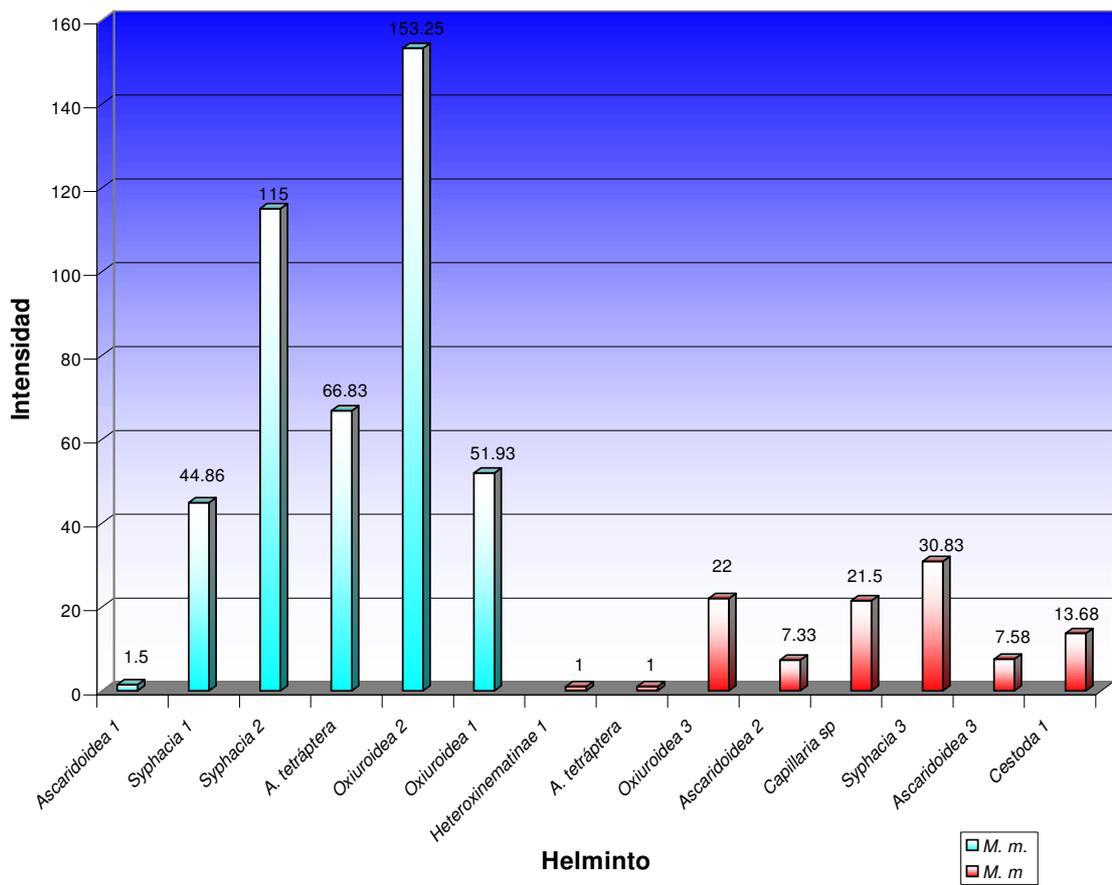


Figura 16: Intensidades medias de helmintos en dos roedores de la Región metropolitana. Año 2002.

M. m.: *Mus musculus*

A. o.: *Abrothrix olivaceus*

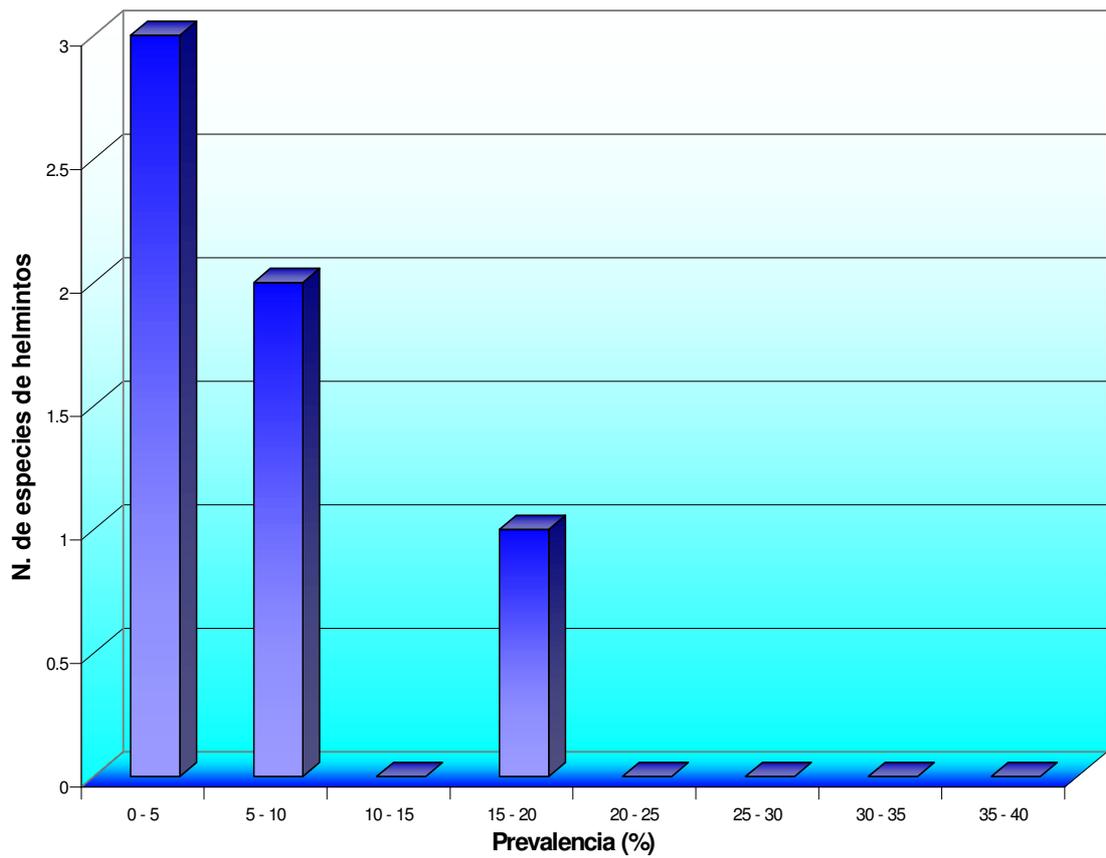


Figura 17: Helmintos en *Mus musculus* de la Región Metropolitana, según prevalencia. Año 2002.

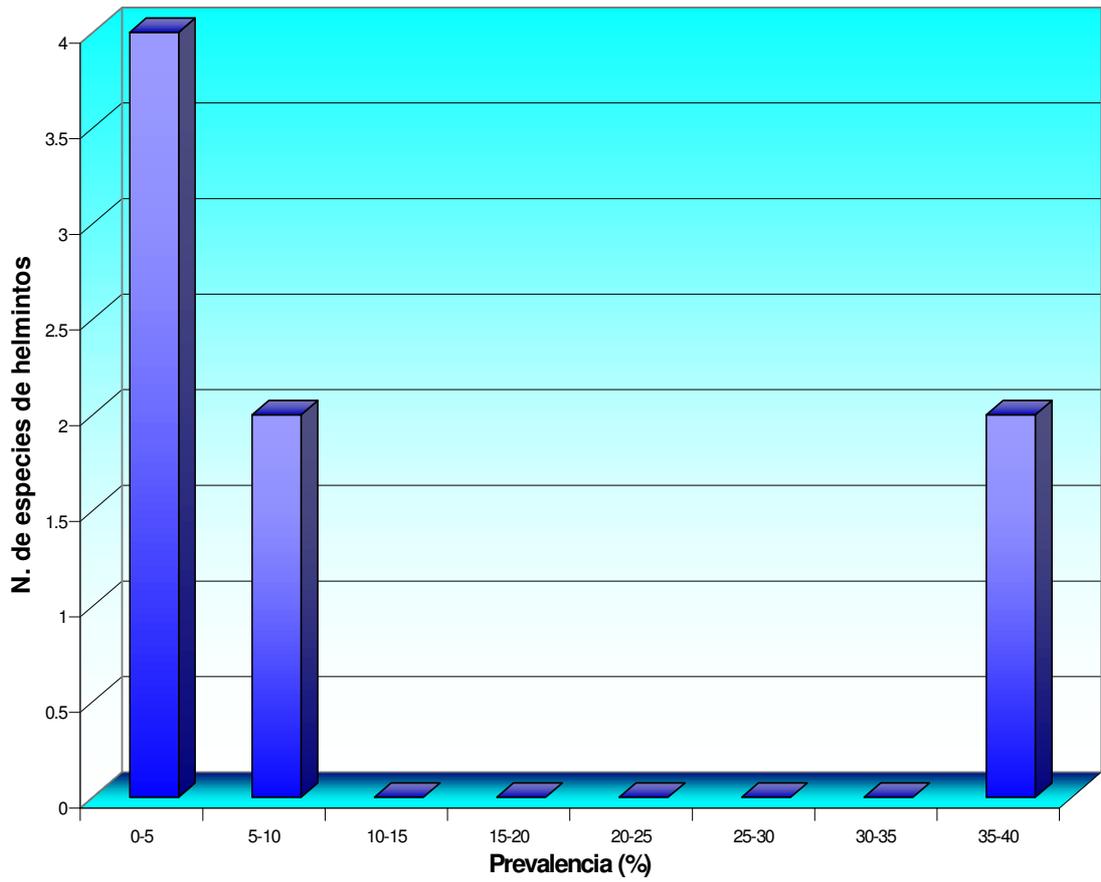


Figura 18: Helmintos de *Abrothrix olivaceus* de la Región Metropolitana, según prevalencia. Año 2002.

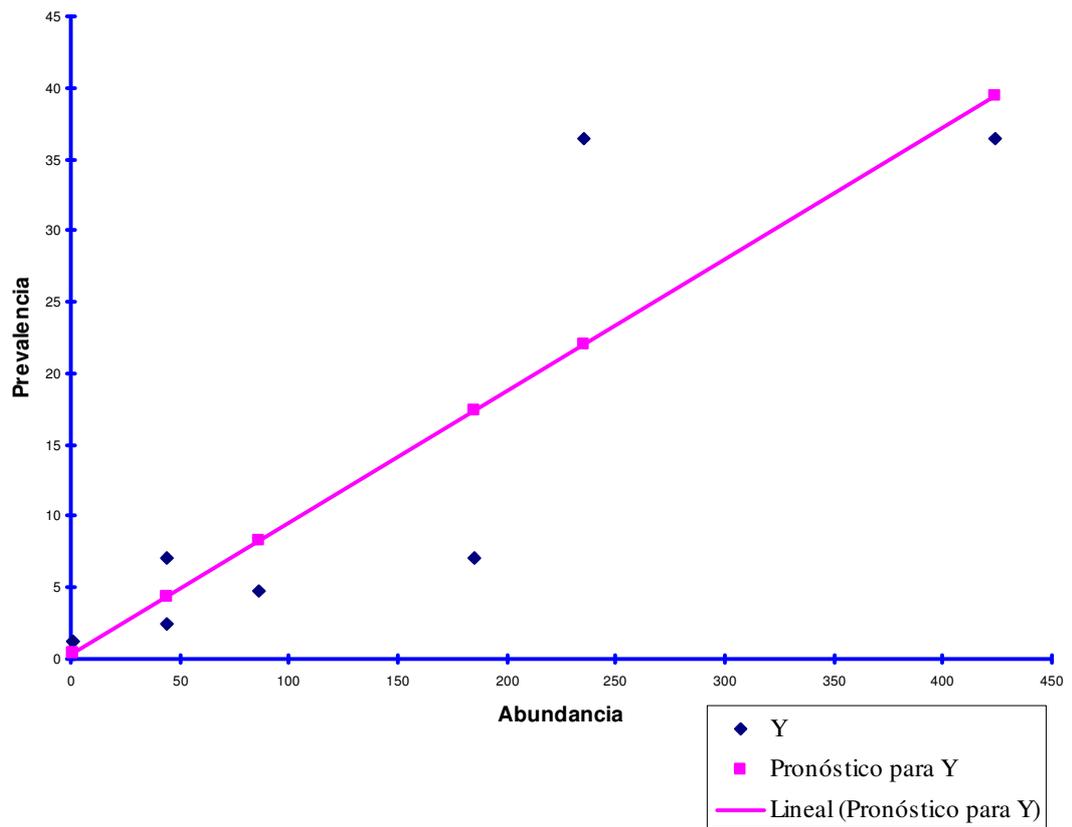


Figura 19: Curva de regresión abundancia-prevalencia de helmintos de *Abrothrix olivaceus* de la Región Metropolitana. Año 2002.

Cuadro 1: Ratones capturados por comuna según especie en la Región Metropolitana. Año 2002		
Comuna	Roedor	Total general
La Pintana	<i>A. o.</i>	51
	<i>M. m.</i>	39
	Total	90
Maipú	<i>A. o.</i>	15
	<i>M. m.</i>	28
	Total	43
Pudahuel	<i>A. o.</i>	19
	<i>M. m.</i>	21
	Total	40
Total general		173

M. m. = *Mus musculus*

A. o. = *Abrothrix olivaceus*

Cuadro 2: Especies y magnitud de presentación en las helmitofaunas gastrointestinales de dos roedores de la Región Metropolitana. Año 2002

Helminto	N	Abundancia media	Rango	Comuna	Hospedero	Segmento del digestivo
Ascaridoidea 1	6	0,068	3	LP - M	M. m	Estómago
Aspicularis tetraptera(*)	401 (1)	4,545 (0,012)	302	LP - P	M. m, A. o.	Ciego, I. G.
Syphacia sp. 1	314	3,568	180	LP - M	M. m	Ciego, I. G.
Syphacia sp. 2	345	3,92	257	M - P	M. m	Ciego, I. G.
Oxyuroidea 1	727	8,261	275	LP - M - P	M. m	Ciego, I. G.
Oxyuroidea 2	613	6,966	590	LP - M	M. m	Ciego, I. G.
Heteroxinematinae	1	0,012	1	LP	A. o.	Ciego, I. G.
Oxiuroidea 3	44	0,518	42	LP	A. o.	Ciego, I. G.
Syphacia sp. 3	185	2,176	133	LP - M - P	A. o.	Ciego, I. G.
Ascaridoidea 2	43	0,518	15	LP - M - P	A. o.	Estómago
Ascaridoidea 3	235	2,765	35	LP - M - P	A. o.	Estómago
Capillaria sp.	86	1,012	50	LP - M - P	A. o.	Estómago (SM)
Cestoda 1.	424	4,988	138	LP - P	A. o.	I. D.

N :Número total de individuos

Rango :Intensidad máxima en un individuo hospedero

I. G. :Intestino grueso

I. D. :Intestino delgado

* :Uno (1) de los individuos fue encontrado en A. o.

SM :Submucosa

LP :La Pintana

M :Maipú

P :Pudahuel

M. m. :Mus musculus

A. o. :Abrothrix olivaceus

Cuadro 3: Distribución de ratones por presencia-ausencia (positivos-negativos) de vermes, según sitio de captura. Año 2002.

Comuna	<i>Abrothrix olivaceus</i>			Total: n / Prevalencia	<i>Mus musculus</i>			Total: n / Prevalencia	Total: n (Prevalencia)
	LP	M	P		LP	M	P		
Positivos	44	4	13	61 71,76 %	14	15	6	35 39,77 %	96 (55,49%)
Negativos	7	11	6	24	25	13	15	53	77
Total	51	15	19	85	39	28	21	88	173

LP = La Pintana

M = Maipú

P = Pudahuel

Cuadro 4: Características del parasitismo de dos roedores en la Región Metropolitana. Año 2002

	Mus musculus	Abrothrix olivaceus
n	88	85
Frecuencia (%)	35 (39,77) ⁽¹⁾	61 (71,76) ⁽²⁾
Riqueza comunidad componente	6	8
Riqueza media de infracomunidades	1,09 ⁽¹⁾	1,33 ⁽²⁾
Riqueza máxima de infracomunidad	2	3
Abundancia media	27,33 ⁽¹⁾	12 ⁽²⁾
Abundancia máxima (rango)	590	138
Diversidad (H')	2,26	2,17
Diversidad (1 - D)	0,779	0,731
Equitatividad (J)	0,88	0,72
Replicabilidad Media	0,19 ⁽¹⁾	0,18 ⁽²⁾
Diversidad Media (H')	0,080 ⁽¹⁾	0,305 ⁽²⁾

(*) : Números distintos indican diferencias estadísticas significativas (p < 0,05)

Cuadro 5: Especies y dispersión en las helmitofaunas gastrointestinales de dos roedores en tres comunas de la Región Metropolitana. Año 2002

Helminto	Comuna			Roedor Hospedero
	La Pintana	Maipú	Pudahuel	
Ascaridoidea 1	p	p	a	<i>M. m</i>
<i>Aspicularis tetraptera</i> (*)	p	a	p	<i>M. m, A. o.</i>
<i>Syphacia sp 1</i>	p	p	a	<i>M. m</i>
<i>Syphacia sp 2</i>	a	p	p	<i>M. m</i>
Oxyuroidea 1	p	p	p	<i>M. m</i>
Oxyuroidea 2	p	p	a	<i>M. m</i>
Heteroxinematinae 1	p	a	a	<i>A. o.</i>
Oxiuroidea 3	p	a	a	<i>A. o.</i>
<i>Syphacia sp 3</i>	p	p	p	<i>A. o.</i>
Ascaridoidea 2	p	p	p	<i>A. o.</i>
Ascaridoidea 3	p	p	p	<i>A. o.</i>
<i>Capillaria sp.</i>	p	p	p	<i>A. o.</i>
Cestoda 1	p	a	p	<i>A. o.</i>

p = presente

a = ausente

M. m. = *Mus musculus*

A. o. = *Abrothrix olivaceus*

Cuadro 6: Descripción de las comunidades parasitarias de dos roedores de la Región Metropolitana, según lugar de muestreo. Año 2002

	La Pintana	Maipú	Pudahuel
<i>Mus musculus</i>			
Nº ratones	39	28	21
Prevalencia	35,9 ⁽¹⁾	53,57 ⁽¹⁾	28,57 ⁽¹⁾
Abundancia de c. componente	419	1226	774
Intensidad media	29,93 ⁽¹⁾	81,73 ⁽¹⁾	129 ⁽²⁾
Riqueza c. componente	5	5	3
Riqueza media de infracomunidades	1,14	1,07	1,33
Diversidad (H')	0,97	1,678	1,032
Diversidad (1-D)	0,426	0,639	0,504
Equitatividad (J)	0,418	0,723	0,652
<i>Abrothrix olivaceus</i>			
Nº ratones	51	15	19
Prevalencia	86,27	21,67	68,42
Abundancia de c. componente	751	38	175
Intensidad media	17,07	9,5	13,46
Riqueza c. componente	8	4	5
Riqueza media de infracomunidades	1,5	1,5	1,23
Diversidad (H')	1,747	1,698	1,48
Diversidad (1-D)	0,607	0,693	0,593
Equitatividad (J)	0,583	0,85	0,431
TOTAL			
Nº ratones	90	43	40
Prevalencia	64,44 ⁽¹⁾	44,18 ⁽²⁾	47,5
Abundancia de c. compuesta	1170	1264	949
Intensidad media	20,17	66,53	49,95
Riqueza c. compuesta	12	9	8
Riqueza media de infracomunidades	1,41	1,16	1,26
Diversidad (H')	2,41	1,874	2,706
Diversidad (1-D)	0,765	0,66	0,686
Equitatividad (J)	0,673	0,592	0,901

(*) : Números distintos indican diferencias estadísticas significativas ($p < 0.05$)

DISCUSIÓN

Este trabajo tuvo como propósito comparar las helmintofaunas de dos especies de roedores sobre la base de las diferencias que existen entre ambas especies. Estas diferencias pueden estar definidas por a) el papel que cumplen algunos determinantes intrínsecos como la especie hospedera y el sexo del individuo hospedero, b) el tiempo que llevan en de los ecosistemas estudiados y c) las posibles diferencias que existen en los hábitats que ocupan.

Los temas a abordar a continuación serán entonces:

1. La estructura comunitaria.
2. Los determinantes intrínsecos de la estructura comunitaria.
3. El efecto de la antigüedad del hospedero en el ecosistema.
4. El efecto del medio ambiente sobre las comunidades parasitarias.

1. Estructura comunitaria:

El análisis de la estructura de las comunidades parasitarias en estudio debe considerar al menos dos elementos importantes: 1) la existencia de un patrón aislacionista o interactivo (Holmes y Price, 1986), y 2) la presencia de grupos consistentes de especies, esto es, la presencia de especies centrales (Hanski, 1982 citado por Cattán, 1992) y grupos recurrentes (Fager, 1957).

Holmes y Price (1986) separan las comunidades en dos tipos principales: a) las interactivas, donde, al haber saturación de especies, la competencia entre las especies parásitas es el principal modelador de la estructura de la comunidad; y b) las aislacionistas, donde la disponibilidad de hábitat es considerable, de modo que no hay competencia. Así, los ensambles comunitarios descritos en el presente trabajo corresponden a comunidades de tipo aislacionista donde la riqueza media de las infracomunidades es por regla general cercana a uno. Esto coincide con los resultados encontrados por Cattán (1992) y Benke *et al.* (2001), pero se contrapone con lo presentado por Kennedy *et al.* (1986 citado por Sousa, 1994), quien predice infracomunidades con alta densidad y diversidad para hospederos endotermos.

Independiente de si la comunidad es de tipo interactiva o aislacionista, se puede esperar que algunos helmintos exhiban una elevada prevalencia y además sean abundantes. Estas características, que describen a las especies centrales (Hanski, 1982 citado por Cattán, 1992), se presentaron en dos helmintos parásitos de *A. olivaceus*: Ascaridoidea 3 y Cestoda 1. En *M. musculus* por el contrario, en su totalidad, los helmintos encontrados correspondieron a especies satélites. Esto difiere de los resultados de otro trabajo realizado en *A. olivaceus* en la zona central de Chile (Cattán, 1992), en donde todas las especies encontradas en este roedor correspondían a especies satélites.

En el presente trabajo se constató dos grupos de especies recurrentes: a) Oxiuroidea 1 y *Syphacia sp* 2, y b) Ascaridoidea 3 y Cestoda 1. El segundo caso era esperable ya que está conformado por las dos especies centrales encontradas. Llama la atención que para el primer caso (helmintos de *M. musculus*) ambos helmintos ocupan los mismos segmentos del intestino: el ciego y el intestino grueso; en cambio, para el segundo caso (helmintos de *A. olivaceus*) corresponden a helmintos que se ubican en distintos segmentos (estómago e intestino delgado respectivamente). Una explicación, especialmente para el primer caso, podría estar, como propone Sousa (1994), en la supresión de la respuesta inmune producto de la infestación

inicial por un helminto, lo que facilitaría la colonización por una segunda especie. Según este autor, estas asociaciones positivas no son hechos aislados.

Se evidenció, por otra parte, una ocupación diferencial de los segmentos del intestino por los helmintos. De este modo, las especies del orden Ascaridoidea se ubicaron en la mucosa del estómago; *Capillaria sp.* se internó en la submucosa gástrica; el cestodo encontrado ocupó libremente el intestino delgado, fijando sus escólices mayormente en la mucosa del primer tercio de dicho segmento; los oxyuroídeos colonizaron ciego e intestino grueso. La colonización de cada segmento por un helminto, tal como se describió anteriormente, se observó independientemente de si los demás segmentos estaban o no parasitados. Esto corresponde a la hipótesis de segregación selectiva de sitio a través del tiempo (“Fantasma de la competencia pasada” (Sousa; 1994)), concordando con Holmes (1973), quien menciona que este hecho sería la consecuencia más común de la competencia, por sobre la exclusión competitiva y la segregación interactiva de sitio.

2. Determinantes intrínsecos de la estructura comunitaria:

2.1. Efecto del sexo:

En el presente trabajo no se observó un efecto significativo del sexo sobre la prevalencia ni la abundancia de helmintos. Esto coincide con los trabajos de Cattán (1992) y Behnke *et al.* (2001). El sexo del hospedero raramente contribuye significativamente en la estructuración de las comunidades parasitarias; un trabajo que ha encontrado un efecto significativo en esta variable es el de Lewis (1968, citado por Behnke *et al.*, 2001)

2.2. Efecto de la especie hospedera:

La especie hospedera fue el más importante de los determinantes de la estructura de las comunidades parasitarias estudiados. Tanto así, que sólo una especie se observó en ambos roedores (*A. tetraptera*).

Al respecto, se encontró sólo un individuo de esta especie en un ratón de la especie *A. olivaceus*. Este es un hecho bastante llamativo, porque al ser un individuo adulto completamente desarrollado se puede asumir que su desarrollo ocurrió en este hospedero y no que llegó por error. Por eso surgen las interrogantes: ¿es *A. olivaceus* una especie susceptible de ser parasitada por *A. tetraptera*?; de ser así ¿por qué se encontró sólo un individuo parasitando a

este roedor? Una explicación puede ser que se trate de otra especie del género *Aspicularis* de muy baja frecuencia y abundancia.

Por otra parte, las variables descriptivas de las comunidades parasitarias, susceptibles de ser analizadas estadísticamente (prevalencia, abundancia media, riqueza media, replicabilidad media, diversidad (H') media), se comportaron de una forma significativamente distinta entre ambos roedores en estudio (Cuadro 4). Así las infracomunidades de *A. olivaceus* fueron superiores en prevalencia, riqueza media, y diversidad media, pero inferiores en abundancia media y replicabilidad media comparada con las de *M. musculus*.

Esto último también tiene relación con la antigüedad del hospedero dentro del ecosistema y por este motivo está discutido a continuación.

3. Efecto de la antigüedad del hospedero en el ecosistema:

Dobson (1988a), Clay (2003), Mitchell y Power (2003) y Torchin *et al.*(2003) presentan la hipótesis de que especies introducidas invasivas presentarían menos parásitos que las especies nativas. Esto estaría dado por el hecho de que una población invasora llega a un ecosistema cargando sólo una parte de la diversidad parasitaria que presenta en su lugar de origen. Este hecho sustentaría la hipótesis de 'exclusión de enemigos' y entregaría ventajas comparativas para competir con las especies nativas del ecosistema invadido.

El presente trabajo no puede sostener ni rebatir esta hipótesis dado que en *M. musculus*, especie invasiva, de las seis morfoespecies identificadas, sólo una se determinó como especie (*A. tetraptera*) y el las restantes sólo se pudieron clasificar como morfoespecie, no teniendo la certeza de que efectivamente hayan sido seis especies propiamente tales.

Este roedor llegó a América junto con la llegada de los colonizadores españoles, transportado en sus barcos. En consecuencia, para corroborar la hipótesis debieran haber en América menos especies de parásitos que en Europa y Asia, a la vez que en Asia no debieran comportarse como especie invasora. Sin embargo, su éxito como invasor abarca casi todos los continentes, incluso en su lugar de origen, independientemente de la gran riqueza de helmintos intestinales que se han descrito para este roedor en lugares donde ha colonizado, como es América (Doran, 1954; Doran, 1955). Además debe tomarse en cuenta el estudio del resto de la fauna parasitaria que no son helmintos gastrointestinales: bacterias, protozoos, artrópodos, helmintos en vísceras u otros órganos, etc. Si la hipótesis de exclusión es correcta, estos

organismos, que no formaron parte de este estudio, también debieran darse en menores magnitudes en los lugares invadidos por el roedor.

Además de esto, y considerando que la mayoría de las especies aisladas corresponden a morfoespecies no identificadas, algunas de las especies encontradas en *M. musculus*, podrían corresponder con otras muy semejantes encontradas en *A. olivaceus*. Así, las diferencias encontradas entre ambos roedores podrían corresponder más bien a diferencias sutiles dentro de una misma especie de helminto, adaptada de mejor manera a uno de los roedores. Es el caso, por ej., de *Syphacia* sp. 3, que sólo se distingue de *Syphacia* sp. 1 por el tamaño y forma de los huevos (no se encontraron individuos machos que permita esclarecer esta interrogante): *S. 1.* presenta huevos más largos y angostos que *S. 3.* Este hecho ha sido comunicado en otras helmintofaunas, donde la misma especie de verme presenta tamaños muy diferentes según cual sea el hospedero¹.

De este modo, y considerando sólo este posible error, parte de la riqueza parasitaria de *M. musculus* podría ser un aporte de *A. olivaceus*. Esto, apoyado por el hecho que Cattán (1992) ya había encontrado helmintos del género *Syphacia* en *A. olivaceus*, como también en roedores de la especie *A. longipilis* y *P. darwini* (ambos nativos de Chile). Tales hallazgos fueron realizados en parques nacionales donde no se ha constatado la presencia de *M. musculus*. Sin embargo, ya se ha descrito el género *Syphacia* en *M. musculus* (Doran, 1955), y si asumimos la posibilidad que efectivamente sea la misma especie en ambos roedores, se podría pensar que ha ocurrido el proceso inverso, es decir la colonización de *A. olivaceus* por parte de un parásito introducido por *M. musculus*. La respuesta a esta interrogante sólo se podría despejar cuando se puedan determinar taxonómicamente con exactitud las especies involucradas.

La mayor prevalencia y menor abundancia de las comunidades parasitarias de *A. olivaceus* se podrían explicar por un mayor tiempo de coevolución hospedero-parásito. Los helmintos de este roedor en un proceso de adaptación con el hospedero habrían logrado un estado estable en el cual un mayor número de ratones son colonizados, pero por un menor número de individuos. Esto se condice con la menor intensidad media de colonización encontrada en *A. olivaceus* (Cuadro 6). Esto permitiría maximizar el número de parásitos y minimizar el daño al hospedero.

Finalmente, la replicabilidad, está compuesta de dos elementos: 1) la riqueza de especies de las infracomunidades y 2) la riqueza específica de la comunidad componente.

¹ : Cattán, P. (2004) [Comunicación personal] Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Univesidad de Chile

Cuanto más semejante sea la riqueza de las infracomunidades a la de la comunidad componente, más semejantes serán las infracomunidades entre sí, y por consiguiente, mayor será el índice de replicabilidad. Si la comunidad componente es pobre en especies, es altamente probable que sus infracomunidades tengan una composición más homogénea. Por el contrario, si la comunidad componente tiene una riqueza de especies alta, las infracomunidades deberán tener una riqueza de especies alta para ser más semejantes entre ellas, de lo contrario, las especies parásitas colonizarán diferencialmente a los distintos individuos hospederos, formando infracomunidades distintas entre sí. En este trabajo la mayor replicabilidad media de *M. musculus*, se atribuiría precisamente a una menor riqueza de especies de la comunidad componente.

4. Efecto del ambiente:

El mayor efecto observado atribuible al sitio de muestreo tuvo relación con las especies de helmintos encontradas en cada sitio. Así, La Pintana registró 12 de los 13 helmintos encontrados, siendo el único ausente en este sitio *Syphacia* sp. 2, que sí estuvo presente en las otras dos localidades. Por el contrario, Pudahuel registró sólo 8 especies, mientras que el fundo de Maipú registró 9.

De las 5 especies ausentes en Pudahuel, dos también estuvieron ausentes en Maipú, presentándose exclusivamente en La Pintana (Cuadro 5). Esta menor riqueza Pudahuel puede deberse a que los lugares de donde se obtuvieron los ratones, en general, corresponden a sitios menos intervenidos por el hombre, o bien, de una intervención más reciente, lo que implicaría que la especie *M. musculus* ha pasado por menos procesos de invasión de estas áreas en comparación con las otras localidades. En otras palabras, los actuales ratones de esta especie serían descendientes de unas pocas familias que alguna vez colonizaron estos sitios. Si pensamos que en cada colonización se pueden introducir nuevas especies de parásitos, al haber pocos procesos de colonización es esperable encontrar una baja riqueza específica parasitaria. Esto puede explicar el hecho que de los seis helmintos correspondientes a la comunidad componente de *M. musculus* encontrados en este estudio, sólo tres se encontraron en los sitios de muestreo de esta comuna.

Otras interpretaciones más generales para la ausencia de un helminto en un determinado sitio de muestreo son: 1) la no representación de un parásito en todos los lugares del rango de distribución de su hospedero por fenómenos aleatorios; 2) dada las bajas

prevalencias el muestreo fue insuficiente, 3) el muestreo ocurrió en una época en que un determinado helminto estaba en el momento basal de su ciclo, disminuyendo la probabilidad de su encuentro; 4) los parásitos expuestos a condiciones adversas (sequía) son afectados diferencialmente por las variaciones ambientales locales; 5) la distribución parcelada de los helmintos es causada por las condiciones históricas y ecológicas un continuo de lugares en los cuales no han permitido el establecimiento de algunas especies (Cattan, 1992). De estas explicaciones sólo se podría desestimar la relacionada con condiciones adversas, dado que el proceso de muestreo se hizo durante un invierno lluvioso y una primavera con suficientes recursos para el crecimiento de las poblaciones de los roedores, y por consiguiente de los parásitos.

En contraste con lo que ocurrió con las especies encontradas en cada sitio, las variables estudiadas no mostraron diferencias significativas entre localidades (Cuadro 6), en términos generales. Sólo se puede mencionar que la prevalencia de helmintos de *A. olivaceus* en Maipú fue significativamente menor que en cada uno de los otros dos sitios, mientras que para *M. musculus* la intensidad media en Pudahuel fue significativamente mayor que en las otras dos comunas.

La diversidad, para cada roedor, tomó un patrón u orden distinto en cada sitio de muestreo. Así, para *A. olivaceus*, al ordenar los sitios de muestreo de mayor a menor diversidad según el índice de Shannon-Wiener el resultado fue: 1) La Pintana – 2) Maipú – 3) Pudahuel. Al hacer el mismo ejercicio para *M. musculus* el orden resultante fue el siguiente: 1) Maipú – 2) Pudahuel – 3) La Pintana. En otras palabras, el sitio de muestreo produjo un efecto distinto sobre la diversidad parasitaria para ambos hospederos, así los terrenos universitarios de La Pintana favorecieron el incremento de la diversidad para la comunidad componente de *A. olivaceus*, mientras que produjo un decremento de ésta para *M. musculus*.

Considerando que la diversidad está determinada tanto por la riqueza de especies como por la homogeneidad de sus abundancias, un análisis más detallado de esta observación nos da cuenta que la riqueza de especies parásitas en La Pintana fue mayor que en las otras comunas para ambos roedores. Esto permite proponer que el contraste observado entre las diversidades de ambas comunidades componentes se debe a que habría una mayor homogeneidad en las abundancias de los helmintos de *A. olivaceus* de La Pintana con relación a las otras comunas, comparada con las abundancias de los helmintos de *M. musculus*. En el Cuadro 6 (ver “Equitatividad (J)”) se puede observar que efectivamente, para *M. musculus*, la

comunidad componente de La Pintana es la menos homogénea, mientras que para *A. olivaceus* no ocurre lo mismo y la menos homogénea es la comunidad componente de Pudahuel.

En resumen, al análisis del efecto del ambiente sobre la diversidad de cada roedor se establece que 1) en Maipú ambos roedores tenían las comunidades parasitarias más homogéneas; 2) la población de *M. musculus* de Maipú es junto a la de La Pintana la más rica en especies, y para *A. olivaceus* la más pobre. A su vez, para *A. olivaceus*, en La Pintana se encontró la mayor riqueza de especies. Las localidades menos homogéneas fueron: para *M. musculus*, La Pintana, y para *A. olivaceus*, Pudahuel.

Con esto, se puede concluir que habría un efecto diferencial del ambiente sobre cada roedor de modo que las localidades no muestran el mismo patrón de comportamiento para los factores que determinan la diversidad. Esto se podría deber a una distinta susceptibilidad de los roedores para cada especie de parásito, determinada por las características ambientales de cada localidad. Así las características ecológicas de algunos sitios favorecerían la existencia de todos los helmintos de un roedor, mientras que en el otro roedor favorecerían más a un helminto que a otro.

CONCLUSIONES

- Ambas comunidades componentes presentan un patrón aislacionistas con una baja riqueza de especies en sus infracomunidades.
- La existencia de especies centrales diferenció a la comunidad componente de *A. olivaceus* de la de *M. musculus*.
- Como resultado de la competencia se evidencia una segregación selectiva de sitio en ambas comunidades componentes.
- Existe evidencia para plantear que el principal factor estructurador de estas comunidades es la especie hospedera.
- Los resultados permiten postular que en *A. olivaceus* habría una mayor coevolución hospedero-parásito que en *M. musculus*.
- Los resultados avalan el plantamiento de la localidad geográfica y el ambiente como un importante factor estructurador de las comunidades parasitarias.

BIBLIOGRAFÍA

1. **ANDERSON, R. C.; CHABAUD, A. G.; WILLMONTT, S.** 1989. CIH keys to the nematode parasites of vertebrates N° 1-10. CAB International Institute of Parasitology. Oxon, UK.
2. **BABERO, B.; CATTAN, P.** 1975. Helmintofauna de Chile III: Parásitos de *Octodon Degus* con la descripción de tres nuevas especies. Boletín Chileno de Parasitología 30: 68-76.
3. **BABERO, B.; CATTAN, P.; CABELLO, C.** 1976. A new species of whipworm from the rodent *Akodon longipilis* in Chile. Transaction of the American Microscopical Society. 95: 232-235.
4. **BEHNKE, J. M.; BARNARD, C. J.; BAJER, A.; BRAY, D.; DINMORE, J.; FRAKE, K.; OSMOND, J.; RACE, T.; SINSKI, E.** 2001. Variation in the helminth community structure in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from three comparable localities in the Mazury Lake District region of Poland. Parasitology. 123: 401-414.
5. **BOISSIER, J.; RIVERA, E.; MONÉ, H.** 2003. Altered behavior of the snail *Biomphalaria glabrata* as a result of infection with *Schistosoma mansoni*. The Journal of Parasitology. 89: 429-433.
6. **BROOKS, D. R.** 1980. Allopatric speciation and non-interactive parasite community structure. Systematic Zoology 29: 192-203.
7. **BUSH, A. O.; LAFFERTY, K. D.; LOTZ, J. M.; SHOSTAK, A. W.** 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited. The Journal of Parasitology. 83: 575-583.
8. **CAMPOS, H.** 1986. Mamíferos terrestres de Chile. Colección Naturaleza de Chile. Editorial Cuneo. Valdivia, Chile. 5 v
9. **CATTAN, P.; GEORGE-NASCIMENTO, M.** 1978. Algunas relaciones entre el roedor *Octodon degus* y su carga parasitaria intestinal. Revista Ibérica de Parasitología. 38: 505-514.
10. **CATTAN, P.** 1992. Estructura comunitaria de helmintos parásitos de roedores simpátridos: papel de factores filogenéticos y ecológicos. Tesis Doctor en Ciencias. Santiago, Chile. U. de Chile, Fac. Ciencias. 91 p.
11. **CLAY, K.** 2003. Parasites lost. Nature. 421: 585-586
12. **COMBES, C.** 1991. Ethological aspects of parasite transmission. The American Naturalist. 138: 886-880.

13. **D'ANTONIO, C.; MEYERSON, L.; DENSLOW, J.** 2001. Exotic species and conservation: Research needs. **In:** Soule, M.; Orians, G. Conservation Biology: research priorities for next decade. Society for Conservation Biology. Island Press. Washington, United States of America. pp 59-80.
14. **DENKE, A.; MURUA, R.** 1977. Description de *Sitilestrongylus manni* n. sp. (Nematoda: Heligmosomidae) parasite de différents Cricétidés du Chili. Bulletin du Museum National de Histoire Naturelle. Paris. 3e Ser. n° 405 Zool. 298: 127-131.
15. **DEROTHE, J.; LOUBÈS, C.; ORTH, A.; RENAUD, F.; MOULIA, C.** 1997. Comparison between patterns of pinworm infection (*Aspicularis tetraptera*) in wild and laboratory strain of mice, *Mus musculus*. International Journal for Parasitology. 27: 645-651
16. **DOBSON, A.** 1988a. Restoring island ecosystems: the potential of parasites to control introduced mammals. Conservation Biology. 2: 31-39
17. **DOBSON, A.** 1988b. The population biology of parasite-induced changes in host behavior. The Quarterly Review of Biology. 63: 139-165.
18. **DORAN, D.** 1954. A catalogue of the protozoa and helminths of north american rodents. II. Cestoda. American Midland Naturalist. 52: 469-480.
19. **DORAN, D.** 1955. A catalogue of the protozoa and helminths of north american rodents. III. Nematoda. American Midland Naturalist. 53: 162-175.
20. **DURETTE-DESSET, M. C.; DENKE, M; MURUA, R.** 1976. Presence in a rodent of Chili of the nematode Inglamidinae (sub. fam. nov.) belonging to Amidostomatidae, a family known to be found in mammals of Australia. Annales du Parasitologie Humaine et Comparee. 51: 453-460.
21. **DURETTE-DESSET, M. C.; MURUA, R.** 1979. Description de *Sitilestrongylus valdivianus* n. sp. (Nematoda: Heligmosomidae), parasite d'un Cricétidáé du Chili. Bulletin du Museum National de Histoire Naturelle. Paris 4e Section A. n° 1: 245-249.
22. **EDWARDS, D. D.; BUSH, A. O.** 1989. Helminths communities in avocets: importance of the compound community. The Journal of Parasitology. 75(2): 225-238.
23. **ESCH, G.; GIBBONS, J. W.; BOURGE, J. E.** 1975. An analysis of the relationship between stress and parasitism. American Midland Naturalist. 93, 339-353.
24. **ESCH, G.; SHOSTAK, A.; MARCOGLIESE, D.; GOATER, T.;** 1990. Patterns and processes in helminth parasite communities: an overview. **In:** Esch, G.; Bush, A.; Aho, J. (Eds.). Parasite communities: patterns and processes. Chapman and Hall. Gran Bretaña. pp 3-19.

25. **FAGER, E.** 1957. Determination and Analysis of Recurrent Groups. *Ecology* 38: 586-595.
26. **FREELAND, W.; BOULTON, W.** 1992. Coevolution of food webs: parasites, predators and plant secondary compounds. *Biotropica*. 24: 309-327.
27. **GARDNER, S.; CAMPBELL, M.** 1992. Parasites as probes for biodiversity. *The Journal of Parasitology*. 78: 596-600
28. **GOMPPER, M.; WILLIAMS, E.** 1998. Parasite conservation and the black-footed ferret recovery program. *Conservation Biology*. 12: 730-732.
29. **GONÇALVES, L.; MAGALHÃES, R.; JÚLIO, J.; NORONHA, D.; CORRÊA, D.** 1998. Helminth parasites of conventionally maintained laboratory mice – II. Inbred strains with an adaptation of the anal swab technique. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 93: 121-126
30. **GUZMÁN, G.** 1994. Helminthofauna gastrointestinal de *Phyllotis darwini*: Factores estructurantes. Memoria Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U. de Chile, Fac. Ciencias Veterinarias y Pecuarias. 54 p.
31. **HANSKI, I.** 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*. 35: 210-221. (citado por: Cattán, P. 1992. Estructura comunitaria de helmintos parásitos de roedores simpátridos: papel de factores filogenéticos y ecológicos. Tesis Doctor en Ciencias. Santiago, Chile. U. de Chile, Fac. Ciencias. 91 p.).
32. **HOLMES, J. C.** 1973. Site selection by parasitic helminths: Interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Canadian Journal of Zoology*. 51: 333-347
33. **HOLMES, J. C.; PRICE, P. W.** 1986. Communities of parasite. In: Anderson, D. J.; Kikkawa, J. (Eds.). *Community ecology: Patterns and processes*. Blackwell scientific publications. Oxford. pp 187-213.
34. **IVES, A.** 1991. Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecological Monographs*. 61: 75-94.
35. **KAVALIERS, M.; COLWELL, D.** 1995. Odours of parasited males induce aversive response in female mice. *Animal Behavior*. 50: 1161-1169
36. **KENNEDY, C.; BUSH, A.; AHO, J.** 1986. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? *Parasitology* 93: 205-215 (citado por Sousa, W. 1994. Patterns and processes in communities of helminths parasites. *Trends in Ecology & Evolution*. 9: 52-57).
37. **KLEIN, S.** 2003. Parasite manipulation of the proximate mechanisms that mediate social behavior in vertebrates. *Physiology & Behavior*. 79: 441-449.

38. **KNUDSEN, R.; CURTIS, M.; KRISTOFFERSEN, R.** 2004. Aggregation of helminths: the role of feeding behavior of fish hosts. *The Journal of Parasitology*. 90: 1-7
39. **KREBS, C.** 1998. *Ecological Methodology*. Addison-Welsey Educational Publisher. 2nd ed. USA. 620 p.
40. **KURIS, A.; BLAUSTEIN, A.; ALIO, J.** 1980. Hosts as islands. *American Naturalist*. 116: 570-586.
41. **KURIS, A.** 1990. Guild structure of larval trematodes in molluscan hosts: prevalence, dominance and significance in competition. **In:** Esch, G.; Bush, A.; Aho, J. (Eds.). *Parasite communities: patterns and processes*. Chapman and Hall. Gran Bretaña. pp 69-100.
42. **LEWIS, J.** 1968. Studies on the helminth parasites of the long-tailed field mouse, *Apodemus sylvaticus sylvaticus* from Wales. *Journal of Zoology*. 154: 287-312 (Citado por Behnke, J. M.; Barnard, C. J.; Bajer, A.; Bray, D.; Dinmore, J.; Frake, K.; Osmond, J.; Race, T.; Sinski, E. 2001. Variation in the helminth community structure in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from three comparable localities in the Mazury Lake District region of Poland. *Parasitology*. 123: 401-414).
43. **LOGIUDICE, K.** 2003. Trophically transmitted parasites and the conservation of small populations: raccoon roundworm and the imperiled allegheny woodrat. *Conservation Biology*. 17: 258-266.
44. **MAC ARTHUR, R.; WILSON, E.** 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Princeton, NJ. (Citado por: Kuris, A.; Blaustein, A.; Alio, J. 1980. Hosts as islands. *American Naturalist*. 116: 570-586).
45. **MANN, G.** 1978. Los pequeños mamíferos de Chile (Marsupiales, quirópteros, edentados y roedores). Editorial Universitaria de Concepción. Concepción, Chile. 342 p.
46. **MAZZI, D.** 2004. Parasites make male pipefish careless. *Journal of Evolutionary Biology*. 17: 519-527.
47. **MITCHELL, C.; POWER, A.** 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*. 421: 625-627.
48. **MONJE, H.** 1993. Helminths intestinales de roedores octodontinos: patrones de asociación. Memoria Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U. de Chile, Fac. Ciencias Veterinarias y Pecuarias. 82p.
49. **MOORE, J.** 1984a. Altered behavior in intermediate hosts: an acanthocephalan parasite strategy. *The American Naturalist*. 123: 572-577.
50. **MOORE, J.** 1984b. Parasites that change the behavior of their host. *Scientific American*. 250: 108-115.

51. **MORAND, S.; POULIN, R.; RODHE, K.; HAYWARD, C.** 1999. Aggregation and species coexistence of ectoparasites of marine fishes. *International Journal for Parasitology*. 29: 663-672.
52. **MUÑOZ-PEDRERO, A.** 2000. Orden Rodentia. **In:** Muñoz-Pedrero, A.; Yáñez, J. (Eds.). *Mamíferos de Chile*. Editorial CEA. Chile. pp. 70-126.
53. **MUSSER, G.; CARLETON, M.** 1993. Order Rodentia. Wilson D. E. y Reeder D. M. (Eds.). *Mammal species of the world – a taxonomic and geographic reference*. 2nd ed. Smithsonian Institution Press. W. D. C., USA. pp. 501-756.
54. **NÚÑES, F.; CISTERNAS, P.** 1991. Roedores domésticos I. Caracterización morfológica conductual y sanitaria. *Monografías de Medicina Veterinaria*. 13: 55-64
55. **PIANKA, E.** 1982. *Ecología evolutiva*. Ediciones Omega. Barcelona, España. 365 p.
56. **PISANU, B.; CHAPUIS, J.; DURETTE-DESSET, M.** 2001. Helminths from introduced small mammals on Kerguelen, Crozet, and Amsterdam islands (Southern Indian ocean). *The Journal of Parasitol.* 87: 1205-1208
57. **POULIN, R.** 1995. Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs*. 63: 283-302.
58. **POULIN, R.; MORAND, S.** 2000. The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology*. 75: 277-293
59. **POZO, M.** 2003. Caracterización de las poblaciones de roedores en comunas de la Región Metropolitana. Memoria Título Médico Veterinario. Santiago, Chile. U. de Chile, Fac. Ciencias Veterinarias y Pecuarias. 78 p.
60. **RHODE, K.; HAYWARD, C.; HEAP, M.** 1995. Aspects of the ecology of metazoan ectoparasites of marine fishes. *International Journal for Parasitology*. 25: 945-970.
61. **RHODE, K.** 1997. The origins of parasitism in the platyhelminthes: an introduction. *International Journal for Parasitology*. 27: 677.
62. **RÓZSA, L.; RECZIGEL, J.; MAJOROS G.** 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *The Journal of Parasitology*. 86(2): 228-232.
63. **SCOTT, M.** 1988. The impact of infection and disease on animal populations: implication for conservation biology. *Conservation biology*. 2: 40-56.
64. **SIEGEL, S.** 1979. *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. 2^a Ed. Editorial Trillas. México. 1979. 346 p.
65. **SMITH, R.; SMITH, T.** 2001. *Ecología*. Pearson Educación S. A. Madrid, España. 664 p.

66. **SOULSBY, E.** 1987. Parasitología y enfermedades parasitarias en los animales domésticos. 7ª ed. Nueva Editorial Interamericana. Mexico. 823 p.
67. **SOUSA, W.** 1990. Spatial scale and the processes structuring a guild of larval trematode parasites. In: Esch, G.; Bush, A.; Aho, J. (Eds.). Parasite communities: patterns and processes. Chapman and Hall. Gran Bretaña. pp 41-67.
68. **SOUSA, W.** 1994. Patterns and processes in communities of helminths parasites. Trends in Ecology & Evolution. 9: 52-57.
69. **SPOTORNO, A.; PALMA, E.; VALLADARES, P.** 2000. Biología de roedores reservorios de hantavirus en Chile. Revista Chilena de Infectología. 17: 197-201.
70. **SPOTORNO, A.; WALKER, L.** 2000. Origen y evolución de los mamíferos de Chile. In: Muñoz-Pedreros, A.; Yáñez, J. (Eds.). Mamíferos de Chile. Editorial CEA. Chile. pp.217-227.
71. **SUTTON, C.** 1989. Catálogo preliminar de los helmintos parásitos de roedores neotropicales. Comisión de Investigaciones Científicas, Provincia de Buenos Aires. Monografía 12. 122p.
72. **THIENPONT, D.; ROCHETTE, F.; VANPARIJS, J.** 1979. Diagnosing helminthiasis through coprological examination. Janssen Research Foundation. Beerse, Belgium. 185p.
73. **THOMAS, F.; GUÉGAN, J.; MICHALAKIS, Y.; RENAUD, F.** 2000. Parasites and host life-history traits: implication for community ecology and species co-existence. 30: 669-674
74. **TIMI, J.; POULIN, R.** 2003. Parasite community structure within and across host population of a marine pelagic fish: how repeatable is? International Journal for Parasitology. 33: 1353-1362.
75. **TORCHIN, M.; LAFFERTY, K.; DOBSON, A.; MCKENZIE, V.; KURIS, A.** 2003. Introduced species and their missing parasites. Nature. 421: 628-630.
76. **WINDSOR, D.** 1990. Heavenly hosts. Nature. 348: 104
77. **WINDSOR, D.** 1995. Equal rights for parasites. Conservation Biology. 9: 1-2
78. **WINDSOR, D.** 1997. Stand up for parasites. Trends in Ecology & Evolution. 12: 32
79. **WINDSOR, D.** 1998. Most of species on Earth are parasites. International Journal for Parasitology. 28: 1939-1941
80. **ZELMER, D.** 1998. An evolutionary definition of parasitism. International Journal for Parasitology. 28: 531-533.