

UCH-FC  
MAG-EBE  
B362  
C.1

**ECOLOGÍA PARASITARIA DE DOS ESPECIES DE PEQUEÑOS  
MAMÍFEROS DE CHILE, *ABROTHRIX OLIVACEUS* (RODENTIA:  
CRICETIDAE) Y *THYLAMYS ELEGANS* (DIDELPHIMORPHIA:  
DIDELPHIDAE)**

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

**MAGÍSTER EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
CON MENCIÓN EN ECOLOGÍA Y BIOLOGÍA EVOLUTIVA**

Facultad de Ciencias

por

**ENRIQUE ALONSO BAZÁN LEÓN**

**MARZO 2011**

Director de tesis:

**RODRIGO A. VÁSQUEZ SALFATE**



**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE**

**INFORME DE APROBACIÓN  
TESIS DE MAGÍSTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato

**ENRIQUE ALONSO BAZÁN LEÓN**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el exámen de Defensa de Tesis rendido el día 26 de enero del 2011.

**Director de tesis:**

Dr. Rodrigo Vásquez



.....

**Comisión de evaluación de la tesis**

Dr. Mauricio Canals



.....



.....

Dr. Claudio Veloso





En memoria de Sandra González y Jonathan Salinas

Siempre en nuestros corazones



Agradezco a los integrantes del laboratorio de Ecología Terrestre (Universidad de Chile) quienes colaboraron de manera desinteresada en el trabajo de campo y laboratorio: Ilenia Lazzoni, Gabriela Soto, Cristobal Venegas, Rocío Pozo, Ivania Cotorás, Nasrim Butler, Yanina Poblete y Claudio Quilodrán, así como a Camila Holzapfel y Juan Monárdez del IEB. También agradecer al resto de compañeros del laboratorio que gracias a sus consejos, alegría y amistad me permiten crecer día a día: Paulina González, Silvina Ippi, Ronny Zuñiga, Wouter Van Dongen, Andrea Caiozzi, Javiera Lagos, Javiera Pantoja, Daniel Medina, Bernardita Cádiz, Gabriel Castaño, Verónica Quirici, Pablo Veas, Néstor González, María Olga Bargsted y Carolina Saavedra; al Dr. Elie Poulin y a los integrantes del laboratorio de Ecología Molecular (Universidad de Chile), quienes me apoyaron y ofrecieron un ambiente de trabajo grato para realizar parte de esta tesis; a los Drs. Alberto Guglielmone y Santiago Nava (INTA, Argentina), a la Dra. Marcela Lareschi y Lic. Juliana Sánchez (CEPAVE, Argentina) y al Dr. Daniel González-Acuña (Universidad de Concepción, Chile) por su colaboración en la identificación taxonómica de parásitos; a los Drs. Santiago Merino (Museo Nacional de Ciencias Naturales, España) y Javier Martínez (Universidad de Alcalá, España), quienes colaboraron con sus sugerencias para enriquecer el análisis de los datos. También quisiera agradecer de manera especial a mi tutor, el Dr. Rodrigo



Vásquez, quien confió en mi desde un principio, incluso antes de conocerme, y quien me dió la oportunidad de crecer como profesional y persona junto a él, y además, quien proporcionó los materiales, equipos e instalaciones necesarias para esta investigación. Agradezco a los jefes y administradores de la CONAF Atacama y Coquimbo, así como a los guardaparques de los Parques Nacionales Fray Jorge, Llanos del Challe y Pan de Azúcar quienes brindaron los permisos y apoyo logístico necesario. Quisiera agradecer también a la Fundación BBVA (proyecto BIOCON06/109), que financió mis estudios de maestría. Además agradecer al Instituto de Ecología y Biodiversidad (ICM-P05-002, PBF-23-CONICYT), al proyecto FONDECYT 1090794 (RAV), que junto a la Fundación BBVA cubrieron íntegramente el trabajo de campo, compra de materiales y estadías en el extranjero. Quisiera también agradecer a personas muy especiales como Carola, Angie, Grisel, Alicia, Nicolás, Pablo, Natalia, entre otros, quienes siempre me brindaron su apoyo, experiencia y alegría para seguir adelante. Además, agradecer a Paola, quien en poco tiempo se convirtió en una persona muy especial y me dió las fuerzas para concluir la etapa final de este proceso. Por último, quisiera agradecer en especial a mis padres y a toda mi familia, quienes siempre me dieron la mano y confiaron en todo momento en mí, incluso en los momentos más difíciles.

Gracias a todos, colegas, amigos y familiares.



## LISTA DE MATERIAS

Lista de Tablas	viii
Lista de Figuras	xii
Resumen	1
Abstract	2
Introducción general	3
<b>CAPITULO I. Riqueza de parásitos en dos especies de pequeños mamíferos de Chile, <i>Abrothrix olivaceus</i> y <i>Thylamys elegans</i>: distribución geográfica y nuevas asociaciones parásito-hospedero</b>	<b>7</b>
Resumen	8
Abstract	9
Introducción	10
Materiales y métodos	17
Resultados	30
Discusión	41
<b>CAPITULO II. Evaluando el parasitismo sesgado por sexo y masa corporal en <i>Thylamys elegans</i> y <i>Abrothrix olivaceus</i>: ¿Es la supremacía de las hembras frente al parasitismo una generalidad en mamíferos?</b>	<b>50</b>
Resumen	51

Abstract	52
Introducción	53
Materiales y métodos	56
Resultados	59
Discusión	67
Discusión general	73
Bibliografía	75
Apéndices	100



## LISTA DE TABLAS

### CAPITULO I

*Tabla 1.* Localidades de captura a lo largo de Chile. Se indican las coordenadas de las localidades evaluadas de norte a sur.

*Tabla 2.* Combinación de partidores (“forward” y “reverse”) con los respectivos genes codificantes, la temperatura de anillamiento que se usó en cada PCR, el grupo taxonómico que amplifica y la secuencia de cada partidor. Entre paréntesis se observa el número aproximado de pares de bases (pb) que amplifica cada pareja de partidores. Los códigos de las posiciones de bases mixtas son: **D** = G-A-T; **Y** = C-T.

*Tabla 3.* Promedios anuales de temperatura ambiente media (Tam), precipitaciones (P), índice de aridez de de Martonne (DMi) y sus varianzas ( $\sigma^2$ ), de las estaciones meteorológicas más cercanas a las localidades estudiadas.

*Tabla 4.* Número de días evaluados (n), número de individuos capturados (N) y abundancia relativa (AR) de las dos especies de hospedero estudiadas en cada localidad.

*Tabla 5.* Varianza de la masa corporal de los hospederos adultos entre localidades.

*Tabla 6.* Comparaciones múltiples a posteriori de la masa corporal de los individuos de *A. olivaceus* por pares de localidades (GL=93,00).

*Tabla 7.* Ubicación geográfica y hospederos de los parásitos colectados.

*Tabla 8.* Índices de riqueza (S) parasitaria, abundancia media (AM) de ectoparásitos y prevalencia (P%) parasitaria de *Abrothrix olivaceus* (Ao) y *Thylamys elegans* (Te) en cada una de las localidades estudiadas.

*Tabla 9.* Comparación múltiple de la riqueza de parásitos sanguíneos de *A. olivaceus* por localidad (Prueba Kruskal-Wallis:  $H(4, N = 112) = 37,96921$ ;  $p < 0,001$ ).

*Tabla 10.* Comparación múltiple de la riqueza de ectoparásitos de *A. olivaceus* por localidad (Prueba Kruskal-Wallis:  $H(4, N = 112) = 28,63680$ ;  $p < 0,001$ ).

*Tabla 11.* Comparación múltiple de la riqueza total de parásitos de *A. olivaceus* por localidad (Prueba Kruskal-Wallis:  $H(4, N = 112) = 52,76741$ ;  $p < 0,001$ ).

*Tabla 12.* Comparación múltiple de la abundancia de ectoparásitos de *A. olivaceus* por localidad (Prueba Kruskal-Wallis:  $H(4, N = 112) = 45,95199$ ;  $p < 0,001$ ).

*Tabla 13.* Comparación múltiple de la riqueza total (S) de parásitos de *T. elegans* por localidad (Prueba Kruskal-Wallis:  $H(2, N = 52) = 6,309665$ ;  $p = 0,042$ ).

*Tabla 14.* Especies y número de ectoparásitos infectados con parásitos sanguíneos en los hospederos *A. olivaceus* y *T. elegans*.

*Apendice 1.* Correlación entre la abundancia relativa y la masa corporal de *A. olivaceus*, el promedio y varianza ( $\sigma^2$ ) de la temperatura ambiente media (Tam), las precipitaciones (P), el índice de aridez de de Martonne (DMi) y el gradiente latitudinal (medido en UTM) de las localidades donde se capturó *A. olivaceus*, con el índice de riqueza (S) y prevalencia (P%) parasitaria y la abundancia media (AM) de ectoparásitos. La probabilidad de encontrar sólo por azar 19 pruebas estadísticamente significativas (con  $p = 0,037$ ) de 168 (calculado a través del proceso de Bernoulli: Moran 2003) es  $p \gg 0,05$ .

*Apendice 2.* Correlación entre la abundancia relativa y la masa corporal de *T. elegans*, el promedio y varianza ( $\sigma^2$ ) de la temperatura ambiente media (Tam), las precipitaciones (P), el índice de aridez de de Martonne (DMi) y el gradiente latitudinal (medido en UTM) de las localidades donde se capturó *T. elegans*, con el índice de riqueza (S) y prevalencia (P%) parasitaria y la abundancia media (AM) de ectoparásitos.

## **CAPITULO II**

*Tabla 1.* Diferencias de la masa corporal de los hospederos y grosor de la cola de los individuos de *T. elegans* entre las localidades.

*Tabla 2.* Diferencias de la carga de ectoparásitos y la presencia/ausencia de parásitos sanguíneos de los hospederos entre las localidades.

*Tabla 3.* Diferencias de la carga de ectoparásitos entre el sexo de los hospederos.

*Tabla 4.* Diferencias de la masa corporal entre el sexo, la presencia/ausencia de parásitos sanguíneos y la carga de ectoparásitos de los individuos de *A. olivaceus* del P.N Fray Jorge.

*Tabla 5.* Diferencias de la masa corporal entre el sexo, la presencia/ausencia de parásitos sanguíneos y la carga de ectoparásitos de los individuos de *T. elegans*.

*Tabla 6.* Diferencias de la reserva de lípidos entre el sexo, los parásitos sanguíneos y la carga de ectoparásitos de los individuos de *T. elegans*.

## LISTA DE FIGURAS

### CAPITULO I

*Figura 1.* Localidades estudiadas a lo largo de Chile.

*Figura 2.* Indices de riqueza (S) y abundancia media (AM) parasitaria en *A. olivaceus* por localidad (RL = desembocadura del río Loa, PNPA = P.N. Pan de Azúcar, PNLLCH = P.N. Llanos del Challe, PNFJ = P.N. Fray Jorge, DI = Dichato). Valores corresponden a medias  $\pm$  EE.

*Figura 3.* Indices de riqueza (S) y abundancia media (AM) parasitaria en *T. elegans* por localidad (PNLLCH = P.N. Llanos del Challe, PNFJ = P.N. Fray Jorge, QLP = Quebrada de La Plata). Valores corresponden a medias  $\pm$  EE.

### CAPITULO II

*Figura 1.* Carga de ectoparásitos en individuos de *T. elegans* de ambos sexos (Datos muestran medias, percentiles 25% y 75%, n = 15).

*Figura 2.* Masa corporal en individuos de ambos sexos de *A. olivaceus* en el P.N. Fray Jorge (Datos muestran medias  $\pm$  1 EE, n = 10).

*Figura 3.* Masa corporal en individuos de *A. olivaceus* en ausencia y presencia de parásitos sanguíneos en el P.N. Fray Jorge (Datos muestran medias  $\pm$  1 EE, n = 10).

*Figura 4.* Masa corporal en individuos de ambos sexos de *T. elegans* de la localidad Quebrada de la Plata (Datos muestran medias  $\pm$  1 EE, n = 26).

*Figura 5.* Masa corporal en individuos de ambos sexos de *T. elegans* para todas las localidades juntas (Datos muestran medias  $\pm$  1 EE, n = 44).

*Figura 6.* Grosor de la cola de los individuos de *T. elegans* en ausencia y presencia de parásitos sanguíneos (Datos muestran medias  $\pm$  1 EE, n = 44).

## RESUMEN

Los patrones de distribución geográfica de parásitos en hospederos vertebrados a larga escala han sido poco estudiados y aún son desconocidos. En el presente estudio, evalué la riqueza de parásitos en diferentes poblaciones de *Abrothrix olivaceus* (Rodentia, Cricetidae) y *Thylamys elegans* (Didelphimorphia, Didelphidae) en un gradiente latitudinal dentro de su rango de distribución en Chile, en relación a diferentes variables ambientales y características propias de los hospederos. No se observó el patrón de distribución de especies de parásitos en un gradiente latitudinal en las dos especies de hospederos evaluadas. Se reportan 10 nuevas asociaciones parásito/hospedero, y se reporta la extensión de los rangos de distribución en Chile de algunas especies de ectoparásitos. Además, se describen 6 nuevas asociaciones parásito/vector para 2 especies de parásitos sanguíneos. Por otro lado, se evaluó si existe una relación entre parasitismo y la masa corporal de los hospederos, y si este se ve sesgado por el sexo de los hospederos en ambas especies de mamíferos. No se observó ninguna relación entre el parasitismo y la masa corporal de las dos especies de hospederos. Por otro lado, el parasitismo fue mayor en hembras de ambas especies de hospederos, rechazando la hipótesis del parasitismo sesgado por machos y masa corporal.

## ABSTRACT

The geographical distribution patterns of parasites in a large scale have been little studied and are unknown. In the present study, I evaluated parasite richness in different populations of *Abrothrix olivaceus* (Rodentia, Cricetidae) and *Thylamys elegans* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a latitudinal gradient within their distributional ranges in Chile, in relation to different environmental factors and host characteristics. There was no pattern of distribution of species of parasites in the two host species tested. Ten new parasite-host associations are described, and we report the extension of distributional ranges within Chile of several ectoparasite species. Moreover, six new biological cycles for 2 species of parasites are described. Furthermore, we assessed whether parasitism has negative effects on the body size of hosts, and if this is biased by the sex of the hosts in both studied mammalian species. There was no relationship between parasitism and the body size in the two host species. On the other hand, parasitism was higher in females of both host species, rejecting the male-biased parasitism and body size hypothesis.

## INTRODUCCION GENERAL

La variación de la diversidad de especies en relación al gradiente latitudinal ha sido ampliamente estudiada desde los años 50 (véase Willig y col. 2003). Muchos estudios convergen en que la diversidad en los trópicos es mayor comparada con ambientes de alta latitud (Pianka, 1966; Stevens, 1989; Willig y Sandlin, 1991; Rosenzweig, 1995; Gaston, 1996; Brown y Lomolino, 1998; Nunn y col. 2005; Lindenfors y col. 2007; Merino y col. 2008a). El gradiente latitudinal de diversidad es dependiente de una serie de factores abióticos (e.g., temperatura, precipitaciones, entre otros), los cuales pueden afectar la distribución y estructura poblacional de las especies en tiempo ecológico y/o evolutivo (véase Willig y col. 2003). Se han propuesto más de treinta hipótesis que engloban estos factores y que están asociadas al gradiente latitudinal de diversidad de especies. Algunos estudios han criticado fuertemente estas hipótesis, sugiriendo que este patrón de biodiversidad no es una regla universal para todos los organismos vivos (e.g., Rohde, 1992; Currie, 1991; Chown y col. 2004). Sin embargo, estos estudios críticos sólo constituyen aproximadamente el 10% de los casos (véase Willig y col. 2003).

La temperatura ambiente, la cual incrementa hacia latitudes menores, sería una variable importante en la mayoría de las explicaciones propuestas (Willig y col. 2003), y podría determinar el patrón de diversidad de especies. Se propone que sería más costoso energéticamente vivir en regiones de alta latitud porque presentan ambientes con baja

temperatura que afectarían las respuestas fisiológicas de los organismos, a diferencia de los que habitan en regiones de baja latitud (Turner y col. 1987; Currie, 1991). Por otra parte, la humedad ambiental, variable relacionado positivamente con las precipitaciones (di Castri y Hajek, 1976), aumenta hacia los trópicos. Sin embargo, dada la ubicación geográfica de Chile, limitada por la diagonal árida al norte de Chile y por las intensas precipitaciones de los ecosistemas templados del sur (Armesto y col. 1996), se observa que la humedad ambiental incrementa hacia regiones de mayor latitud (di Castri y Hajek, 1976). Esta variable debe ser considerado en estudios relacionados a la riqueza de ectoparásitos, ya que éstos se ven influenciados directamente por la humedad ambiental (Grullan y Cranston, 2005; Canals y Cattán, 2008; Moreno, 2010). De igual manera, la productividad primaria, que incrementa hacia regiones de baja latitud (Willig y col. 2003), aunque en Chile se observa un fenómeno inverso (Armesto y col. 1996; Cavieres y Sabat, 2008), también ha sido relacionada con un incremento en la riqueza, abundancia, prevalencia y carga parasitaria (Møller, 1998; Poulin y Morand, 2004; Nunn y col. 2005; Lindenfors y col. 2007; Salkeld y col. 2008).

Algunos autores, en estudios que comparan hospederos pertenecientes a diferentes taxa, sugieren que otras variables como el rango geográfico, la masa corporal, la conducta y la dieta de cada especie hospedera son fundamentales en la variación de riqueza de parásitos (Cattán, 1992; Poulin y Morand, 2004; Lindenfors y col. 2007). Aparentemente, un trabajo realizado por Moreno (2010) sería el único estudio que comparó la riqueza de parásitos en hospederos de una misma especie (*Milvago chimango*) a lo largo de un gradiente latitudinal, evaluando la influencia de distintas variables ambientales en diferentes poblaciones de hospederos.

Los parásitos representan una fuente importante de mortalidad en poblaciones naturales (Degen, 2008). Los parásitos tienen efectos negativos sobre rasgos de historia de vida, sobrevivencia y reproducción de sus hospederos (Moller, 1997; Merino y col. 2000; Fitze y col. 2004), lo que tiene fuertes consecuencias ecológicas y evolutivas (Anderson y May, 1991). Aunque el sistema inmune de los hospederos está diseñado para minimizar el efecto de los parásitos, la energía que se destina hacia las funciones inmunológicas reduce la energía disponible para otros procesos, como el crecimiento y la reproducción (Sheldon y Verhulst, 1996; Derting y Compton, 2003). Dadas las diferencias fisiológicas y conductuales entre hembras y machos dentro de una misma especie (Addis, 1946), los procesos a los cuales se destina la energía son diferentes, y frente a ello, la existencia de dimorfismo sexual mediado por parasitismo es evidente. La mayoría de estudios propone una supremacía de las hembras sobre los machos frente al parasitismo en vertebrados, es decir, que las hembras al interior de una especie serían menos susceptibles a ser parasitadas (Addis, 1946; Schalk y Forbes, 1997; Moore y Wilson, 2002; Brei y Fish, 2003; Wilson y col. 2003; Morand y col. 2004). Sin embargo, diversas recomendaciones se han planteado para no generalizar estas hipótesis (véase Morales-Montor y col. 2004).

La presente tesis parece ser el primer estudio que evalúa la distribución de las especies de parásitos a una escala regional, en relación a un amplio número de variables ambientales y algunas características intrínsecas de una misma especie de hospedero mamífero (estudiándose dos especies de pequeños mamíferos, cada una por separado; el roedor *Abrothrix olivaceus* y el marsupial *Thylamys elegans*). Además, se pone a prueba

la hipótesis de supremacía de las hembras sobre los machos frente al parasitismo, en las dos especies de pequeños mamíferos estudiados.

## **CAPITULO I**

**Riqueza de parásitos en dos especies de pequeños mamíferos de Chile,**

***Abrothrix olivaceus* y *Thylamys elegans*: distribución geográfica y**

**nuevas asociaciones parásito-hospedero**

## RESUMEN

La diversidad de parásitos en vertebrados incrementa desde regiones polares (altas latitudes) hacia regiones ecuatoriales (bajas latitudes). Algunas explicaciones para este patrón de diversidad en parásitos podrían ser la variación de la temperatura ambiente, la humedad ambiental y la productividad primaria, las cuales provocan una diferencia considerable en la estabilidad climática y características del hábitat entre regiones de baja y alta latitud. La mayoría de parásitos son más sensibles a los climas cambiantes y fríos de altas latitudes, provocando una disminución en su abundancia y riqueza. En el presente estudio se comparó la riqueza de ectoparásitos y parásitos sanguíneos en poblaciones de *Abrothrix olivaceus* (Rodentia, Cricetidae) y *Thylamys elegans* (Didelphimorphia, Didelphidae) en un gradiente latitudinal dentro de su rango de distribución en Chile. Se observó un patrón de distribución de especies de ectoparásitos y parásitos sanguíneos distinto al gradiente esperado en las dos especies de hospederos evaluadas. Además, se reportan por primera vez 10 asociaciones parásito/hospedero, mientras que 5 especies de ectoparásitos extienden su rango de distribución en Chile. Finalmente, se mencionan 6 nuevas asociaciones parásito/vector para 2 especies de parásitos sanguíneos, incluyendo sus hospederos intermediarios y definitivos.

## ABSTRACT

Parasite diversity in vertebrates increases from polar regions (high latitudes) to equatorial regions (low latitudes). Some explanations for this pattern of diversity in parasites include the variation of environmental temperature, relative humidity and/or primary productivity, which cause important differences in the climate stability and habitat characteristics between regions with different latitudes. Most parasites are more sensitive to changing climates and to cold characteristic of high latitudes, causing a decrease in its abundance and richness. The present study compared the richness of ectoparasites and blood parasites in different populations of *Abrothrix olivaceus* (Rodentia, Cricetidae) and *Thylamys elegans* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a latitudinal gradient within its distribution range in Chile. We observed no pattern latitudinal distribution in ectoparasites or in blood parasites species in the two host species studied. In addition, 10 associations parasite/host are reported for the first time, while 5 ectoparasites species extending their distributional range in Chile. Finally, 5 new biological cycles for two parasites species are described, including intermediate and definitive hosts.

## INTRODUCCION

Una de las hipótesis más estudiadas y que pretende explicar el gradiente latitudinal de diversidad de especies, es la *hipótesis de energía ambiental* (HEA) (véase Willig y col. 2003). Esta hipótesis considera la respuesta fisiológica de los organismos a la temperatura, la cual se ve afectada por un ambiente físico cambiante provocado por un ingreso variable de energía solar dependiente de la latitud. Según la HEA, sería más costoso fisiológicamente vivir en regiones de alta latitud porque presentan ambientes más variables y estacionales que aquellas regiones de baja latitud (Currie y Paquin, 1987; Turner y col. 1987; Currie, 1991). Así, la temperatura ambiente, la cual incrementa hacia bajas latitudes, sería un factor importante en la mayoría de las explicaciones propuestas para explicar el gradiente latitudinal de diversidad de especies (véase Willig y col. 2003). Otro factor importante que explica el patrón de diversidad de especies es la productividad primaria (Robinson, 1966), la cual incrementa hacia regiones de baja latitud. Sin embargo, en Chile se observa que el gradiente de productividad incrementa hacia regiones de mayor latitud (Armesto y col. 1996; Cavieres y Sabat, 2008; Bozinovic y col. 2009). Esto se explica por la ubicación geográfica de Chile, limitada por la diagonal árida al norte, con gran influencia de la corriente fría de Humbolt, y por las abundantes precipitaciones de los ecosistemas

templados del sur, por lo cual se observa un marcado patrón de incremento de las precipitaciones hacia regiones de mayor latitud (di Castri y Hajek, 1976).

Dada su condición de organismos ectotermos, los parásitos experimentan elevados costos fisiológicos por vivir en regiones de baja temperatura (Randall y col. 1997), lo cual puede influir sobre el desarrollo de sus estadios tempranos y por lo tanto, sobre su sobrevivencia y abundancia (Rossanigo y Gruner, 1994; Simková y col. 2001; Masler y col. 2008). Algunos estudios han demostrado que la riqueza de parásitos en primates y diferentes taxa de mamíferos carnívoros (excluyendo a los marsupiales) disminuye hacia altas latitudes (Nunn y col. 2005; Lindenfors y col. 2007). El mismo patrón se ha observado en un estudio de prevalencia de parásitos sanguíneos en aves passeriformes realizado en Chile (Merino y col. 2008a). Por otro lado, se ha demostrado que la riqueza, abundancia, prevalencia y carga parasitaria aumentan hacia zonas de mayor productividad primaria (Møller, 1998; Poulin y Morand, 2004; Nunn y col. 2005; Lindenfors y col. 2007; Salkeld y col. 2008). Esto se debe a que una alta producción de recursos se refleja en un incremento de la abundancia de sus hospederos (Pianka, 1966), por lo tanto, un incremento del “recurso” de los parásitos (i.e., los hospederos), modulará su estructura comunitaria (Price, 1990). Así mismo, un alto porcentaje de humedad en el aire (relacionado positivamente con las precipitaciones) favorece el incremento de la actividad de garrapatas (Hubálek y col. 2003), ovoposición de pulgas (véase Canals y Cattán, 2008) y la riqueza, prevalencia y abundancia de ácaros, garrapatas, piojos y mosquitos (Merino y Potti, 1996; Mullens y col. 2005; Moreno, 2010).

Aunque el gradiente de temperatura en Chile sigue el patrón latitudinal universal de disminución a mayor latitud, la producción primaria y humedad ambiental no siguen el mismo patrón. Debido a que en Chile la diversidad aumenta de norte a sur en un rango latitudinal amplio, este fenómeno inverso en el tradicional gradiente latitudinal relacionado a los patrones de producción primaria y humedad (e.g., di Castri y Hajek, 1976), no muestran una correlación negativa con el patrón latitudinal de diversidad de especies, como es lo tradicionalmente observado en otros continentes (Luebert y Pliscoff, 2006). Esta particularidad muestra un panorama interesante para estudiar el gradiente latitudinal de diversidad de especies. Moreno (2010) propone que la humedad ambiental está relacionada positivamente con la riqueza, abundancia y prevalencia de ectoparásitos en *Milvago chimango* en la zona centro-sur de Chile, sugiriendo que esta variable determina la estructura comunitaria de parásitos en esta especie de hospedador. Sin embargo, aparentemente, este trabajo representaría el único estudio que relaciona variables ambientales con la riqueza de parásitos en Chile.

Los parásitos se pueden dividir en dos grandes grupos: microparásitos y macroparásitos. Los microparásitos son principalmente organismos unicelulares, como los virus, bacterias y protozoos. Por lo general, estos organismos están asociados a enfermedades infecciosas, que pueden ser transmitidas de manera directa o indirecta (i.e., a través de hospederos intermediarios o vectores). Los macroparásitos son parásitos metazoos más grandes, como algunos helmintos endoparásitos (gusanos) y los artrópodos ectoparásitos (Morand y col. 2006). En los ectoparásitos artrópodos, se pueden distinguir aquellos que se alimentan de la sangre de su hospedero (es decir, son parásitos hematófagos), entre los que se destacan los órdenes Siphonaptera (pulgas),

Phthiraptera (piojos), Díptera (moquitos) y Hemíptera (chinchas, ejem. Vinchuca), dentro de la clase Insecta, y Acariformes (ácaros) y Parasitiformes (garrapatas), dentro de la clase Arácnida. Debido a la dieta hematófaga, estos ectoparásitos pueden causar diferentes enfermedades y/o transmitir agentes patógenos. Por ejemplo, muchas especies de garrapatas pueden causar algunas enfermedades en sus hospederos, como dermatosis, envenenamiento, otoacariasis e incluso pueden transmitir toxinas que causan parálisis (Guglielmone y col. 2003), a la vez que muchas de las especies de hospederos se comportan como vectores de diferentes enfermedades infecciosas (Hoogstraal, 1985; Warner y col. 2002; Sangioni y col. 2005). Así mismo, las pulgas también son ectoparásitos hematófagos de muchos hospederos vertebrados (Fredes, 2008), y considerando su gran potencial como vector, pueden transmitir diversas enfermedades infecciosas en aves, pequeños mamíferos y otras especies de mamíferos más grandes, incluyendo a los seres humanos (Ruiz del Río, 1938; Macchiavello, 1948, 1954).

Los pequeños mamíferos representan uno de los grupos más parasitados por pulgas y garrapatas (e.g., Krasnov y col. 2008; Alarcón, 2000, 2003; Guglielmone y col. 2003, González-Acuña, 2008). Varias especies de pulgas y garrapatas han sido identificadas en mamíferos de Chile (Lahille, 1916; Kohls, 1969; Keirans y col. 1976; Alarcón 2000, 2003). Sin embargo, se desconoce si algunas de estas especies se comportan como vectores de parásitos sanguíneos que infectan pequeños mamíferos.

*Abrothrix olivaceus* (Waterhouse, 1837), considerado un miembro del género *Chroeomys* por Nowak (1999), es un pequeño roedor de hábitos nocturnos que se distribuye desde el límite con Perú al norte hasta Tierra del Fuego en el sur, y en el sureste de Argentina (provincia de Neuquén, Río Negro y Chubut), aproximadamente

desde los 18° S hasta los 47° S (Muñoz-Pedreros y Yáñez, 2000; Iriarte, 2008). Existen registros de *A. olivaceus* que lo identifican como hospedero de *Trypanosoma cruzi*, agente etiológico de la enfermedad de Chagas (Rozas y col. 2005, 2007). Algunos ectoparásitos, mayoritariamente pulgas (véase Alarcón, 2000, 2003) y en menor grado algunas especies de garrapatas (véase González-Acuña y Guglielmone, 2005), fueron descritas para esta especie, algunos de los cuales podrían ser vectores de parásitos sanguíneos.

*Thylamys elegans* (Waterhouse, 1838) es un marsupial endémico de las costas del Pacífico de Chile y Perú (Muñoz-Pedreros, 1992), aunque se propone que las poblaciones en Perú constituyen una especie diferente (Meynard y col. 2002). Este pequeño marsupial nocturno habita en áreas de matorral semi-árido y mediterráneo y en zonas áridas (Muñoz-Pedreros y Yáñez, 2000), con poblaciones que se distribuyen en Chile desde la II región de Antofagasta, específicamente en la desembocadura del Río Loa (E. Palma, com. per.), hasta la VIII región del Bío-Bío, en la localidad de Burca (Muñoz-Pedreros, 1992), ubicados geográficamente entre los 21°25' S, 70°02' O y 36°32' S, 72°55' O, respectivamente. *Thylamys elegans* es considerado hospedero de algunos parásitos sanguíneos, como *Trypanosoma cruzi* (Rozas y col. 2005, 2007), y *Sarcocystis* sp. (Merino y col. 2008b), sin embargo, se desconoce el vector para este último parásito. Por otro lado, algunos ectoparásitos, como pulgas y garrapatas han sido descritas para diferentes especies de *Thylamys* y otros marsupiales sudamericanos (véase Barros-Battesti y col. 2000; González-Acuña y Guglielmone, 2005; Lareschi y col. 2007; Marin-Vial y col. 2007).

Aparentemente no existen estudios enfocados en evaluar si la temperatura ambiente, la humedad relativa y la productividad primaria son una posible explicación del patrón de diversidad de parásitos en hospederos mamíferos, sin embargo, estas variables podrían ser factores abióticos limitantes de la diversidad de parásitos. Los parásitos externos al ser ectotermos tienen, mayoritariamente, baja tolerancia a los ambientes fríos que se observan a altas latitudes, por lo que se esperaría que la riqueza de ectoparásitos en poblaciones de *Thylamys elegans* y *Abrothrix olivaceus* esté relacionada negativamente con el gradiente latitudinal norte-sur, y a su vez, al ser potenciales vectores de parásitos sanguíneos, estos últimos también se vean afectados en términos de riqueza. En contraste, los ectoparásitos también se ven favorecidos por altas condiciones de humedad ambiental que se observan a mayor latitud, por lo que podría esperarse que la riqueza de ectoparásitos en las poblaciones chilenas de *Thylamys elegans* y *Abrothrix olivaceus* esté relacionada positivamente con el gradiente latitudinal norte-sur, y a su vez se esperaría que los parásitos sanguíneos sigan el mismo patrón que los ectoparásitos. De igual manera, el incremento de la productividad primaria en Chile hacia regiones de mayor latitud podría tener un efecto positivo en la abundancia de los recursos, por lo tanto, se esperaría que la riqueza de ectoparásitos y parásitos sanguíneos en poblaciones de *Thylamys elegans* y *Abrothrix olivaceus* esté relacionada positivamente con el gradiente latitudinal norte-sur.

El presente trabajo parece ser el primer estudio orientado a evaluar la riqueza de ectoparásitos y parásitos sanguíneos, y la influencia de los factores ambientales mencionados sobre una misma especie de hospedero mamífero (estudiándose dos especies de pequeños mamíferos, cada una por separado, el roedor *Abrothrix olivaceus* y

el marsupial *Thylamys elegans*), considerando una amplia porción de su distribución geográfica, la cual abarca más de 1.600 km en sentido norte-sur, es decir, aproximadamente 15° de rango latitudinal. Además, se espera caracterizar la comunidad de parásitos sanguíneos y ectoparásitos de estas dos especies de hospedero en la zona norte y centro de Chile, y la relación de los ectoparásitos como potenciales vectores de parásitos sanguíneos.

## MATERIALES Y METODOS

### Área de estudio

Durante los meses de enero, febrero y marzo del 2009 fueron evaluadas seis localidades dentro del rango de distribución geográfica de las especies *Thylamys elegans* y *Abrothrix olivaceus* en Chile. El muestreo se realizó de norte a sur en las siguientes localidades:

- i) Desembocadura del Río Loa, ubicada en la II región de Antofagasta, dentro de la formación vegetal desierto absoluto (según nomenclatura de Luebert y Plissock, 2006). Esta zona se caracteriza por ser el único estuario de la región con presencia de algunos humedales pequeños que rodean al río y presencia de escasos parches de vegetación arbustiva (Tabla 1, figura 1) (Dirección General de Aguas, 2004; Luebert y Plissock, 2006).
- ii) Parque Nacional (P.N.) Pan de Azúcar, ubicado en el límite de la II y III región de Antofagasta y Atacama, respectivamente, pertenece a la formación vegetal matorral desértico (*sensu* Luebert y Plissock, 2006). En esta localidad se destacan dos zonas vegetativas diferentes, una de ellas obedece a la típica vegetación de las zonas áridas, donde destacan las cactáceas, y la segunda zona obedece a los sectores cercanos a la costa, donde existe mayor diversidad de vegetación

- arbustiva, debido a la presencia de la neblina costera (Tabla 1, figura 1) (CONAF, 2002; Luebert y Plissock, 2006).
- iii) Parque Nacional (P.N.) Llanos del Challe, en la III Región de Atacama. El clima corresponde al desierto costero con nubosidad abundante, responsable de la cubierta vegetal, principalmente, de carácter xerófilo (Tabla 1, figura 1) (CONAF, 1997; Luebert y Plissock, 2006).
  - iv) Parque Nacional (P.N.) Fray Jorge, en la IV Región de Coquimbo. Ubicado dentro de la formación vegetal matorral desértico (*sensu* Luebert y Plissock, 2006), presenta una zona vegetal característica de matorral costero, y una zona particular caracterizada por un remanente del Bosque húmedo pluvial Valdiviano (Tabla 1, figura 1) (CONAF, 1998; Luebert y Plissock, 2006).
  - v) Quebrada de La Plata, en la Región Metropolitana. Ubicada dentro de la formación vegetal matorral esclerófilo, que corresponde a la zona de matorrales arborescentes esclerófilos (Tabla 1, figura 1) (Luebert y Plissock, 2006).
  - vi) Dichato, localidad ubicada en la VIII Región del Bío-Bío. Aunque se encuentra dentro de la formación vegetal del bosque esclerófilo-caducifolio, la intensa deforestación del bosque nativo muestra un paisaje prácticamente cubierto de plantaciones de pino (*Pinus* spp.) (Tabla 1, figura 1) (Luebert y Plissock, 2006).

*Tabla 1.* Localidades de captura a lo largo de Chile. Se indican las coordenadas de las localidades evaluadas de norte a sur.

<b>Localidad</b>	<b>Latitud - Longitud</b>	<b>Posición UTM</b>
Desembocadura del Río Loa	21°25'31.83" S 70°02'34.97" W	19 K 391903 7630400
P.N. Pan de Azúcar	26°09'39.29" S 70°40'08.51" W	19 J 333181 7105424
P.N. Llanos del Challe	28°11'07.31" S 71°09'11.08" W	19 J 288909 6880577
P.N. Fray Jorge	30°39'49.81" S 71°39'27.80" W	19 J 245348 6604639
Quebrada de La Plata	33°29'41.79" S 70°53'51.29" W	19 H 323720 6292230
Dichato	36°31'26.03" S 72°54'53.53" W	18 H 686689 5955919

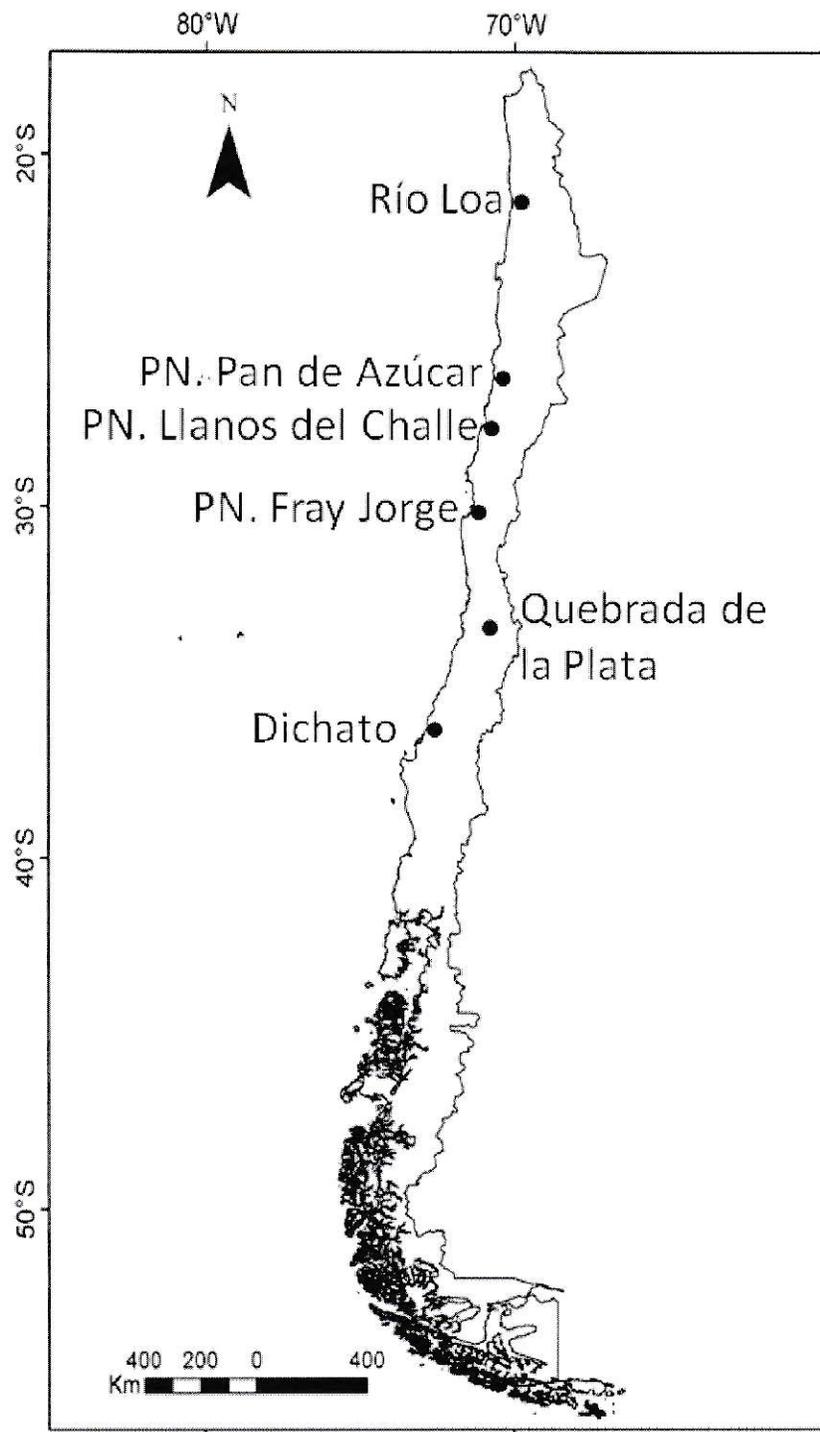


Figura 1. Localidades estudiadas a lo largo de Chile.

### Toma de muestras

En cada localidad se construyeron siete transectos ubicados de forma paralela y separados cada 50 metros. Cada transecto tuvo 25 estaciones de captura separadas cada 10 metros de distancia. En cada estación se instaló una versión modificada de trampa plegable para captura viva tipo Sherman (8 x 9 x 22 cm), las cuales fueron colocadas sobre el suelo, sumando un total 175 trampas por noche. El cebo usado consistió en una mezcla de avena, atún y plátano, con el fin de atraer tanto a marsupiales (omnívoros) como a roedores (herbívoros). Las trampas fueron revisadas y cerradas al amanecer de cada día de colecta y activadas con cebo fresco durante la tarde para minimizar el consumo de este por insectos.

Los mamíferos capturados fueron medidos, pesados, sexados y marcados con un crotal metálico numerado siguiendo los protocolos convencionales descritos en Díaz y col. (1998). Para una mejor manipulación y así causar el menor impacto sobre los individuos capturados, estos fueron anestesiados por unos segundos usando el anestésico inhalatorio ISOFLURANO al 100%. Posteriormente, de cada individuo se tomaron muestras de sangre (50µl) por punción retro-orbital, usando un capilar de 75µl (véase van Herck y col. 2001). De la sangre extraída, se depositó un volumen aproximado de 40µl en tarjetas FTA, diseñadas especialmente para almacenar y conservar el DNA proveniente de diferentes tejidos para análisis moleculares. El resto de la sangre obtenida, se usó para realizar un frotis de capa fina con portaobjeto, el cual se dejó secar al aire libre durante 3 minutos para luego ser fijado con etanol absoluto y teñido con

solución Giemsa (1/10v/v) por 45 minutos en la zona de estudio siguiendo el protocolo descrito en Merino y col. (2008b). Estos frotis fueron almacenados para futuros análisis morfológicos de probables parásitos sanguíneos presentes en la sangre del hospedero.

Una vez recuperados los individuos de la anestesia, se procedió a coleccionar los ectoparásitos presentes. Para ello, cada individuo capturado se colocó dentro de una caja plástica y fueron cepillados con alcohol al 70%, con el fin de adormecer a los ectoparásitos y facilitar su colecta. Usando una pinza fina, se coleccionaron todos los ectoparásitos que cayeron dentro de la caja y aquellos que aun se encontraban sobre el cuerpo del hospedero. Con el fin de homogenizar la recolección de ectoparásitos en términos de abundancia, este proceso fue cronometrado por 5 minutos para cada hospedero. Todos los ectoparásitos coleccionados de un mismo hospedero fueron colocados en un tubo Eppendorf de 1,5 ml durante 36 horas para así esperar que la digestión de sangre dentro del ectoparásito finalice (Schall y Smith, 2006) y de esa manera asegurar que cualquier parásito sanguíneo identificado dentro del ectoparásito no provenga de la sangre de algún hospedero infectado. Posteriormente, se agregó 1 ml de alcohol al 70% para su conservación (Beveridge y col. 1985). Todos los individuos de *A. olivaceus* y *T. elegans* fueron liberados en el mismo lugar de captura y manipulación.

#### Identificación taxonómica

La identificación taxonómica de los pequeños mamíferos se realizó usando las guías y libros de mamíferos de Chile (Muños-Pedrerros y Yañez, 2000, 2009; Iriarte, 2008).

Por otro lado, la identificación taxonómica de los ectoparásitos se realizó en colaboración con diferentes investigadores taxónomos expertos (véase más adelante). Aquellos ejemplares pertenecientes a los ordenes Siphonaptera (pulgas) y Acariformes (ácaros) fueron aclarados con KOH y montadas sobre láminas portaobjetos para su posterior identificación morfológica siguiendo los protocolos y claves convencionales descritos en Hopkins y Rothschild (1956), Johnson (1957), Smit (1987) y Linardi y Guimaraes (2000). Un grupo de ácaros pertenecientes a la familia Laelapidae que no pudieron ser identificados fueron denominados Sp1, otro grupo de la familia Macronyssidae tampoco identificado se denominó Sp2 y finalmente un amplio número de ejemplares de ácaros no identificados se denominó Sp3. Este proceso se realizó en el Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CCT La Plata – CONICET - UNLP), Argentina, en colaboración con la Dra. Marcela Lareschi. Por otro lado, los ejemplares pertenecientes al orden Parasitiforme (garrapatas) fueron identificadas morfológicamente usando una lupa estereoscópica y luego preparadas para ser observadas en un Microscopio de Escaneo Electrónico (SEM) siguiendo el protocolo de Corwin y col. (1979). Esta etapa se realizó en colaboración con el Dr. Santiago Nava y el Dr. Alberto Guglielmone en la Estación Experimental Agropecuarias Rafaela, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA, Argentina). Finalmente, los individuos del orden Phthiraptera (piojos) fueron montados en bálsamo de Canadá siguiendo las técnicas descritas por Palma (1978). Este proceso se realizó en colaboración con el Dr. Daniel González-Acuña de la Facultad de Medicina Veterinaria de la Universidad de Concepción (sede Chillán).

Los ejemplares de ectoparásitos identificados fueron depositados en las colecciones correspondientes a los laboratorios y museos donde se realizó su identificación, mientras que un ejemplar de cada especie fue depositado como muestra tipo en el Laboratorio de Ecología Terrestre de la Universidad de Chile.

La identificación taxonómica de parásitos sanguíneos se realizó usando técnicas moleculares. Esta consistió en la extracción de ADN de la sangre colectada en las tarjetas FTA usando el método AMONIO-ACETATO. Luego, mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se amplificaron diferentes segmentos de genes mitocondriales, dependiendo de la especie de parásitos sanguíneos que se buscaba amplificar. En la tabla 2 se muestra la combinación de partidores, la temperatura de anillamiento ( $T_a$ ) de cada uno de ellos, los genes usados, y las especies a la que corresponde cada par de partidore. La reacción de PCR consistió de 25  $\mu$ l de volumen que contenía entre 20ng y 100ng de extracto de DNA, 50mM de KCl, 10mM de Tris-HCl, 1,5  $\mu$ l de MgCl<sub>2</sub>, 0,2mM de cada dNTP, 1  $\mu$ M de cada partidore y 1,25U de AmpliTaq Gold (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA). Los ciclos de reacción en el Termociclador (modelo PXE 0.5, Electron Corporation) siguieron los siguientes parámetros: 94°C por 10 minutos (activación de la polimerasa); 40 ciclos a 95°C por 40 segundos,  $T_a$  (dependiendo de la combinación de partidores usados) por 1 minuto (véase tabla 2), 72°C por 1 minuto; y una extensión final de 72°C por 10 minutos. Se realizaron 3 replicas de cada PCR (por muestra y par de partidores) en un gradiente de concentración del extracto de DNA para así incrementar las probabilidades de amplificar parásitos sanguíneos.

Para identificar la presencia de parásitos sanguíneos dentro de la cavidad de los ectoparásitos, se utilizaron las mismas técnicas moleculares. Estas consistieron en la extracción de DNA de cada individuo de ectoparásito usando el método AMONIO-ACETATO. Posteriormente, mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se amplificaron diferentes segmentos de genes mitocondriales, dependiendo de la especie de parásitos sanguíneos que se intentaba amplificar (Tabla 2). Para este proceso se utilizó el mismo grupo de partidores, concentraciones de reacción de PCR y condiciones del termociclador descritos previamente. Para esta etapa sólo se seleccionaron un grupo de ejemplares de garrapatas y pulgas, previamente identificados taxonómicamente, con el fin de evaluar su capacidad como probables vectores de parásitos sanguíneos.

Todos los fragmentos de DNA obtenidos después de los ensayos de PCR fueron cuantificados por comparación usando un marcador de DNA a través de electroforesis en geles de agarosa al 2%. Los productos de PCR positivos fueron secuenciados usando un secuenciador automático (MACROGEN Inc.) con el fin de identificar específicamente cada especie de parásito.

Tabla 2. Combinación de partidores (“forward” y “reverse”) con los respectivos genes codificantes, la temperatura de anillamiento que se usó en cada PCR, el grupo taxonómico que amplifica y la secuencia de cada partidor. Entre paréntesis se observa el número aproximado de pares de bases (pb) que amplifica cada pareja de partidores. Los códigos de las posiciones de bases mixtas son: **D** = G-A-T; **Y** = C-T.

Primers		Ta (°C)	Gen	Secuencia (5' → 3')	Grupo
Forward	Reverse				
NBA1b	HPF2	56	18S rDNA (1200 pb)	GTT GAT CCT GCC AGT AGT / GAC TTC TCC TTC GTC TAA G	<i>Hepatozoon</i> <i>Sarcocystis</i>
PALU-F	PALU-R	57	Cyt b (400 pb)	GGG TCA AAT GAG TTT CTG G / DGG AAC AAT ATG TAR AGG AGT	<i>Plasmodium</i> <i>Babesia</i>
P24E	P12b	58	16S rDNA (400 pb)	CCT CCT TCA GTT AGG CTG G / GAG ATG GCT TTT GGA GAT TA	<i>Bartonella</i>
S823	S755	60	18S rDNA (400 pb)	CGA AYA ACT GCY CTA TCA GC / CTA CGA ACC CTT TAA CAG CA	<i>Trypanosoma</i> <i>Leishmania</i>

#### Análisis de datos

La identificación taxonómica usando los fragmentos de DNA secuenciados, se realizó con ayuda del algoritmo BLAST de GenBank (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). El primer paso consistió en limpiar y editar las secuencias del DNA obtenido usando el programa MEGA 5, para posteriormente alinearlas en BLAST y observar dentro de que grupo específico se alinean las secuenciadas.

Se estimaron los siguientes índices y parámetros comunitarios de los parásitos (externos y sanguíneos) identificados en las poblaciones de *A. olivaceus* y *T. elegans* evaluadas: abundancia media (AM = número total de individuos de todas las especies de parásitos en cada población de hospedero dividido por el número de hospederos,

infectados y no infectados, de cada población), prevalencia ( $P(\%) = \text{número de hospederos infectados dividido por el total de individuos capturados, multiplicado por } 100$ ) y además se calculó un índice de riqueza de parásitos sanguíneos, ectoparásitos y el total de parásitos, con el fin de corregir la riqueza parasitaria por el número de individuos capturados de cada especie de hospedero por localidad. Este fue medido como el número de especies identificadas de parásitos sanguíneos, ectoparásitos y el total de especies de parásitos en cada población de hospedero dividido por el número de total de hospederos de cada especie capturados. Además, se calculó la abundancia relativa de cada especie de hospedero mediante el Número Mínimo de Individuos Vivos (MNIV) ( $AR = \text{número de individuos de la especie de hospedero estudiada, dividido por el número de noches evaluadas en cada localidad}$ ) (Begon y col. 1988; Bush y col. 1997).

Con el fin de tener una medida general de las condiciones climáticas a las que están expuestos los hospederos y sus parásitos a largo plazo, se obtuvieron los promedios mensuales y anuales de temperatura media y precipitaciones, con un rango mínimo de 40 años y máximo de 86 años consecutivos, dependiendo de la localidad, entre 1900 y 1990. En casos donde no hubo registros de la localidad evaluada, se usaron los datos ambientales de la estación científica más cercana. Estos datos se extrajeron de <http://www.worldclimate.com>. Usando los promedios de precipitaciones y temperatura media, se estimó la varianza y el índice de aridez de de Martonne (DMi) para cada localidad como medida de productividad primaria (di Castri y Hajek, 1976; Cavieres y Sabat, 2008). Para ello se utilizó la fórmula  $DMi = P/(Tam+10)$ , donde P representa la media anual de precipitaciones y Tam la media de la temperatura ambiente media anual, adicionando al denominador una constante (10) para evitar los valores negativos (di

Castri y Hajek, 1976; Cavieres y Sabat, 2008) (Tabla 3). Según el índice de de Martonne, los límites bioclimáticos y vegetacionales (modificados por Galmarini (1961)) son: i) desiertos típicos, con índice de de Martonne inferior a 5; ii) zonas marginales desérticas y estepas desérticas, con índice de 5 a 10; iii) formaciones herbáceas, estepas y sabanas mezcladas con plantas frutescentes y árboles espinosos, con índice de 10 a 20; iv) zonas de transición entre sabanas y bosques, con índice de 20 a 40; y v) formaciones forestales típicas, con valores superiores a 40.

*Tabla 3.* Promedios anuales de temperatura ambiente media (Tam), precipitaciones (P), índice de aridez de de Martonne (DMi) y sus varianzas ( $\sigma^2$ ), de las estaciones meteorológicas más cercanas a las localidades estudiadas.

Localidad y estación meteorológica	Latitud Longitud	Temperatura ambiente		Precipitaciones		Productividad	
		Media anual	$\sigma^2$ Tam	Anual	$\sigma^2$ P	DMi	$\sigma^2$ DMi
Río Loa (Iquique)	20°10 S 70°05 O	17,9	4,11	2,1	0,046	0,075	0,00007
PN Pan de Azúcar (Chañaral)	25°25 S 70°34 O	16,2	7,24	9,5	0,9	0,36	0,0017
PN Llanos del Challe (Vallenar)	28°09 S 70°55 O	15,3	7,07	56,1	40,49	2,22	0,07
PN Fray Jorge (Ovalle)	30°37 S 71°01 O	14,6	4,15	110,2	142,8	4,48	0,28
Qba. La Plata (Santiago)	33°37 S 70°42 O	13,9	20,33	338,2	890,18	14,15	2,76
Dichato (Talcahuano)	36°43 S 73°07 O	12,4	8,35	1104,5	6330,5	49,31	17,91

Utilizando el programa STATISTICA 8, se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (K), para poner a prueba si los índices de riqueza parasitaria y la abundancia media de los ectoparásitos difieren entre poblaciones de cada especie de hospedero evaluada. Posteriormente, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman (R) para indagar si los promedios de los índices de riqueza parasitaria, abundancia media de ectoparásitos y prevalencia de parásitos, están correlacionados con el gradiente latitudinal (medido en UTM), la temperatura media, precipitaciones, productividad primaria (estimado con el índice de aridez de de Martonne) y la variabilidad entre meses de cada una de los parámetros climáticos evaluados. Cabe resaltar que los valores de la medida UTM incrementa de sur a norte, contrario a la medida en grados latitudinales. Además, se realizaron correlaciones de Spearman (R) entre la masa corporal y abundancia relativa de los individuos adultos de *A. olivaceus* y *T. elegans* y los índices de riqueza parasitaria, abundancia media de ectoparásitos y prevalencia de cada localidad. Se usó un proceso de Bernoulli para corregir por número de pruebas (Moran 2003). Finalmente se realizó un ANOVA para poner a prueba si existen diferencias significativas entre la masa corporal, medido como el peso en gramos, de los hospederos adultos (no se incluyeron juveniles ni hembras preñadas) de cada especie entre localidades, con una prueba a posteriori de Tukey para hacer una comparación de los grupos por pares. Para este análisis no se incluyó el P.N. Pan de Azúcar y ni el P.N. Llanos del Challe debido a que el número de individuos en esas localidades fue menor a 5.

## RESULTADOS

Se capturaron en total 112 individuos de *A. olivaceus* provenientes de 5 localidades y 52 individuos de *T. elegans* provenientes de 3 localidades (Tabla 4). La abundancia relativa (AR) de *A. olivaceus* fue mayor en la desembocadura del Río Loa, mientras que los valores más bajos se observaron en el P.N. Llanos del Challe y el P.N. Pan de Azúcar. Por otro lado, la AR de *T. elegans* fue mayor en el P.N. Fray Jorge (Tabla 4).

Tabla 4. Número de días evaluados (n), número de individuos capturados (N) y abundancia relativa (AR) de las dos especies de hospedero estudiadas en cada localidad.

Localidad / Especies	n días	<i>A. olivaceus</i>		<i>T. elegans</i>	
		N	AR	N	AR
Desembocadura del Río Loa	4	58	14,5	-	-
P.N. Pan de Azúcar	9	4	0,44	-	-
P.N. Llanos del Challe	6	3	0,5	9	1,5
P.N. Fray Jorge	4	11	2,75	17	4,25
Quebrada de la Plata	7	-	-	26	3,71
Dichato	4	36	9	-	-

Se observaron diferencias significativas en la masa corporal de los individuos de *A. olivaceus* entre poblaciones (Tabla 5), donde solo el P.N. Fray Jorge difiere significativamente de las otras dos localidades (Tabla 6). Por otro lado, no se observó que la masa corporal difiera entre poblaciones en *T. elegans* (Tabla 5).

Tabla 5. Varianza de la masa corporal de los hospederos adultos entre localidades.

<b>Especie</b>	<b>Efecto</b>	<b>n</b>	<b>GL</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<i>A. olivaceus</i>	Localidad	3	2	11,357	< 0,001***
	error	-	93	-	-
<i>T. elegans</i>	Localidad	3	2	2,08	0,138
	error	-	41	-	-

Tabla 6. Comparaciones múltiples a posteriori de la masa corporal de los individuos de *A. olivaceus* por pares de localidades (GL=93,00).

<b>Localidad</b>	<b>(1) 23,010</b>	<b>(2) 29,950</b>	<b>(3) 24,743</b>
Río Loa	-	< 0,001***	0,157
P.N. Fray Jorge	< 0,001***	-	0,003**
Dichato	0,157	0,003**	-

Un total de 14 especies de ectoparásitos se identificaron sobre el hospedero *A. olivaceus*: Siphonaptera (pulgas): *Ctenoparia inopinata* (Rothschild, 1909), *Ectinorus (Ichyonus) onychius angulari* (Smit and Rosicky, 1972), *Hectopsylla (Hectopsylla) cypha* (Jordan, 1942), *Neotyphloceras crassispina* (Rothschild, 1914), *Sphinctopsylla ares* (Rothschild, 1911), *Tetrapsyllus (Tetrapsyllus) corfidii* (Rothschild, 1904), *Tetrapsyllus (Tetrapsyllus) rhombus* (Smit, 1955), y *Tetrapsyllus (Tetrapsyllus) tantillus* (Jordan and Rothschild, 1923); Parasitiformes (garrapatas): *Ixodes* sp (Keirans, Clifford and Corwin, 1976) y *Amblyomma tigrinum* (Koch, 1844); Acariformes (ácaros): Sp1, Sp2 y Sp3; Phthiraptera (piojos): *Hopopleura andina*. Además, en la sangre de esta especie de hospedero se identificaron 3 especies de protozoos: *Babesia* sp (Starcovici, 1893), *Hepatozoon* sp (Miller, 1908), *Trypanosoma* sp (Gruby, 1843) y una especie de bacteria, *Bartonella* sp (Barton, 1913).

En *T. elegans* se identificaron 6 especies de ectoparásitos: Parasitiformes (garrapatas): *Ornithodoros* sp. (Koch, 1837); Acariforme (ácaros): sp3; Siphonaptera (pulgas): *Neotyphloceras crassispina* (Rothschild, 1914), *Polygenis (Polygenis) platensis* (Jordan and Rothschild, 1908) y dos especies de pulga pertenecientes a la familia Rhopalopsillidae no identificadas por el mal estado del ejemplar. Además, se identificaron dos especies de parásitos sanguíneos: *Sarcocystis* sp (Miller, 1908) y *Bartonella* sp (Barton, 1913) (Tabla 7).

Tabla 7. Ubicación geográfica y hospederos de los parásitos colectados.

Localidad	Hospedero	Parásito
Desembocadura Río Loa (II Región)	<i>A. olivaceus</i>	Sp1 (Laelapidae) Sp2 (Macronyssidae) Sp3 (Acaro NI) <i>Hopopleura andina</i> <i>Hepatozoon</i> sp <i>Bartonella</i> sp
P.N. Pan de Azúcar (III Región)	<i>A. olivaceus</i>	Sp1 (Laelapidae) Sp2 (Macronyssidae) <i>Hepatozoon</i> sp
P.N. Llanos del Challe (III Región)	<i>A. olivaceus</i> <i>T. elegans</i>	<i>Bartonella</i> sp Sp3 (Acaro NI) <i>Ornithodoros</i> sp <i>Sarcocystis</i> sp <i>Bartonella</i> sp
P.N. Fray Jorge (IV Región)	<i>A. olivaceus</i>	<i>Hectopsylla (Hectopsylla) cypha</i> <i>Neotyphloceras crassispina</i> <i>Tetrapsyllus (Tetrapsyllus) corfidii</i> <i>Tetrapsyllus (Tetrapsyllus) tantillus</i> <i>Ixodes</i> sp *** <i>Ornithodoros</i> sp Sp1 (Laelapidae) Sp2 (Macronyssidae) Sp3(Acaro NI)

Continuación Tabla 7

		<i>Hopopleura andina</i>
		<i>Hepatozoon</i> sp
		<i>Babesia</i> sp
		<i>Bartonella</i> sp
	<i>T. elegans</i>	<i>Neotyphloceras crassispina</i>
		Sp3 (Acaro NI)
		<i>Sarcocystis</i> sp
		<i>Bartonella</i> sp
Quebrada de La Plata (Región Metropolitana)	<i>T. elegans</i>	<i>Polygenis (Polygenis) platensis</i>
		<i>Tetrapsyllus (Tetrapsyllus) sp.</i> *
		Sp 4 (Rhopalopsyllidae) **
		Sp3 (Acaro NI)
		<i>Sarcocystis</i> sp
		<i>Bartonella</i> sp
Dichato (VIII Región)	<i>A. olivaceus</i>	<i>Ctenoparia inopinata</i>
		<i>Neotyphloceras crassispina</i>
		<i>Sphinctopsylla ares</i>
		<i>Tetrapsyllus (Tetrapsyllus) rhombus</i>
		<i>Ixodes</i> sp ***
		<i>Amblyomma tigrinum</i>
		Sp1 (Laelapidae)
		Sp2 (Macronyssidae)
		Sp3 (Acaro NI)
		<i>Hepatozoon</i> sp
		<i>Trypanosoma</i> sp
		<i>Bartonella</i> sp

NI = No identificado

\*Especie de pulga del género *Tetrapsyllus* no identificada

\*\*Especie de pulga de la familia Rhopalopsyllidae no identificada

\*\*\*Dos especies de *Ixodes*: *I. sigelos* e *I. abrocomae*

Si bien en el P.N. Fray Jorge y en Dichato se identificó el mayor número de parásitos para *A. olivaceus* (véase Tabla 7), el P.N. Llanos del Challe y el P.N. Fray Jorge tuvieron los mayores índices de riqueza de parásitos sanguíneos y riqueza total de parásitos en *A. olivaceus* (Tabla 8, Figura 2). Además, el índice de riqueza y abundancia

media de ectoparásitos para este mismo hospedero fue mayor en el P.N. Pan de Azúcar y el P.N. Fray Jorge (Tabla 8, Figura 2). Esta última localidad también presentó los valores más altos de prevalencia parasitaria en *A. olivaceus* (Tabla 8). Por otro lado, para *T. elegans*, se identificó un mayor número de especies de parásitos en Quebrada de la Plata, aunque fue similar a las otras localidades (véase Tabla 7). Sin embargo, los índices de riqueza y abundancia media parasitaria fueron mayores en el P.N. Llanos del Challe para *T. elegans* (Tabla 8, Figura 3), mientras que la prevalencia fue más alta en el P.N. Fray Jorge (Tabla 8).

Tabla 8. Índices de riqueza (S) parasitaria, abundancia media (AM) de ectoparásitos y prevalencia (P%) parasitaria de *Abrothrix olivaceus* (Ao) y *Thylamys elegans* (Te) en cada una de las localidades estudiadas.

Localidad	Índice S parásitos sanguíneos		Índice S ectoparásitos		Índice S total parásitos		AM ectoparásitos		P(%) parásitos sanguíneos		P(%) ectoparásitos		P(%) total parásitos	
	Ao	Te	Ao	Te	Ao	Te	Ao	Te	Ao	Te	Ao	Te	Ao	Te
Desembocadura Río Loa	0,001	-	0,009	-	0,011	-	0,039	-	6,89	-	48,27	-	51,72	-
P.N. Pan de Azúcar	0,062	-	0,250	-	0,250	-	0,500	-	25,00	-	50,00	-	75,00	-
P.N. Llanos del Challe	0,333	0,086	0	0,037	0,333	0,123	0	0,210	33,33	66,67	0	33,33	33,33	77,78
P.N. Fray Jorge	0,123	0,048	0,157	0,010	0,291	0,059	0,793	0,118	72,72	47,05	81,82	17,65	100,00	58,82
Quebrada de La Plata	-	0,034	-	0,004		0,038	-	0,135		65,38	-	11,54	-	69,23
Dichato	0,016	-	0,031		0,048	-	0,099	-	52,78	-	63,89	-	80,56	-

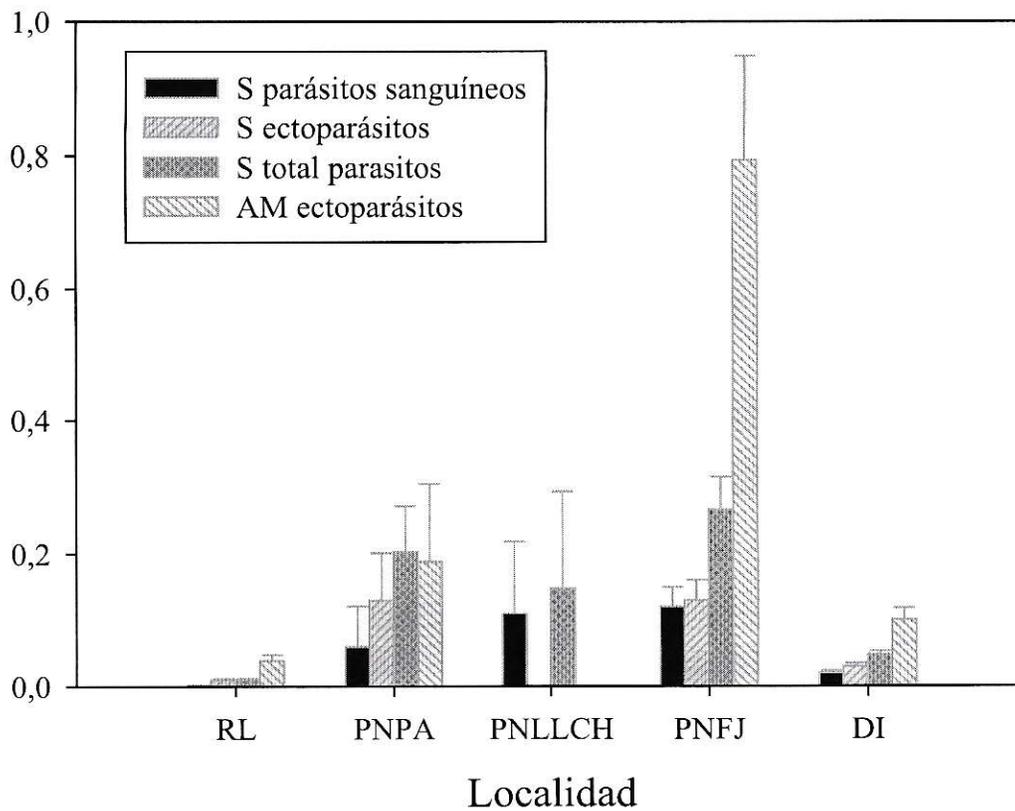


Figura 2. Índices de riqueza (S) y abundancia media (AM) parasitaria en *A. olivaceus* por localidad (RL = desembocadura del río Loa, PNPA = P.N. Pan de Azúcar, PNLLCH = P.N. Llanos del Challe, PNFJ = P.N. Fray Jorge, DI = Dichato). Valores corresponden a medias  $\pm$  EE.

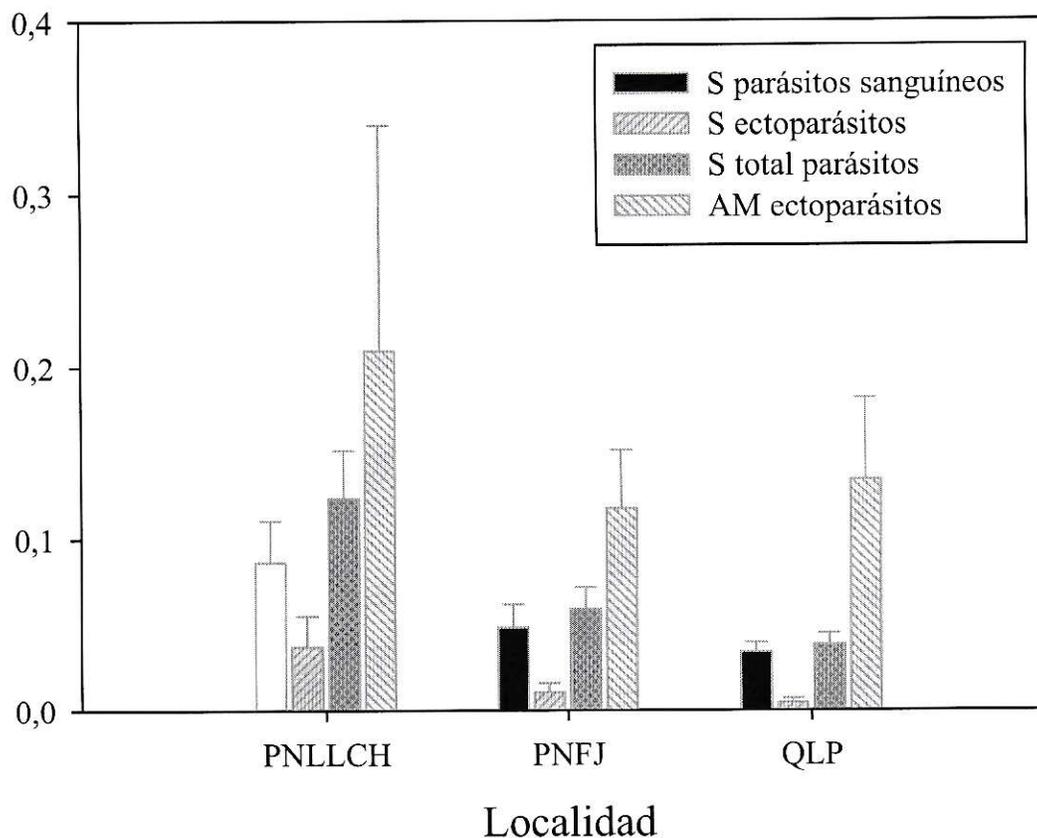


Figura 3. Índices de riqueza (S) y abundancia media (AM) parasitaria en *T. elegans* por localidad (PNLLCH = P.N. Llanos del Challe, PNFJ = P.N. Fray Jorge, QLP = Quebrada de La Plata). Valores corresponden a medias  $\pm$  EE.

Se encontraron diferencias en la riqueza de parásitos sanguíneos (Tabla 9), riqueza de ectoparásitos (Tabla 10), riqueza total de parásitos (Tabla 11) y la abundancia media de ectoparásitos (Tabla 12) entre poblaciones de *A. olivaceus*. Mientras que sólo la riqueza total de parásitos en *T. elegans* difirió entre poblaciones (Tabla 13).

Tabla 9. Comparación múltiple de la riqueza de parásitos sanguíneos de *A. olivaceus* por localidad (Prueba Kruskal-Wallis:  $H(4, N = 112) = 37,96921$ ;  $p < 0,001$ ).

	<b>Desemb. Río Loa R:43,078</b>	<b>P.N. Pan de Azúcar R:56,875</b>	<b>P.N. Llanos del Challe R:63,667</b>	<b>P.N. Fray Jorge R:88,409</b>	<b>Dichato R:67,736</b>
<b>Desemb. Río Loa</b>	-	1,000	1,000	< 0,001***	0,003**
<b>P.N. Pan de Azúcar</b>	1,000	-	1,000	0,963	1,000
<b>P.N. Llanos del Challe</b>	1,000	1,000	-	1,000	1,000
<b>P.N. Fray Jorge</b>	< 0,001***	0,963	1,000	-	0,646
<b>Dichato</b>	0,003**	1,000	1,000	0,646	-

Tabla 10. Comparación múltiple de la riqueza de ectoparásitos de *A. olivaceus* por localidad (Prueba Kruskal-Wallis:  $H(4, N = 112) = 28,63680$ ;  $p < 0,001$ ).

	<b>Desemb. Río Loa R:45,086</b>	<b>P.N. Pan de Azúcar R:68,000</b>	<b>P.N. Llanos del Challe R:25,500</b>	<b>P.N. Fray Jorge R:91,182</b>	<b>Dichato R:65,597</b>
<b>Desemb. Río Loa</b>	-	1,000	1,000	< 0,001***	0,029*
<b>P.N. Pan de Azúcar</b>	1,000	-	0,866	1,000	1,000
<b>P.N. Llanos del Challe</b>	1,000	0,866	-	0,019*	0,399
<b>P.N. Fray Jorge</b>	< 0,001***	1,000	0,019*	-	0,222
<b>Dichato</b>	0,029*	1,000	0,399	0,222	-

Tabla 11. Comparación múltiple de la riqueza total de parásitos de *A. olivaceus* por localidad (Prueba Kruskal-Wallis:  $H(4, N = 112) = 52,76741$ ;  $p < 0,001$ ).

	<b>Desemb. Río Loa R:38,172</b>	<b>P.N. Pan de Azúcar R:84,875</b>	<b>P.N. Llanos del Challe R:49,667</b>	<b>P.N. Fray Jorge R:103,82</b>	<b>Dichato R:68,986</b>
<b>Desemb. Río Loa</b>	-	0,054	1,000	< 0,001***	< 0,001***
<b>P.N. Pan de Azúcar</b>	0,054	-	1,000	1,000	1,000
<b>P.N. Llanos del Challe</b>	1,000	1,000	-	0,105	1,000
<b>P.N. Fray Jorge</b>	< 0,001***	1,000	0,105	-	0,019*
<b>Dichato</b>	< 0,001***	1,000	1,000	0,019*	-

Tabla 12. Comparación múltiple de la abundancia de ectoparásitos de *A. olivaceus* por localidad (Prueba Kruskal-Wallis:  $H(4, N = 112) = 45,95199$ ;  $p < 0,001$ ).

	<b>Desemb. Río Loa R:42,052</b>	<b>P.N. Pan de Azúcar R:60,000</b>	<b>P.N. Llanos del Challe R:20,500</b>	<b>P.N. Fray Jorge R:104,82</b>	<b>Dichato R:67,625</b>
<b>Desemb. Río Loa</b>	-	1,000	1,000	< 0,001***	0,002**
<b>P.N. Pan de Azúcar</b>	1,000	-	1,000	0,181	1,000
<b>P.N. Llanos del Challe</b>	1,000	1,000	-	0,001**	0,157
<b>P.N. Fray Jorge</b>	< 0,001***	0,181	0,001**	-	0,009**
<b>Dichato</b>	0,002**	1,000	0,157	0,009**	-

Tabla 13. Comparación múltiple de la riqueza total (S) de parásitos de *T. elegans* por localidad (Prueba Kruskal-Wallis:  $H(2, N = 52) = 6,309665$ ;  $p = 0,042$ ).

	<b>P.N. Llanos del Challe R:63,667</b>	<b>P.N. Fray Jorge R:88,409</b>	<b>Qda. de la Plata R:67,736</b>
<b>P.N. Llanos del Challe</b>	-	0,602	0,050*
<b>P.N. Fray Jorge</b>	0,602	-	0,612
<b>Qda. de la Plata</b>	0,050*	0,612	-

No se encontró relación entre la abundancia media, la prevalencia y la riqueza parasitaria con la abundancia relativa y la masa corporal de las dos especies de hospedero, ni con las medias y varianzas de las variables ambientales (Apéndices 1 y 2).

Finalmente, se identificaron seis nuevas asociaciones biológicas parásito-vector para 2 especies de parásitos sanguíneos, incluyendo sus hospederos intermediarios y definitivos (Tabla 14). Para el caso de *Babesia* sp, esta asociación estuvo constituida por *Ixodes* sp (hospedero intermediario) y *A. olivaceus* (hospedero definitivo), la cual fue observada en dos ocasiones en el P.N. Fray Jorge y una vez en Dichato. Para *Bartonella* sp se identificaron cinco asociaciones: *Bartonella* sp – *Ornithodoros* sp – *T. elegans*,

observado dos veces en el P.N. Llanos del Challe; *Bartonella* sp – *Ixodes* sp – *A. olivaceus*, observado cinco veces en el P.N. Fray Jorge y dos en Dichato; *Bartonella* sp – *A. tigrinum* – *A. olivaceus*, observado una sola vez en Dichato; *Bartonella* sp – *N. crassispina* – *A. olivaceus*, observado en dos ocasiones en el P.N. Fray Jorge y una vez en Dichato; y *Bartonella* sp – Rhopalosyllidae – *A. olivaceus*, observado una sola vez en Dichato (Tabla 14).

Tabla 14. Especies y número de ectoparásitos infectados con parásitos sanguíneos en los hospederos *A. olivaceus* y *T. elegans*.

<b>Parásito sanguíneo</b>	<b>Hospedero intermediario (ectoparásito vector)</b>	<b>Nº de ejemplares infectados</b>	<b>Hospedero definitivo</b>
<i>Babesia</i> sp	<i>Ixodes</i> sp	3	<i>Abrothrix olivaceus</i>
<i>Bartonella</i> sp	<i>Ornithodoros</i> sp	2	<i>Thylamys elegans</i>
	<i>Amblyomma tigrinum</i>	1	<i>Abrothrix olivaceus</i>
	<i>Ixodes</i> sp	7	<i>Abrothrix olivaceus</i>
	<i>Neotyphoceras crassispina</i>	3	<i>Abrothrix olivaceus</i>
	Rhopalosyllidae	1	<i>Abrothrix olivaceus</i>

## DISCUSION

### *Riqueza de parásitos, gradiente latitudinal y hospederos*

Generalmente, la latitud está correlacionada negativamente con la riqueza y diversidad de comunidades silvestres, sin embargo, en el presente estudio, la riqueza de especies de parásitos no se relacionó al gradiente latitudinal en ninguna de las dos especies de hospederos evaluadas. Estos resultados, tampoco coinciden con los mostrados por Moreno (2010), donde se observa que la riqueza de ectoparásitos se correlaciona positivamente con la humedad relativa y el gradiente latitudinal en Chile. Sin embargo, ese estudio se realizó en otoño-invierno, geoméricamente distinta a la estación evaluada en el presente trabajo, y se usó como modelo un ave, *Milvago chimango*. Esto sugiere que el patrón de distribución de especies de ectoparásitos dependiente de la humedad relativa no se cumpliría en mamíferos, y que además podría tener un componente estacional.

El hecho de no haber encontrado un patrón de diversidad de especies, podría estar asociado con la escala latitudinal cuantificada en el presente estudio ( $< 20^\circ$  latitud). De hecho, la mayoría de los análisis basados en pequeñas extensiones latitudinales no detectan un patrón latitudinal (véase Willig y col. 2003), y esto podría deberse a que la variación y heterogeneidad de los lugares de interés en un gradiente poco extenso no

permita ver las diferencias, en términos ambientales, entre las localidades estudiadas. Sin embargo, los estudios donde se encontró que la riqueza de parásitos no varía en un gradiente latitudinal, fué realizado en un ensamble de especies de hospederos, a una escala interespecífica (Poulin, 1995, 1999; Merino y col. 2008a). Estudios a futuro deberían intentar cubrir rangos latitudinales más amplios en una misma especie. Por ejemplo, en *A. olivaceus* se deberían incluir poblaciones más australes que las evaluadas en este trabajo, con el fin de observar un mayor contraste con zonas de alta productividad primaria, precipitaciones y humedad relativa, y así poner a prueba la hipótesis de gradiente latitudinal en riqueza de especies, abundancia y prevalencia de parásitos.

Para la mayoría de parásitos, el hospedero definitivo representa el último hábitat. En consecuencia, la variación en las características del cuerpo del hospedero es considerada, en muchos casos, el factor principal que determina la diversidad de parásitos (Caro y col. 1997; Feliu y col. 1997; Morand y Poulin, 1998; Morand y Harvey, 2000; Arneberg, 2002; Krasnov y col. 2004). Entre las características del hospedero que se correlacionan con la diversidad de parásitos, están el tamaño y la masa corporal (Morand y Poulin, 1998) y la abundancia (Cattan, 1992; Stanko y Miklisová, 2002). Sin embargo, estos estudios evaluaron dichas características usando diferentes especies de hospedero, es decir, son estudios a nivel inter-específico que utilizaron especies de pequeños mamíferos como hospederos finales. Algunos estudios han reportado una correlación positiva entre la riqueza y prevalencia de parásitos y el tamaño corporal de los hospederos mamíferos (Gregory y col. 1996; Arneberg, 2002; Vitone y

col. 2004). Las razones por las que se espera esta correlación son sencillas de explicar. Hospederos más grandes pueden albergar ensambles de parásitos más ricos ya que ofrecen más espacio y mayor variedad de hábitat o microhábitats, y así, las probabilidades de diversificación espacial del nicho de distintas especies de parásitos incrementan. Por ejemplo, en hospederos relativamente grandes (gatos), diferentes especies de pulgas prefieren diferentes áreas del cuerpo (Hsu y col. 2002). Sin embargo, en el presente estudio, contrario a esta predicción, no se observó que la masa corporal y la abundancia relativa de *A. olivaceus* y *T. elegans* estén relacionadas con la riqueza y prevalencia de parásitos. Estos resultados coinciden con otros estudios donde no se observó ninguna relación (Poulin, 1995; Feliu y col. 1997; Morand y Poulin, 1998; Krasnov y col. 2004).

Una explicación, para la ausencia de correlación entre la riqueza y prevalencia de parásitos con la masa corporal y abundancia del hospedero observada en el presente estudio, puede ser que la madriguera del hospedero también es considerada como el hábitat de muchos ectoparásitos (por ejemplo, pulgas y algunos taxa de ácaros) (Krasnov y col. 2008). En consecuencia, la riqueza de ectoparásitos podría estar relacionada con el tamaño y el grado de complejidad de la madriguera del hospedero y no únicamente al tamaño y/o masa corporal de éste. Sin embargo, no existen estudios que hayan analizado esto. Otra posible explicación, es que en pequeños mamíferos, la abundancia del hospedero puede fluctuar drásticamente en una escala temporal muy corta (Sálek y col. 2004; Reif y col. 2004; Arana y col. 2006). Por lo tanto, el efecto de la abundancia de las poblaciones de pequeños mamíferos sobre la riqueza de parásitos debería ser considerado para estudios a largo plazo.

*Comunidades de parásitos en poblaciones de A. olivaceus y T. elegans*

Si bien la identificación taxonómica de los ectoparásitos fue exitosa casi en su totalidad, se observaron algunos problemas. En el caso de las pulgas, dos ejemplares no pudieron ser identificados por el mal estado de los individuos; uno de ellos se identificó dentro del género y subgénero *Tetrapsyllus* (*Tetrapsyllus*), mientras que el otro individuo solamente fue posible posicionarlo a nivel de familia, en Rhopalopsyllidae. Ambos ejemplares fueron encontrados sobre *T. elegans* en Quebrada de la Plata. Por otro lado, un grupo de garrapatas pertenecientes al género *Ornithodoros*, no lograron ser identificadas a nivel específico, sin embargo, actualmente se está colaborando con taxónomos expertos en este género para su identificación. Así mismo, los individuos de garrapata de *Ixodes* sp pertenecieron a dos especies, *I. sigelos* e *I. abrocomae*. Durante mucho tiempo, ejemplares de *I. abrocomae*, especie descrita en base a un ejemplar macho (Lahille, 1916), fue considerada *I. sigelos*, la cual fue descrita en base a larvas, ninfas y hembras, pero nunca fueron colectados ejemplares machos. En el presente estudio se capturó nuevamente individuos de *I. abrocomae*, lo que permitió redescubrir y describir al macho y a la hembra, respectivamente, y además diferenciarla de *I. sigelos* (Guglielmone y col. 2010). Sin embargo, aún se desconoce la distribución de ambas especies dentro del rango latitudinal que fueron colectadas en este estudio. Por otro lado, debido a que la fauna de ácaros de muchas áreas neotropicales aun ha sido poco estudiada (Furman, 1972; Strandmann y Wharton, 1958), la identificación taxonómica de los ejemplares de este grupo fue difícil y compleja. Una de las familias más estudiadas, con más de 23 especies reportadas para Sudamérica, es Laelapidae, sin embargo, en

Chile se conoce muy poco sobre esta familia (Furman, 1972; Radovsky y Gettinger, 1999). En el presente estudio, se identificó un grupo de individuos dentro de la familia Laelapidae, aunque aún se desconoce a qué género podría pertenecer. Otro grupo de ejemplares, aparentemente pertenecientes a la familia Macronyssidae, tampoco pudieron ser identificados a nivel de especie, mientras que, un número grande de ácaros no fueron identificados dentro de ninguna categoría. Dado el escaso conocimiento de ácaros en Chile, no se descarta que estas puedan pertenecer a nuevas especies.

Por otro lado, los parásitos sanguíneos encontrados en la sangre de *A. olivaceus* y *T. elegans*, fueron identificados taxonómicamente hasta la categoría de género. Todas las secuencias de *Hepatoozon* y *Sarcocystis* obtenidas, se unieron con un 99-100% de cobertura e identidad con un grupo de secuencias de *Hepatozoon* sp y *Sarcocystis* sp identificadas en el roedor *A. olivaceus* y *T. elegans*, respectivamente (véase Merino y col. 2008b; Merino y col. 2009). Por otro lado, las secuencias de *Babesia* obtenidas se unieron con un 98% de cobertura y 71 % de identidad a un grupo de secuencias de la especie *B. gibsoni*. Sin embargo, también tuvieron porcentajes similares de identidad y cobertura con otras especies, *B. canis* y *B. equi*. Finalmente, las secuencias de *Bartonella* presentaron altos porcentajes de cobertura (99%) e identidad (100%) con dos especies, *B. grahamii* y *B. vinsonii*. Debido a la mala calidad del DNA amplificado, el número de secuencias obtenido fue bajo, sin embargo, se está trabajando para mejorar las técnicas de amplificación y purificación del DNA, y así determinar, mediante algún análisis filogenético, la especificidad de las secuencias.

Diez nuevas asociaciones parásito-hospedero son mencionadas en este estudio. Algunas especies de pulgas han sido recientemente reportadas para muchas especies de pequeños mamíferos en Sudamérica (véase Alarcón, 2000, 2003; Hastriter, 2001; Hastriter y col. 2001), sin embargo, las asociaciones pulga-hospedero mostradas en el presente estudio, expanden el rango de hospederos utilizados para 3 especies de pulga: *Neotyphloceras crassispina chilensis* y *Tetrapsyllus (Tetrapsyllus) corfidii* sobre el hospedero *A. olivaceus*, y *Polygenis (Polygenis) platensis* sobre *T. elegans*. Por otro lado, ninguna especie de garrapata del género *Ornithodoros* había sido previamente colectada sobre mamíferos terrestres en Chile (Olalquiaga Fauré, 1951; Schumaker y col. 1997; Guglielmo y col. 2003). Por lo tanto, este estudio representaría el primer registro de individuos de *Ornithodoros* sobre dos especies de mamíferos terrestres, *A. olivaceus* y *T. elegans*. Así mismo, el presente estudio representa el primer reporte de la garrapata *Amblyomma tigrinum* sobre una especie de pequeño mamífero en Chile, *A. olivaceus* (González-Acuña y Guglielmo, 2005; González-Acuña y col. 2006; Mastropaolo y col. 2008). Finalmente, diferentes especies de los géneros de parásitos sanguíneos *Hepatozoon*, *Sarcocystis*, *Bartonella* y *Babesia*, han sido identificados en un amplio número de especies de mamíferos (Zeaiter y col. 2002; Jacomo y col. 2002; Jongejan y Uilenberg, 2004; Maco y col. 2004; Cotte y col. 2008; Merino y col. 2008b; Merino y col. 2009; Angeleki y col. 2010), sin embargo, en este estudio se propone a *A. olivaceus* como hospedero definitivo de *Hepatozoon* sp, *Bartonella* sp y *Babesia* sp, y a *T. elegans* como hospedero de *Bartonella* sp.

Los resultados de esta tesis permiten proponer la extensión de los rangos de distribución de ciertas especies de ectoparásitos en Chile. Las siguientes especies de pulga, *Hectopsylla (Hectopsylla) cypha*, previamente registrada en Valparaíso en la V región (véase Alarcón, 2000), y *T. (T.) corfidii*, reportada desde Concepción (VIII región) hasta Valparaíso (V región) (véase Alarcón, 2000, 2003), extienden su rango de distribución hasta el P.N. Fray Jorge en la IV región; mientras que, *P. (P.) platensis*, registrada en Iquique (I región) y Antofagasta (II región) (véase Alarcón, 2000), extiende considerablemente su rango de distribución hasta la zona central de Chile, en la región metropolitana (Quebrada de la Plata). Por otro lado, para las especies de garrapata del género *Ixodes* colectadas en este estudio, *I. sigelos*, reportada en Chile desde la V región (González-Acuña y Guglielmone, 2005) hasta la XI región (Guglielmone y col. 2005), extiende su rango de distribución en Chile hasta el P.N. Fray Jorge en la IV región. Mientras que el género *Ornithodoros*, incluyendo las dos especies presentes en Chile (Guglielmone y col. 2003), había sido únicamente reportada al norte en Iquique (I región) y en la Isla Pan de Azúcar (II región) (Olalquiaga Fauré, 1951; Schumaker y col. 1997; González-Acuña y col. 2008). En el presente estudio, extendemos el rango de distribución de este género hasta el P.N. Llanos del Challe (III región) y el P.N. Fray Jorge (IV región).

Es importante mencionar, que probablemente alguna de las especies no identificadas de ácaros y parásitos sanguíneos, también podrían formar nuevas asociaciones parásito/hospedero y eventualmente permitir extender sus rangos de distribución.

### *Ectoparásitos vectores*

Cinco asociaciones biológicas parásito/vector son mencionadas en el presente estudio. Diferentes especies del género *Ixodes* han sido reportadas como potenciales vectores de distintas especies de *Babesia* y *Bartonella* parasitando una gran variedad de mamíferos (Zeaiter y col. 2002; Jacomo y col. 2002; Jongejan y Uilenberg, 2004; Maco y col. 2004; Cotte y col. 2008; Angeleakis y col. 2010). De igual manera, Billeter y col. (2008) y Durden y col. (2004) reportan a la garrapata *Amblyomma americanum*, endémica de Estados Unidos, como potencial vector de *Bartonella* spp. Este estudio representaría el primer reporte de *Ixodes* sp como potencial vector (u hospedero intermediario) de *Babesia* sp y *Bartonella* sp, mientras que, *A. tigrinum* como hospedero intermediario de *Bartonella* sp. Para ambos casos, *A. olivaceus* sería el hospedero definitivo de estas especies de parásito sanguíneo. Así mismo, la garrapata *Ornithodoros kelleyi* ha sido la única especie de este género descrita como potencial vector de *Bartonella* sp (Loftis y col. 2005). Sin embargo, debido a que esta garrapata no se distribuye en Sudamérica, en el presente estudio, incluimos a los ejemplares de *Ornithodoros* sp capturados en Chile como nuevos potenciales vectores de *Bartonella* sp en el hospedero *T. elegans*.

Por otro lado, se ha reportado que diferentes especies de *Bartonella* usan a las pulgas como hospedero intermediario para llegar al hospedero definitivo (véase Boulouis y col. 2008). Es el caso de *Pulex* spp y *Ctenocephalides* spp, colectadas sobre animales domésticos y roedores (véase Durden y col. 2004; Billeter y col. 2008; Boulouis y col. 2008), y que en Chile también han sido reportadas como vectores de

*Bartonella* spp (Pérez-Martínez y col. 2009). En este estudio, identificamos *Bartonella* sp en ejemplares de la pulga cosmopolita, *Neotyphloceras crassispina*, sugiriendo su capacidad como potencial vector de esta bacteria en el hospedero *A. olivaceus*. Aunque en el presente estudio no se identificó el ejemplar de la pulga perteneciente a la familia Rhopalopsyllidae, donde se halló *Bartonella* sp, aparentemente no habría evidencia de especies de esta familia de pulga actuando como vectores de parásitos sanguíneos.

## **CAPITULO II**

**Evaluando el parasitismo sesgado por sexo y masa corporal en  
*Thylamys elegans* y *Abrothrix olivaceus*: ¿Es la supremacía de las  
hembras frente al parasitismo una generalidad en mamíferos?**

## RESUMEN

La interacción parásito-hospedero ha sido ampliamente estudiada en muchas especies de mamíferos. Por un lado se han propuesto una serie de hipótesis que intentan explicar las consecuencias ecológicas y evolutivas del parasitismo sobre sus hospederos, y por otro lado, un grupo de hipótesis proponen que existe un sesgo del parasitismo por sexo y masa corporal del hospedero, sugiriendo que los machos serían más susceptibles frente al parasitismo. El presente estudio evaluó si la carga de ectoparásitos y la presencia de parásitos sanguíneos se correlacionan negativamente con la masa corporal de los hospederos, y si el parasitismo sesgado por sexo está correlacionado con la masa corporal y/o el sexo de los hospederos. Se usó como modelo experimental dos especies de pequeños mamíferos silvestres de Chile, el roedor *Abrothrix olivaceus* y el marsupial *Thylamys elegans*. Contrariamente a lo esperado, no se observó ninguna relación entre la carga parasitaria o la presencia de parásitos sanguíneos con la masa corporal de las dos especies de hospederos evaluadas. Sin embargo, se observó que el grosor de la cola, un indicador de reservas de lípidos, de los individuos hembra de *T. elegans* fue menor en presencia de parásitos sanguíneos. Por otro lado, la presencia de parásitos sanguíneos fue mayor en individuos hembras de ambas especies de hospederos sugiriendo una mayor susceptibilidad de las hembras frente al parasitismo. Este estudio rechaza las hipótesis del parasitismo sesgado por machos y masa corporal, sugiriendo que esta hipótesis no es generalizable para todas las especies de pequeños mamíferos.

## ABSTRACT

Parasite-host interactions have been widely studied in mammal species. On the one hand, some hypotheses have proposed the ecological and evolutionary consequences of parasitism on their hosts, and on the other hand, a group of hypotheses proposes that there is a sex-biased parasitism possibly modulated by body size, suggesting that males are more susceptible to parasitism. The current study investigated whether there is a correlation between ecto-parasite load and blood parasites with host body size, and if sex-biased parasitism is driven by host body size or sex. Two species of Chilean wild small mammals, *Abrothrix olivaceus* and *Thylamys elegans*, were used as experimental models. Contrary to expectations, there was no relationship between parasite load and blood parasites with body size of the two host species tested. However, tail thickness, and indicator of fat reserves, of *T. elegans* females, was thinner in presence of blood parasites. On the other hand, the presence of blood parasites was higher in female individuals of both host species, suggesting a higher female susceptibility against parasitism. This study rejects the hypothesis of body size and male-biased parasitism, suggesting that this hypothesis is not applicable in all small mammals.

## INTRODUCCION

En los parásitos se han evolucionado adaptaciones especializadas para encontrar y explotar a sus hospederos, y estos a su vez han desarrollado mecanismos para evitar o eliminar los ataques por parte de los parásitos (Hart, 1990; Moore, 2002). Una primera línea de defensa por parte de los hospederos, corresponde a conductas como el aseo y/o la evitación de hábitats potencialmente infectados. Una segunda línea de defensa consiste en la respuesta inmuno-específica, que puede ser costosa en términos de requerimientos energéticos. Esto se debe a que la energía destinada hacia las funciones inmunológicas reduce la energía disponible para otros procesos como el crecimiento y la reproducción (Sheldon y Verhulst, 1996; Derting y Compton, 2003), trayendo consigo importantes cambios ecológicos y evolutivos (Anderson y May, 1991). Por ejemplo, se ha establecido que los parásitos, al ser una causa de mortalidad en poblaciones naturales, juegan un papel importante en la dinámica poblacional de sus hospederos (Degen, 2008). Esto trae como consecuencia, que las poblaciones de hospederos sufran declives considerables en su tamaño poblacional, quedando propensas a extinguirse localmente (McCallum y Dobson, 1995; Altizer y col. 2003). Es el caso del marsupial del género *Antechinus*, donde la carga parasitaria juega un rol central en la regulación poblacional (MacDonald y col. 1986).

Un ejemplo sobre el cambio a nivel evolutivo que podría generar el parasitismo sobre sus hospederos, está relacionado al proceso de co-evolución entre el parásito y su hospedero, donde el desarrollo de las defensas costosas es la base de diferentes compromisos fisiológicos (Morand y col. 2008). Entre ellos, los compromisos reproductivos han recibido mucha atención, donde se ha estudiado la importancia de los costos de reproducción en la evolución de las historias de vida y su efecto sobre componentes del fitness (Lessells, 1991; Møller, 1997; Fitze y col. 2004). Por ejemplo, en muchos vertebrados se observa que individuos con alta carga parasitaria muestran una reducción significativa en la masa corporal (Goater y Ward, 1992; Niezen y col. 1995; Arneberg y col. 1996; Van Vuren, 1996; Meagher y Dudek, 2002; Jones y col. 2006; Gorrel y Schulte-Hostedde, 2008).

Por otro lado, el dimorfismo sexual mediado por parasitismo ha sido ampliamente estudiado y apuntan a una supremacía de las hembras sobre los machos a resistir infecciones parasitarias (Hamilton y Zuk, 1982; Morales-Montor y col. 2004). Un grupo de hipótesis sugieren que las hembras aseguran su fitness, canalizando los recursos en longevidad, producción de gametos y cuidado parental (Addis, 1946). Por el contrario, los machos invierten menos energía en producción de gametos y por lo tanto, son menos propensos a involucrarse con el cuidado parental (Queller, 1997). En consecuencia, las hembras invierten más energía en funciones somáticas, como en inmunidad, mientras que los machos buscan incrementar sus tasas de apareamiento desarrollando características sexuales secundarias (Bateman, 1948; Trivers, 1972; Hamilton y Zuk, 1982; Folstad y Karter, 1992). Otro grupo de hipótesis propone que las

diferencias intersexuales en la conducta sexual en mamíferos tienen un efecto considerable en el dimorfismo sexual mediado por parasitismo (Poulin, 1996; Moore y Wilson, 2002). Esto sugiere que los machos de muchas especies de mamíferos expresan rasgos sexuales secundarios (e.g., mayor tamaño y/o masa corporal, ornamentos llamativas, entre otras) y mayores ámbitos de hogar que las hembras, lo cual incrementa la probabilidad de exponerse con más parásitos (Schalk y Forbes, 1997; Moore y Wilson, 2002; Brei y Fish, 2003; Wilson y col. 2003; Morand y col. 2004).

Considerando que el dimorfismo sexual en la masa corporal juega un papel relevante en la selección sexual, una disminución en la expresión de este rasgo fenotípico podría afectar directamente la viabilidad de la selección sexual (Hamilton y Zuk, 1982; Poulin, 1996; Moore y Wilson, 2002). Diferentes estudios han evaluado el parasitismo considerando la masa corporal y el sexo de los hospederos en diferentes especies de pequeños mamíferos (e.g., Mercer y col. 2000; Meagher y Dudek, 2002; Derting y Compton, 2003; Harrison y col. 2010). Considerando el aparente dimorfismo sexual en el peso de los individuos de *Thylamys elegans*, donde los machos presentan mayor masa corporal (información no publicada), en el presente estudio se evaluó si la carga parasitaria esta sesgada por sexo y masa corporal en individuos de esta especie, esperando que se cumplan las hipótesis que sugieren una supremacía de las hembras frente al parasitismo. Además, se espera que en *Abrothrix olivaceus*, donde no se observan diferencias de la masa corporal entre sexos, no se cumplan las hipótesis de la supremacía de la hembra frente al parasitismo.

## MATERIALES Y METODOS

### Área de estudio y toma de muestras

Se analizaron los parásitos (externos y sanguíneos) de las poblaciones de *Abrothrix olivaceus* provenientes de la Desembocadura del Rio Loa, Parque Nacional Pan de Azúcar, Parque Nacional Llanos del Challe, Parque Nacional Fray Jorge y Dichato. También se analizaron los parásitos de las poblaciones de *Thylamys elegans* provenientes del Parque Nacional Llanos del Challe, Parque Nacional Fray Jorge y Quebrada de la Plata. Todas estas localidades se encuentran descritas y georeferenciadas en el Capítulo I (Tabla 1 y Figura 1, págs. 18-19). Se incluyeron la masa corporal de 44 individuos adultos de *T. elegans* de los 52 capturados en total. Para *A. olivaceus* solo fueron considerados 101 individuos de los 115 capturados en el período de estudio, dejando afuera del análisis a las hembras preñadas y juveniles.

### Variables dependientes y análisis de datos

Se midió la carga parasitaria (CP) de cada ejemplar de *A. olivaceus* y *T. elegans*. Esta consistió en contabilizar el número de individuos de todas las especies de ectoparásitos que fueron identificados sobre cada ejemplar de las dos especies de hospederos. La información sobre la presencia/ausencia de parásitos sanguíneos en los hospederos fueron obtenidos mediante análisis moleculares (véase capítulo 1).

Se utilizó el programa STATISTICA 8 para evaluar la normalidad de los datos utilizando una prueba de Shapiro-Wilk (W). En el caso de *T. elegans*, se transformaron los datos de la masa corporal usando logaritmo natural para normalizar los datos. Para ambas especies, la masa corporal de los individuos fue medido como el peso en gramos.

Con el fin de evaluar si existían diferencias interpoblacionales de las variables (masa corporal del hospedero, grosor de cola de individuos de *T. elegans*, presencia/ausencia de parásitos sanguíneos y carga de ectoparásitos) se realizaron ANOVAs de una vía o pruebas no paramétricas de Suma de Rangos de Wilcoxon-Mann Whitney U para cada especie de hospedero. En los casos donde no hubo diferencias interpoblacionales se consideró a todas las poblaciones con un solo conjunto para los análisis estadísticos.

Se realizaron pruebas no paramétricas de Suma de Rangos de Wilcoxon-Mann Whitney U para muestras independientes para evaluar si la carga parasitaria variaba con el sexo por localidad y/o considerando todas las poblaciones como conjunto, para ambas especies de hospedero por separado. Este análisis se desarrolló, debido a que los datos de carga parasitaria para *A. olivaceus* y *T. elegans* no seguían una distribución normal, incluso después de la transformación. Por otro lado, se realizó una prueba de chi-cuadrado para probar la independencia de las variables sexo y presencia/ausencia de parásitos sanguíneos, por población de hospedero y/o considerando todas juntas. Además, se usó un modelo lineal generalizado para evaluar el efecto de la carga parasitaria, presencia/ausencia de parásitos sanguíneos y el sexo sobre la masa corporal de los hospederos adultos de cada especie por población y/o todas juntas.

En un análisis paralelo, se usó un modelo lineal generalizado para evaluar el efecto de la carga parasitaria, presencia/ausencia de parásitos sanguíneos y el sexo del hospedero sobre el grosor de la cola de los individuos de *Thylamys elegans*, por población y/o todas juntas (se consideró esta medida por su función de reservorio de lípidos en esta especie) (Rosenmann y col. 1980).

Aquellas poblaciones donde el tamaño poblacional fue menor a 10 individuos no fueron consideradas en el análisis estadístico por localidad, sin embargo, se incluyeron cuando se hizo el análisis de todas las poblaciones como un conjunto.

## RESULTADOS

Se capturaron 47 machos y 54 hembras (n=101) adultos de *Abrothrix olivaceus* y 27 machos y 17 hembras (n=44) adultos de *Thylamys elegans*.

La distribución de las masas corporales en los individuos de *A. olivaceus* muestra una distribución normal (prueba de Shapiro-Wilk,  $W = 0,97$ ;  $p = 0,069$ ), mientras que, para *T. elegans*, se debió realizar una transformación con logaritmo natural de las masas corporales para que se cumplan los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk,  $W = 0,98$ ;  $p = 0,55$ ).

No se observaron diferencias significativas interpoblacionales entre las variables “masa corporal”, “carga de ectoparásitos”, “presencia/ausencia de parásitos sanguíneos” y “grosor de la cola” para la especie *T. elegans*. En *A. olivaceus*, solo se observaron diferencias interpoblacionales para la variable “masa corporal” (Tabla 1 y 2).

Tabla 1. Diferencias de la masa corporal de los hospederos y grosor de la cola de los individuos de *T. elegans* entre las localidades.

Especie	Variable	n	GL	F	p
<i>A. olivaceus</i>	Masa corporal	5	4	5,78	< 0,001***
<i>T. elegans</i>	Masa corporal	3	2	2,08	0,138
<i>T. elegans</i>	Grosor de la cola	3	2	5,65	0,193

Tabla 2. Diferencias de la carga de ectoparásitos y la presencia/ausencia de parásitos sanguíneos de los hospederos entre las localidades.

Especie	Variable	N	U	Z	p
<i>A. olivaceus</i>	Carga de ectoparásitos	101	46,5	0,223	0,824
	Parásitos sanguíneos	101	46	0,233	0,461
<i>T. elegans</i>	Carga de ectoparásitos	44	195	-0,367	0,713
	Parásitos sanguíneos	44	165	0,825	0,509

Por otro lado, la carga de ectoparásitos no difirió entre el sexo de *A. olivaceus*, mientras que, en *T. elegans* se observó que en el P.N. Fray Jorge las hembras tenían mayor carga de ectoparásitos que los machos (Tabla 3, Figura 1). Así mismo, se observó que las hembras en ambas especies tienen proporcionalmente mayor presencia de parásitos sanguíneos que los machos en ambas especies cuando se consideraron todas las poblaciones como un conjunto (*A. olivaceus*:  $\chi^2(1) = 5,51$ ;  $p = 0,019$ ; *T. elegans*:  $\chi^2(1) = 4,36$ ;  $p = 0,037$ ).

Tabla 3. Diferencias de la carga de ectoparásitos entre el sexo los hospederos.

Especie	Localidad	n	U	Z	p
<i>A. olivaceus</i>	Río Loa	51	198	-1,76	0,078
	PN Fray Jorge	10	3,5	-1,82	0,068
	Dichato	35	34,5	-0,81	0,429
	Todas juntas	101	1213	-0,39	0,697
<i>T. elegans</i>	PN Fray Jorge	15	7	-2,28	0,022*
	Qda. de la Plata	26	75,5	0,38	0,704
	Todas juntas	44	179	1,26	0,251

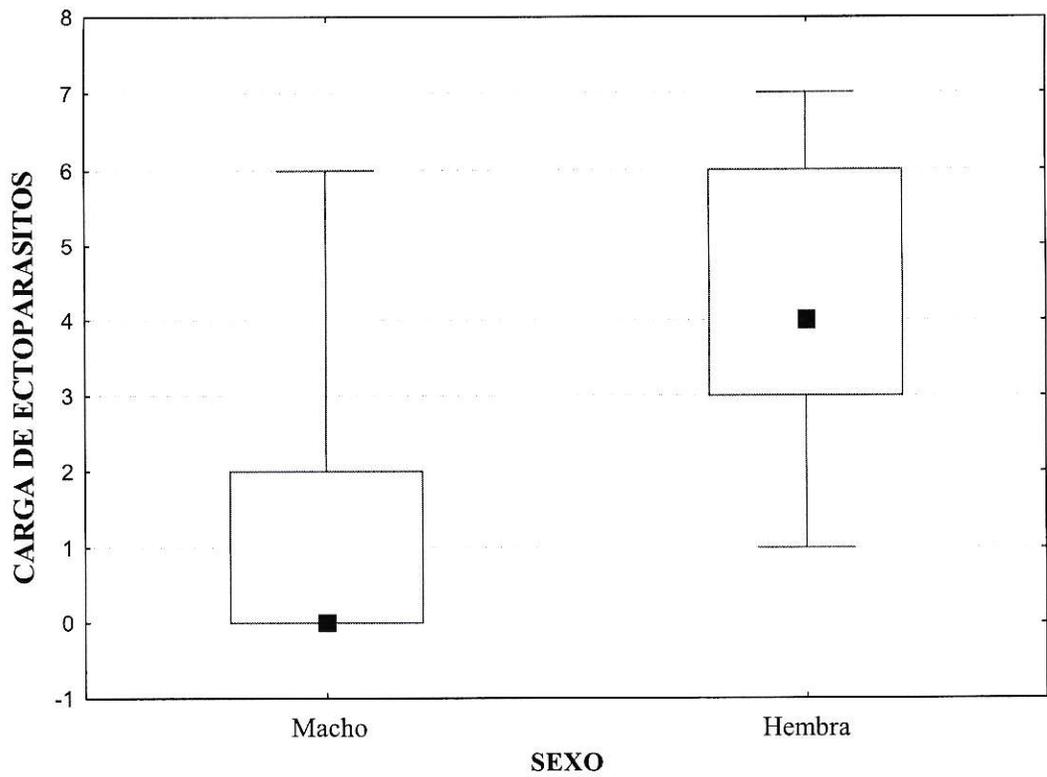


Figura 1. Carga de ectoparásitos en individuos de *T. elegans* de ambos sexos (Datos muestran medias, percentiles 25% y 75%, n = 15)

Por otro lado, si bien no se encontró efecto de la carga de ectoparásitos sobre la masa corporal de los individuos de *A. olivaceus*, se observó que en el P.N. Fray Jorge, los machos fueron significativamente mas grandes que las hembras, mientras que la presencia de parásitos sanguíneos fue mayor en individuos con menor masa corporal (Tabla 4, Figura 2 y 3).

Tabla 4. Diferencias de la masa corporal entre el sexo, la presencia/ausencia de parásitos sanguíneos y la carga de ectoparásitos de los individuos de *A. olivaceus* del P.N Fray Jorge.

Localidad	Efecto	GL	W	p
PN Fray Jorge	Carga de ectoparásitos	1	2,54	0,111
	Sexo	1	7,89	0,005**
	Parásitos sanguíneos	1	8,17	0,004**
	Sexo * Parásitos sanguíneos	1	1,22	0,289

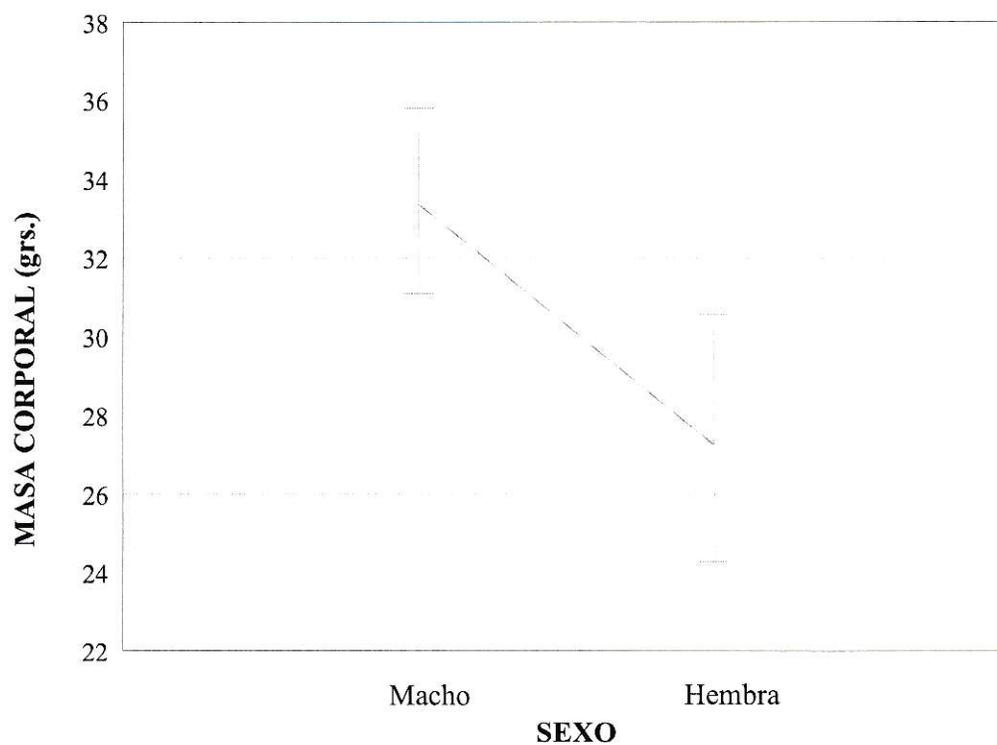


Figura 2. Masa corporal en individuos de ambos sexos de *A. olivaceus* en el P.N. Fray Jorge (Datos muestran medias  $\pm$  1 EE, n = 10).

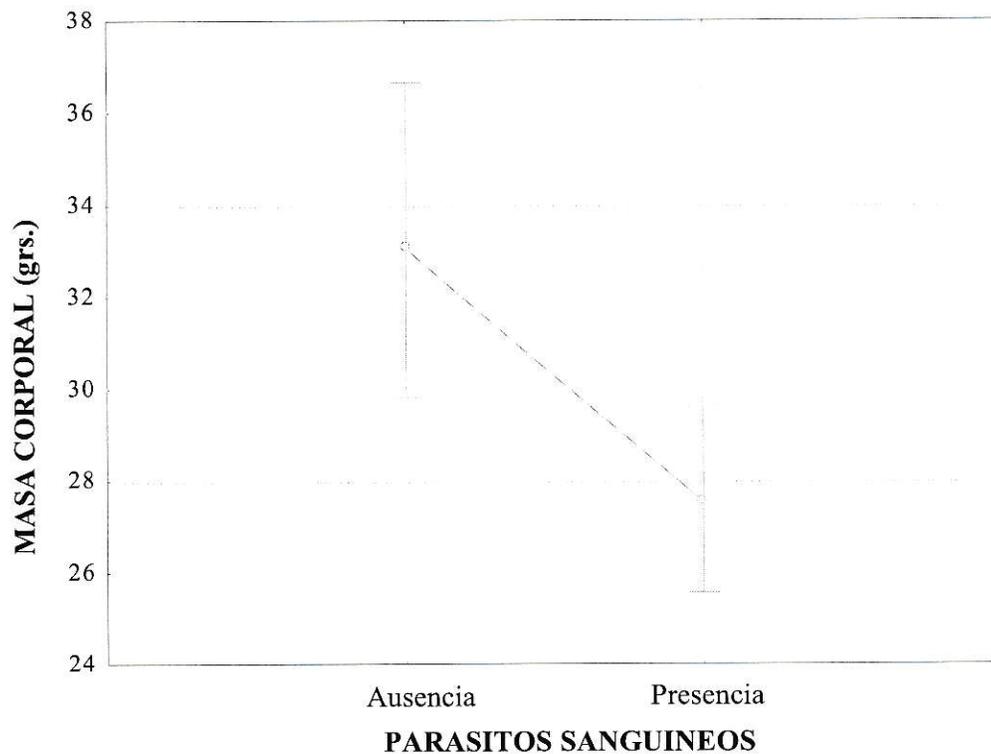


Figura 3. Masa corporal en individuos de *A. olivaceus* en ausencia y presencia de parásitos sanguíneos en el P.N. Fray Jorge (Datos muestran medias  $\pm$  1 EE, n = 10).

De igual manera, no se observó efecto de los parásitos sanguíneos y la carga de ectoparásitos sobre la masa corporal de los individuos de *T. elegans*, sin embargo se observa que los machos difieren significativamente de las hembras en relación a la masa corporal en el P.N. Fray Jorge y en todas las localidades juntas (Tabla 5, Figura 4 y 5).

Tabla 5. Diferencias de la masa corporal entre el sexo, la presencia/ausencia de parásitos sanguíneos y la carga de ectoparásitos de los individuos de *T. elegans*.

Localidad	Efecto	GL	W	p
Qda. de la Plata	Carga de ectoparásitos	1	0,09	0,76
	Sexo	1	15,72	< 0,001***
	Parásitos sanguíneos	1	0,00	0,986
	Sexo * Parásitos sanguíneos	1	1,94	0,163
Todas juntas	Carga de ectoparásitos	1	1,15	0,284
	Sexo	1	7,29	0,006**
	Parásitos sanguíneos	1	0,81	0,369
	Sexo * Parásitos sanguíneos	1	0,10	0,748

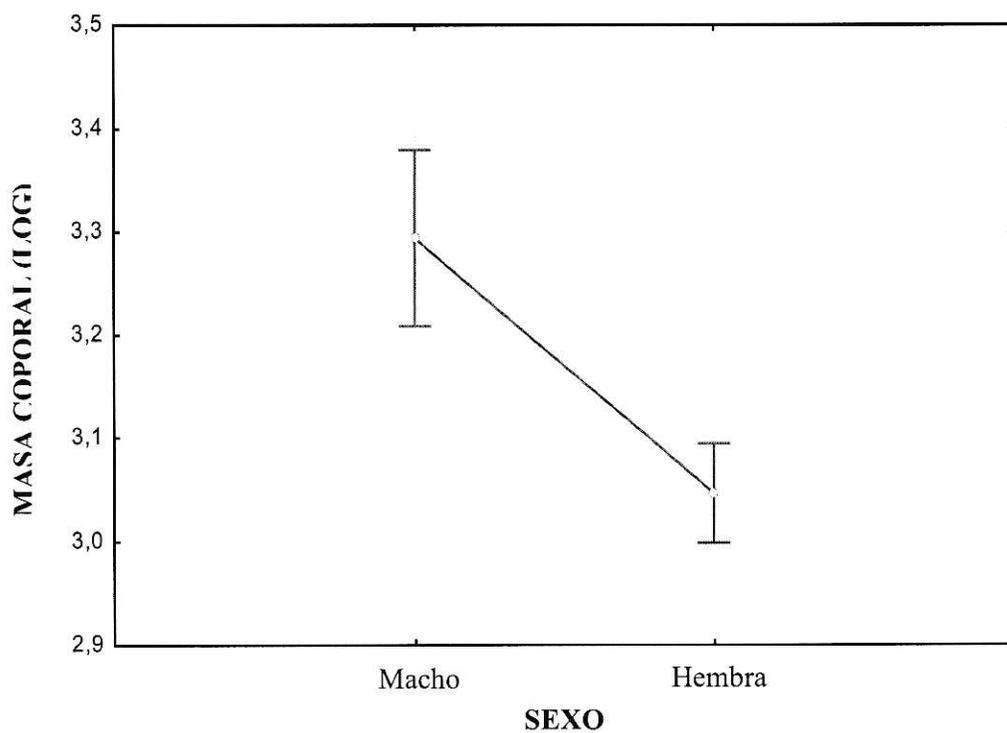


Figura 4. Masa corporal en individuos de ambos sexos de *T. elegans* de la localidad Quebrada de la Plata (Datos muestran medias  $\pm$  1 EE, n = 26).

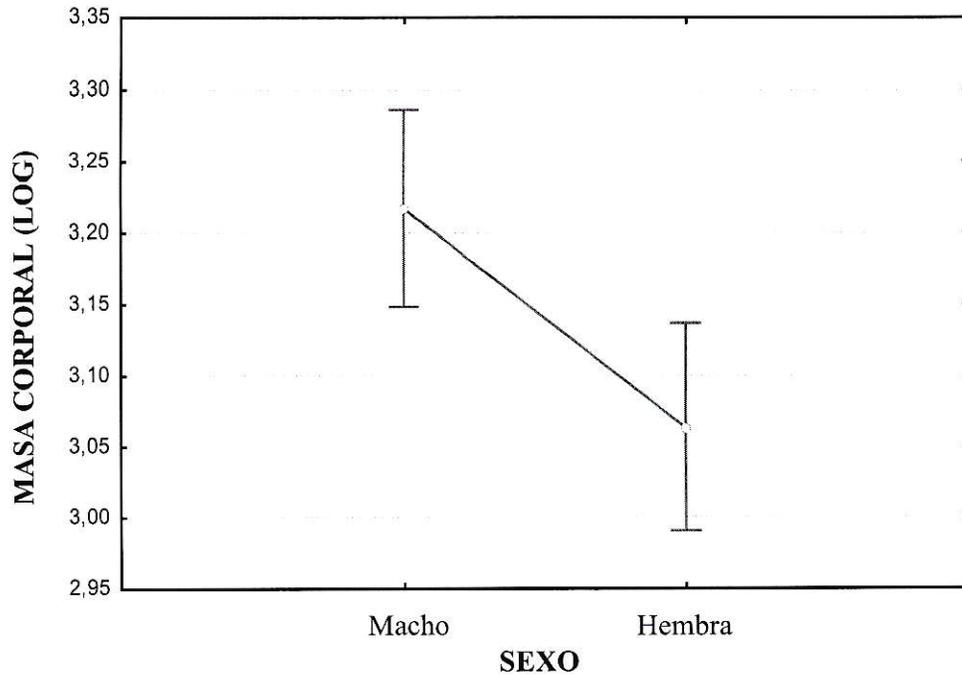


Figura 5. Masa corporal en individuos de ambos sexos de *T. elegans* para todas las localidades juntas (Datos muestran medias  $\pm$  1 EE, n = 44).

Finalmente, se encontró que la presencia de parásitos sanguíneos tiene un efecto negativo sobre la capacidad de almacenar lípidos en la cola de los individuos de *T. elegans* (Tabla 6, Figura 6). Así mismo, la interacción de los factores sexo y parásitos sanguíneos también mostraron un efecto sobre el grosor de la cola, donde las hembras en ausencia de parásitos sanguíneos presentan colas más gruesas que hembras en presencia de parásitos sanguíneos. Mientras que el grosor de la cola de los machos no varía en relación a presencia o ausencia de parásitos sanguíneos.

Tabla 6. Diferencias de la reserva de lípidos entre el sexo, los parásitos sanguíneos y la carga de ectoparásitos de los individuos de *T. elegans*.

Efecto	GL	W	p
Carga de ectoparásitos	1	1,977	0,159
Sexo	1	0,229	0,632
Parásitos sanguíneos	1	5,642	0,017*
Sexo * Parásitos sanguíneos	1	7,077	0,008**

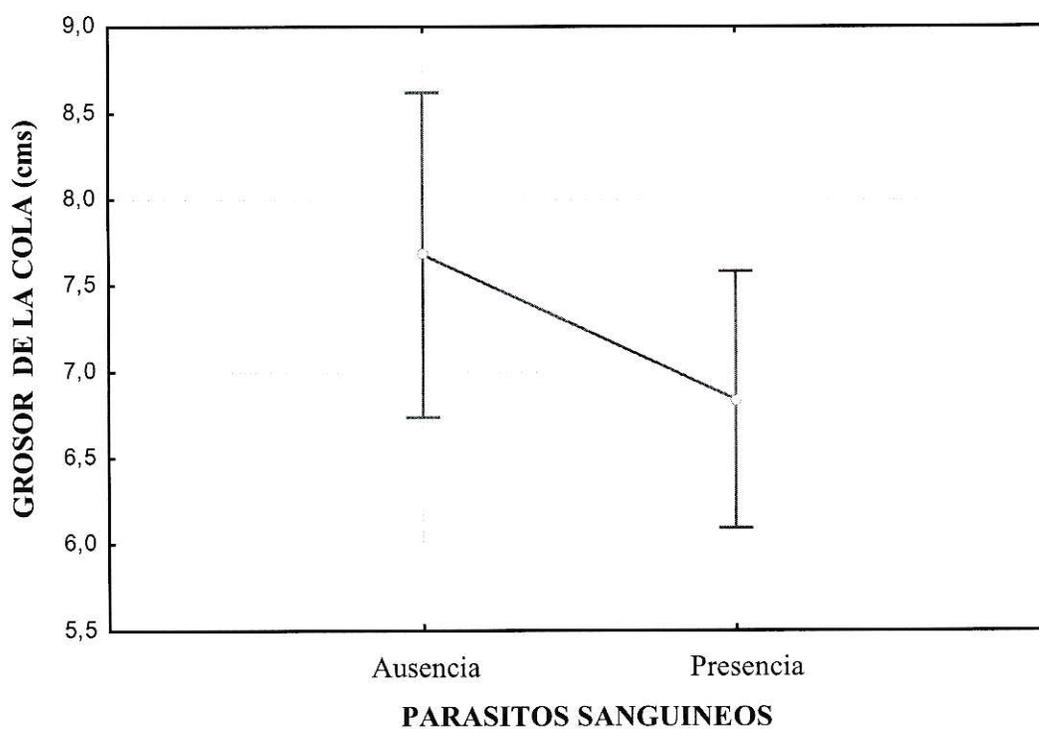


Figura 6. Grosor de la cola de los individuos de *T. elegans* en ausencia y presencia de parásitos sanguíneos (Datos muestran medias  $\pm$  1 EE, n = 44).

## DISCUSION

### *Parasitismo sesgado por sexo*

En el presente estudio, se observó que la carga de ectoparásitos no difiere entre sexos en *A. olivaceus*, sin embargo, en *T. elegans* se observó que en individuos del P.N. Fray Jorge, las hembras tuvieron mayor carga de ectoparásitos que los machos. Así mismo, al comparar si la presencia/ausencia de parásitos sanguíneos difiere con el sexo, se observó que las hembras se encuentran proporcionalmente más infectadas con parásitos sanguíneos que los machos en ambas especies de hospederos. Estos resultados no coinciden con las diversas hipótesis propuestas para explicar el dimorfismo sexual por parasitismo, donde los machos serían más propensos a estar parasitados que las hembras (Moore y Wilson, 2002; Morales-Montor y col. 2004; Brei y Fish, 2003; Wilson y col. 2003). Diversas recomendaciones se han planteado para no generalizar estas hipótesis. Morales-Montor y col. (2004) proponen que existe una red compleja de reacciones moleculares y celulares de los sistemas neuroendocrinos e inmunológicos responsables de la interacción parásito-hospedero y que la respuesta inmune adaptativa no es la única responsable del parasitismo sesgado a los machos. Por otro lado, se propone que cuando los rasgos sexuales secundarios del macho son considerados factores que incrementan las probabilidades de parasitismo (véase Moore y Wilson, 2002), se debe considerar el ámbito de hogar del hospedero como un factor crucial (Brei y Fish, 2003). Si bien en *A. olivaceus* solo se encontraron diferencias en la masa

corporal entre sexos en una localidad (P.N. Fray Jorge), en *T. elegans* se observó que los machos son significativamente más grandes que las hembras cuando se consideraron todas las localidades como un conjunto, lo cual sugiere que la masa corporal podría actuar como un rasgo sexual secundario. Sin embargo, a pesar del aparente dimorfismo sexual en *T. elegans*, los resultados rechazan la hipótesis de una mayor susceptibilidad de los machos frente al parasitismo.

Agüero y Simonetti (1988) observaron que el tamaño del ámbito de hogar de *A. olivaceus* y *T. elegans*, es mayor que el de otras especies de pequeños mamíferos silvestres de Chile, sin embargo, se desconoce si esta característica difiere entre sexos dentro de cada especie. A esto se suma la ausencia de estudios que evalúen los perfiles inmunológicos en relación a la respuesta a diferentes infecciones parasitarias de *A. olivaceus* y *T. elegans*. Es probable que estudios enfocados en evaluar el ámbito de hogar y los perfiles inmunológicos entre sexos otorguen alguna explicación sobre la supremacía de los machos sobre las hembras frente a la presencia de parásitos sanguíneos en las dos especies de pequeños mamíferos evaluadas en este trabajo. Sin embargo, el dimorfismo sexual mediado por parasitismo debería ser asociado con tópicos más amplios (véase Morales-Montor y col. 2004), los cuales podrían influir en la existencia de diferencias intersexuales mediada por el parasitismo, como la evolución de la reproducción sexual (Zuk, 1994), la jerarquía social (Barnard y col. 1998; Gourbal y col. 2001), el comportamiento de apareamiento (Kavaliers y Colwell, 1993; Morales y col. 1996; Willis y Poulin, 2000), las diferencias en funciones fisiológicas y endocrinas (Morales-Montor y col. 2004) y los costos energéticos e inmunológicos de la infección

(Hansen y col. 2003). Estudios a futuro deberían centrarse en evaluar si la interacción de estos factores estaría jugando un papel importante en la existencia de dimorfismo sexual sesgado por macho en estas dos especies de pequeños mamíferos.

#### *Relación entre parásitos y masa corporal de los hospederos*

No se encontró un efecto de la carga de ectoparásitos sobre la masa corporal de las dos especies de hospederos evaluadas. Sin embargo, se observó que individuos de *A. olivaceus* del P.N. Fray Jorge que presentaban mayor masa corporal, estaban menos infectados con parásitos sanguíneos que individuos más pequeños, sugiriendo un efecto negativo del parasitismo sobre la masa corporal de *A. olivaceus*, lo cual coincide con muchos estudios que han evaluado este efecto (Niezen y col. 1995; Arneberg y col. 1996; Van Vuren, 1996; Meagher y Dudek, 2002; Jones y col. 2006; Gorrel y Schulte-Hostedde, 2008). Un grupo de hipótesis propone que hospederos más grandes proveeran una gran variedad de nichos y así pueden albergar una mayor riqueza y/o abundancia de parásitos (Bush y col. 1990, Guégan y col. 1992, Gregory y col. 1996). Sin embargo, estos estudios evaluaron la relación entre parásitos y la masa corporal a nivel inter-específico, sin evidencia de que esta relación se observe a nivel intra-específica, como lo visto en *A. olivaceus*.

Es importante tomar en cuenta que estos resultados se observaron en una población pequeña de *A. olivaceus* (N=10), y no se observaron diferencias en poblaciones mas grandes, así como tampoco, en la otra especie evaluada. Hay que considerar que el hecho de no encontrar un efecto negativo generalizado del parasitismo

sobre la masa corporal podría asociarse a la eventual adaptación de los individuos frente a la infección, incrementando la ingesta de alimento, seleccionando mejor la calidad de este o reduciendo la actividad de forrajeo para así reducir el gasto de energía y una posible exposición a parásitos (Delahay y col. 1995; Kyriazakis y col. 1996; Tripet y Richner, 1997).

Por otro lado, los resultados podrían estar asociados a que la variable “carga de ectoparásitos” estuvo compuesta solo por la abundancia de ectoparásitos. En este estudio no se evaluó la comunidad de endoparásitos intestinales, los cuales pueden tener efectos fisiológicos negativos sobre los procesos gastrointestinales de sus hospederos (Sykes y Coop, 1979; Coop y Holmes, 1996; Coop y Kyriazakis, 1999), provocando la reducción del consumo de alimento (anorexia) en una gran variedad de vertebrados, como anfibios (Goater y Ward, 1992), grandes mamíferos (Poppi y col. 1990; Niezen y col. 1995; Arneberg y col. 1996) y pequeños mamíferos (Mercer y col. 2000; Meagher y Dudek, 2002). Futuros estudios que asocien la parasitosis y la masa corporal de los hospederos de una misma especie deberían incluir el efecto de la abundancia de ectoparásitos y endoparásitos intestinales y sanguíneos.

Es muy importante considerar la interacción del sexo con la masa corporal al evaluar como varía la carga de ectoparásitos en los individuos de una especie de hospedero (véase Harrison y col. 2010). Debido a que en este estudio la carga de ectoparásitos no siguió una distribución normal en las dos especies de hospederos evaluadas, no se pudo evaluar el efecto de la interacción del sexo con la masa corporal sobre la carga de ectoparásitos en *A. olivaceus* y *T. elegans*. Por otro lado, se había

observado que la presencia de parásitos sanguíneos mostró ser mayor en las hembras de ambas especies de hospederos y en individuos de mayor masa en *A. olivaceus*, sin embargo, los datos de tipo “categórico” de presencia/ausencia de parásitos sanguíneos no permiten evaluar el efecto de la interacción entre sexo y masa corporal sobre esta variable. Sería interesante a futuro obtener información sobre la abundancia de parásitos sanguíneos y unificarla con los datos de abundancia de ectoparásitos con el fin de estudiar el efecto de la interacción entre sexo y masa corporal sobre la carga de ectoparásitos.

#### *Efecto de la parasitosis sobre las reservas de lípidos en *Thylamys elegans**

Una característica resaltante de *T. elegans*, es su capacidad de almacenar lípidos en la cola como reserva de energía para la estación invernal (Rosenmann y col. 1980). En este estudio evalué el efecto de la carga de ectoparásitos y presencia/ausencia de parásitos sanguíneos sobre el grosor de la cola de esta especie, encontrando una relación negativa de la presencia de parásitos sanguíneos y el grosor de la cola. Si bien la abundancia de ectoparásitos y la presencia de parásitos sanguíneos no tuvieron ningún efecto sobre la masa corporal de cada individuo, probablemente la presencia de parásitos tendría un efecto negativo sobre la reserva de energía de *T. elegans*. Así mismo, la interacción entre el sexo y los parásitos sanguíneos muestra que las hembras presentan una reducción del grosor de la cola debido a que están, proporcionalmente, más infectadas que los machos, como se menciona anteriormente. Coincidiendo con lo propuesto por Derting y Compton (2003), estos resultados sugieren que individuos más

parasitados estarían reasignando sus reservas nutricionales para invertir más energía en otras funciones, como la respuesta inmune.

## DISCUSION GENERAL

En la presente tesis, se observa que el patrón latitudinal que explica un incremento de la riqueza de especies hacia los trópicos (véase Willig y col. 2003) no se cumple de manera generalizada, y que muchas especies de ectoparásitos y parásitos sanguíneos no siguen este patrón. Aparentemente, la distribución de especies de parásitos no estaría relacionada a una serie de factores abióticos a gran escala (e.g. temperatura, humedad, precipitaciones), ni bióticos intrínsecos de los hospederos (e.g. abundancia relativa, masa corporal). Estos resultados son congruentes con un grupo de estudios que sugieren que este patrón de biodiversidad no es una regla universal para todos los organismos (e.g., Rohde, 1992; Currie, 1991; Chown y col. 2004). Sin embargo, es importante resaltar que la mayoría de estudios que evaluaron la diversidad de parásitos frente a diferentes variables ecológicas, como el gradiente latitudinal, y rechazaron la hipótesis de diversidad de especies en un gradiente latitudinal, usaron como modelo de estudio a endoparásitos intestinales de peces, aunque sus conclusiones han sido consideradas generales para otros tipos de hospederos más allá de los peces (Rohde, 1978; Blaylock y col. 1998; Rohde, 1998; Oliva, 1999; Poulin, 1999; Rohde, 1999). Por lo tanto, es posible que las asociaciones parásito-hospedero, especialmente para endoparásitos (sanguíneos e intestinales) de hospederos homeotermos, aislen a los parásitos de las condiciones ambientales que afectan a sus hospederos, mitigando así los factores ambientales asociados a la latitud. Además, es importante señalar que estudios

sobre comunidades de parásitos en ambientes subtropicales y templados son escasos (véase Willig y col. 2003), por lo cual incrementar el número de estudios en estos ambientes, podría otorgar un mejor entendimiento sobre los patrones de distribución de especies de parásitos a mayor escala.

Por otro lado, muchos estudios proponen que las hembras serían más resistentes que los machos frente al parasitismo (Addis, 1946; Schalk y Forbes, 1997; Moore y Wilson, 2002; Brei y Fish, 2003; Wilson y col. 2003; Morand y col. 2004). Sin embargo, en el presente estudio se observó un patrón inverso, donde las hembras están más infectadas que los machos. Estos resultados coinciden con las diversas recomendaciones planteadas para no generalizar las hipótesis sobre la así llamada supremacía de las hembras (Morales-Montor y col. 2004), donde se propone que existe una red compleja de reacciones a nivel inmunológico de los individuos interactuantes (ie., entre parásito y hospedero). Aparentemente esta hipótesis no se cumple para todos los mamíferos donde se observa un aparente dimorfismo sexual de algún rasgo sexual secundario, como la masa corporal, y a futuro los estudios deberían evaluar esta hipótesis analizando que supuestos presenta esta hipótesis sobre la supremacía de las hembras frente al parasitismo.

La presente tesis parece ser el primer estudio que pone a prueba un amplio número de variables ambientales y características intrínsecas de hospederos mamíferos para evaluar la distribución de los parásitos a una escala regional e intraespecífica. Estudios a futuro deberían integrar una mayor gama de especies de parásitos y hospederos, y evaluar otras variables a nivel local, como temperatura, humedad y estructura de madrigueras y nidos.

## BIBLIOGRAFIA

- Addis, C.J. 1946. Experiments on the relation between sex hormones and the growth of tapeworms (*Hymenolepis diminuta*) in rats. *J. Parasitol.*, 32: 574-580.
- Agüero, T. Y Simonetti, J. 1988. Home range assessment: a comparison of five methods. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 61: 223-229.
- Alarcón M. E. 2003. Fleas (Insecta: Siphonaptera) on three species of rodent at Concepción, VIII Region-Chile. *Gayana*, 67: 16-24.
- Alarcón, M. E. 2000. Present state of the knowledge of Siphonaptera in Chile (Insect: Siphonaptera). *Gayana*, 64: 1-17.
- Altizer, S., Harvell, D., Y Friedle, E. 2003. Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity. *Trends Ecol. Evol.*, 18: 589-596.
- Anderson, R. Y May, R. 1991. Infectious diseases of humans: Dynamics and control. Oxford University Press, pp 757.
- Angelakis, E., Billeter, S. A., Breitschwerdt, E. B., Chomel, B. B. Y Raoult, D. 2010. Potential for Tick-borne Bartonelloses. *Emerg. Infec. Dis.*, 16: 385-391.

Arana, M., Ruíz-Luna, M., Santa María, S. Y Ramirez, O. 2006. Population fluctuations of the house mouse in a Peruvian loma and the functional response of burrowing owls. *Austral Ecol.*, 31: 956-963.

Armesto J., Villagrán, C. Y Arroyo, M. K. 1996. Ecología de los bosques nativos de Chile. Editorial universitario, Universidad de Chile. Santiago, Chile.

Arneberg, P. 2002. Host population density and body mass as determinants of species richness in parasite communities: Comparative analyses of directly transmitted nematodes of mammals. *Ecography*, 25: 88-94.

Arneberg, P., Folstad, I. Y Karter, A.J. 1996. Gastrointestinal nematodes depress food intake in naturally infected reindeer. *Parasitol.*, 112: 213–219.

Barnard, C.J., Behnke, J.M., Gage, A.R., Brown, H. Y Smisthurst, P.R. 1998. The role of parasite-induced immunodepression, rank and social environment in the modulation of behaviour and hormone concentration in male laboratory mice (*Mus musculus*). *Pro. R. Soc. Lon. Biol. Sci.*, 265: 693-701.

Barros-Battesti, D., Yoshinari, N., Bonoldi, V. Y Gomes, A. 2000. Parasitism by *Ixodes didelphidis* and *I. loricatus* (Acari: Ixodidae) on small wild animals from the Atlantic Forest in state of Sao Paulo, Brazil. *J. Med. Entomol.*, 37: 820-827.

Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349-368.

- Begon, M., Harper, J. L. Y Townsend, C.R. 1988. Ecología: individuos, poblaciones y comunidades. Omega, Barcelona, España.
- Beveridge, I., Presidente, P. Y Speare, R. 1985. Parasites and associated pathology of the swamp wallaby, *Wallabia bicolor* (Marsupialia). *J. Wildl. Dis.*, 21: 377-385.
- Billeter, S. A., Levy, M. G., Chomel, B. B. Y Breitschwerdt, E. B. 2008. Vector transmission of Bartonella species with emphasis on the potential for tick transmission *Med., Vet. Entomol.*, 22: 1-15.
- Blaylock, R. B., Margolis, L., Y Holmes J. C. 1998. Zoogeography of the parasites of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*) in the north-east Pacific. *Can. J. Zool.*, 76: 2262-2273.
- Boulouis, P. H. J., Marignac, G., Haddad, N., Mailard, R. Y Chomel, B. 2008. Animal reservoirs and primary hosts of *Bartonella*. *Bull. Acad. Vét. France*, 161: 211-220.
- Brei, B. Y Fish, D. 2003. Comment on "Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals". *Science*, 300: 55a.
- Brown, J. H. Y Lomolino, M. V. 1998. Biogeography. MA: Sinauer. 2nd ed., Sunderland.
- Bozinovic, F., Rojas, J.M., Broitman B.R. Y Vásquez, R.A. 2009. Basal metabolic rate is correlated with hábitat productivity among populations of degus *Octodon degus*. *Comp. Bioch. & Phys. A*, 152: 560-546.

Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. Y Shostak, A. W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J. Parasitol.*, 83: 575-583.

Bush, A.O., Aho, J.M. Y Kennedy, C.R. 1990. Ecological versus Phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. *Evol. Ecol.*, 4: 1-20.

Canals, M. Y Cattán, P. 2008. Zoología Médica II. Editorial Universitaria, Universidad de Chile. Santiago, Chile.

Cattán, P. 1992. Estructura comunitaria de helmintos parásitos de roedores simpátridos: papel de factores filogenéticos y ecológicos. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Caro, A., Combes, C. Y Euzet, L. 1997. What makes a fish a suitable host for Monogenea in the Mediterranean? *J. Helminthol.*, 71: 203-210.

Cavieres, G. Y Sabat, P. 2008. Geographic variation in the response to thermal acclimation in Rufous-collared Sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity correlated? *Func. Ecol.*, 22: 509-515.

Chown, S., Sinclair, B., Leinaas, H. Y Gaston, K. 2004. Hemispheric asymmetries in biodiversity - A serious matter for ecology. *PLoS Biol.*, 2: 1701-1707.

CONAF. 1997. Plan de Manejo: Parque Nacional Llanos del Challe. Documento de trabajo N° 250.

CONAF. 1998. Plan de Manejo: Parque Nacional Fray Jorge. Documento de trabajo N° 297.

CONAF. 2002. Plan de Manejo: Parque Nacional Pan de Azúcar. Documento de trabajo N° 373.

Coop, R.L. Y Holmes, P.H. 1996. Nutrition and parasite interaction. *Int. J. Parasitol.*, 26: 951-962.

Coop, R.L. Y Kyriazakis, I. 1999. Nutrition–parasite interaction. *Vet. Parasitol.*, 84: 187-204.

Corwin, D., Clifford, C.M. Y Keirans, J.E. 1979. An improved method for cleaning and repairing ticks for examination with the scanning electron microscope. *J. Med. Entomol.*, 16: 352-253.

Cotté, V., Bonnet, S., Le Rhun, D., Le Naour, E., Chauvin, A., Boulouis, J.H., Lecuelle, B., Lilin, T. Y Vayssier-Taussat, M. 2008. Transmission of *Bartonella henselae* by *Ixodes ricinus*. *Emerg. Infec. Dis.*, 14: 1074-1080.

Currie, D. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *Am. Nat.*, 137: 27-49.

Currie, D. J. Y Paquin, V. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329: 326–27.

Degen, A. 2008. Effect of macroparasites on the energy budget of small mammals. En S. Morand, B. Krasnov y R. Poulin (eds), *Micromammals and Microparasites: from evolutionary ecology to management*. pp 371-399. Springer, Tokyo.

Delahay, R.J., Speakman, J.R. y Moss, R. 1995. The energetic consequences of parasitism: effects of a developing infection of *Trichostrongylus tenuis* (Nematoda) on red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) energy balance, body weight and condition. *Parasitol.*, 110: 473-482.

Derting, T. Y Compton, S. 2003. Immune response, not immune maintenance, is energetically costly in wild white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). *Physiol. Biochem. Zool.*, 76: 744-752.

di Castri, F. Y Hajek, E. R. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile.

Díaz, M., Flores, D. Y Barquez, R. 1998. *Instrucciones para la preparación y conservación de Mamíferos*. Programa de Investigaciones de Biodiversidad Argentina (PIDBA). Publicaciones especiales N°1, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán y CONICET. Tucumán, Argentina.

Dirección General de Aguas. 2004. *Cuenca Río Loa. Diagnostico y clasificación de los cursos y cuerpos de agua según objetivos de calidad*, Ministerio de Obras Públicas, Chile.

- Durden, L. A., Ellis, B. A., Bank, C. W., Crowe, J. D. Y Oliver Jr., J. H. 2004. Ectoparasites of gray squirrels in two different habitats and screening of selected ectoparasites for bartonellae. *J. parasitol.*, 90: 485-489.
- Feliu, C., Renaud, F., Catzefflis, F., Hugot, J-P., Durand, P. Y Morand, S. 1997. Comparative analysis of parasite species richness of Iberian rodents. *Parasitol.*, 115: 453-466.
- Fitze, P., Tschirren, B. Y Richner, H. 2004. Life history and fitness consequences of ectoparasites. *J. Anim. Ecol.*, 73: 216-226.
- Folstad, I. Y Karter, A.J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.*, 139: 603-622.
- Fredes, F. 2008. Pulgas. En M. Canals y P. Catán (eds), *Zoología Médica II*. pp. 255-269. Editorial Universitaria, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Furman, D.P. 1972. Laelapid mites (Laelapidae: Laelapinae) of Venezuela. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 27: 1-58.
- Galmarini, A.C. 1961. Caracterización climática de la Provincia de la Pampa. CAFADE. Operación Carnes. Publ. Técnica, N° 13. Buenos Aires.
- Gaston, K. J. 1996. *Biodiversity: biology of numbers and difference*. Blackwell, Sci. Oxford.

- Goater, C.P. Y Ward, P.I. 1992. Negative effects of *Rhabdias bufonis* (Nematoda) on the growth and survival of toads (*Bufo bufo*). *Oecologia*, 89: 161–165.
- González-Acuña, D. 2008. Garrapatas (Acari: Ixodoidea). En M. Canals y P. Catán (eds), *Zoología Médica II*. pp 213-236. Editorial Universitaria, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- González-Acuña, D. A., Moreno, L. Y Guglielmone, A. 2008. First report of *Ornithodoros spheniscus* (Acari: Ixodoidea: Argasidae) from the Humbolt penguin in Chile. *Syst. Appl. Acarol.*, 13: 120-122.
- González-Acuña, D. A, Valenzuela, G, Moreno, L., Ardiles, K. Y Guglielmone, A. 2006. Nuevos hospederos para las garrapatas *Amblyomma tigrinum* y *Rhipicephalus sanguineus* (Acari: Ixodidae) en Chile. *Archivos de medicina veterinaria*, 38: 273-275.
- González-Acuña, D. Y Guglielmone, A. 2005. Ticks (Acari: Ixodidae: Argasidae, Ixodidae) of Chile. *Exp. Appl. Acarol.*, 35:147–163
- Gorrell, J. Y Schulte-Hostedde, A. 2008. Patterns of parasitism and body size in red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*). *Can.J. Zool.*, 86: 99-107.
- Gourbal, B.E., Righi, M., Petit, G. Y Gabrion C. 2001. Parasite altered host behavior in the face of a predator: Manipulation or not? *Parasitol. Research*, 87: 186-192.
- Gregory, R. D., Keymer, A. E. Y Harvey, P. H. 1996. Helminth parasite richness among vertebrates. *Biodivers. Conserv.*, 5: 985-997.

- Guégan, J.F, Lambert, A, Lévêque, C., Combes, C. Y Euzet, L. 1992. Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes? *Oecologia*, 90: 197-204.
- Guglielmone, A. A., Nava, S., Bazán-León, E. A., Vásquez, R. A. Y Mangold, A. J. 2010. Redescription of the male and description of the female of *Ixodes abrocomae* Lahille, 1916 (Acari: Ixodidae). *Syst. Parasitol.*, 77: 153-160.
- Guglielmone, A. A., González-Acuña, D., Autino, A. G., Venzal, J. M., Nava, S. Y Mangold, A. J. 2005. *Ixodes sigelos* Keirans, Clifford y Corwin, 1976 (Acari: Ixodidae) in Argentina and southern Chile. *Syst. Appl. Acarol.*, 10: 37-40.
- Guglielmone, A., Estrada-Peña, A., Keirans, J. E. Y Robbins G. 2003. Ticks (Acari: Ixodidae) of the Neotropical Zoogeographic Region. *Int. Cons. Ticks Tick-Borne Dis.* Atalanta, Houten, The Netherlands, pp. 174.
- Hamilton, W. Y Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science*, 218: 384-387.
- Hanssen, S.A., Folstad, I. Y Erikstad, K.E. 2003. Reduced immunocompetence and cost of reproduction in common eiders. *Oecologia*, 136: 457-464.
- Harrison, A., Scantlebury, M. Y Montgomery, W.I. 2010. Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Oikos*, 119: 1099-1104.

- Hart, B.L. 1990. Behavioral adaptations to pathogens and parasites: five strategies. *Neurosci. Biobehav. Rev.*, 14: 273–294.
- Hastriter, M. W. 2001. Fleas (Siphonaptera: Ctenophthalmidae and Rhopalopsyllidae) from Argentina and Chile with two new species from the Rock Rat, *Aconaemys fuscus*, in Chile. *Ann. Carnegie Mus.*, 70: 169-178.
- Hastriter, M. W., Alarcón, M. E. Y Whiting, M. F. 2001. A collection of fleas (Siphonaptera) from the San Martin Reserve, Valdivia Province, Chile. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 103: 437-443.
- Hoogstraal, H. 1985. Argasid and nuttalliellid ticks as parasites and vectors. *Adv. Parasitol.*, 24: 135-238.
- Hopkins, G. H. Y Rothschild, M. 1956. An illustrated catalogue of Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Volume II. Cotopsyllidae, Vermipsyllidae, Stephanocircidae, Ischnopsyllidae, Hypsophthalmidae, and Xiphiopsyllidae. British Museum (Natural History), London.
- Hsu, M. H., Hsu, T. C. Y Wu, W. J. 2002. Distribution of cat fleas (Siphonaptera: Pulicidae) on the cat. *J. Med. Entomol.*, 39: 685-688
- Hubálek, Z., Halouzka, J. Y Juøicová, Z. 2003. Host-seeking activity of ixodid ticks in relation to weather variables. *J Vector Ecol.*, 28: 159-165.
- Iriarte, A. 2008. Mamíferos de Chile. Lynx Edicions. Barcelona, España, 440 pp.

Jacomo, V., Kelly, P. J. Y Raoult, D. 2002. Natural history of *Bartonella* infections (an exception to Koch's postulate). *Clin. Diagn. Lab. Immunol.*, 9: 8-18.

Johnson, P. T. 1957. A classification of the Siphonaptera of South America with descriptions of new species. *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 5: 298.

Jones, O.R., Anderson, R.M. Y Pilkington, J.G. 2006. Parasite-induced anorexia in a free-ranging mammalian herbivore: an experimental test using Soay sheep. *Can. J. Zool.*, 84: 685-692.

Kavaliers, M. Y Colwell, D.D. 1995. Reduced spatial learning in mice infected with the nematode *Heligmosomoides polygyrus*. *Parasitol.*, 110: 591- 597.

Keirans, J. E, Clifford, C. M. Y Corwin, D. 1976. *Ixodes sigelos*, n. sp. (Acarina: Ixodidae), a parasite of rodents in Chile, with a method for preparing ticks for examination by scanning electron microscopy. *Acarologia*, 18: 217-225.

Kohls, G. M. 1969. *Ixodes taglei* n. sp. (Acarina: Ixodidae) a parasite of the deer, *Pudu pudu* (Wol.), in Chile. *J. Med. Entomol.*, 6: 280-283.

Krasnov, B., Poulin, R. Y Morand, S. 2008. Patterns of macroparasite diversity of small mammals. En S. Morand, B. Krasnov y R. Poulin (eds), *Micromammals and Microparasites: from evolutionary ecology to management*. pp 197-232. Springer.

Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S. Y Degen, A. A. 2004a. Flea species richness and parameters of host body, host geography and host "milieu". *J. Anim. Ecol.*, 73: 1121-1128.

Krasnov, B., Shenbrot G., Khokhlova, I. Y Poulin, R. 2004b. Relationship between abundance and the taxonomic distance among a parasites host species: An example with fleas parasitic on small mammals. *Inter. J. Parasitol.*, 34: 1289-1297.

Kyriazakis, I., Anderson, D.H., Oldham, J.D., Coop, R.L. Y Jackson, F. 1996. Long-term subclinical infection with *Trichostrongylus colubriformis*: effects on food intake, diet selection and performance of growing lambs. *Vet. Parasitol.*, 61: 297-313.

Lahille, F. 1916. Descripción de un nuevo ixódido chileno. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 20: 107-108.

Lareschi, M., Autino, A., Ezquiaga, C., Díaz, M. Y Barquez, R. 2007. Nuevos registros de pulgas parásitas de marsupiales (Didelphimorphia: Didelphidae) en el noroeste argentino. XXI Jornadas Argentinas de Mastozoología. pp. 238.

Lessells, C.M. 1991. The evolution of life histories. En J.R. Krebs y N.B. Davies (eds), *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. pp 32-68. Blackwell.

Linardi, P. M. Y Guimaraes, L. R. 2000. Sifonápteros do Brasil. MZUSP, FAPESP, Sao Paulo, Brasil.

- Lindenfors, P., Nunn, C., Jones, K., Cunningham, A., Sechrest, W. Y Gittleman, J. 2007. Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographical range and population density. *Global Ecol. Biogeogr.*, 16: 496-509.
- Loftis, A. D., Gill, J. S., Schriefer, M. E., Levin, M. L., Eremeeva, M. E., Gilhrist, M. J., R. Y Dasch, G. A. 2005. Detection of *Rickettsia*, *Borrelia*, and *Bartonella* in *Carios kelleyi* (Acari: Argasidae). *J. Med. Entomol.*, 42: 473-480.
- Luebert, F. Y Plischoff, P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria. 316 p.
- Macchiavello, A. 1948. Siphonaptera de la Costa Sur-Occidental de América (Primera Lista y Distribución Zoo-geográfica). *Bol. Ofic. Sanit. Panamer.*, 27: 412-460.
- Macchiavello, A. 1954. Reservoirs and vectors of plague. *J. Trop. Med. Hyg.*, 57: 68.
- Maco, V., Maguiña, C., Tirado, A., Maco, V. Y Vidal, J.E. 2004. Carrion's disease (*Bartonellosis bacilliformis*) confirmed by histopathology in the High Forest of Perú. *Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo*, 46: 171-174.
- Marín-Vial, P., González-Acuña, D., Celis-Diez, J.L., Cattán, P. Y Guglielmone, A. 2007. Presence of *Ixodes neuquenensis* Ringuelet 1947 (Acari: Ixodidae) on the endangered Neotropical marsupial Monito del Monte (*Dromiciops gliroides* Thomas, 1894, Microbiotheria: Microbiotheriidae) at Chiloé Island, Chile. *Eur. J. Wildl. Res.*, 53: 73-75.

Masler, E., Zasada, I. Y Sardanelli, S. 2008. Hatching behavior in *Heterodera glycines* in response to low temperature. *Comp. Parasitol.*, 75: 76-81.

Mastropaolo, M., Orcellet, V., Guglielmone, A. Y Mangold, A. J. 2008. *Ixodes pararicinus* Keirans y Clifford 1985 y *Amblyomma tigrinum* Koch, 1884 (Acari: Ixodidae): Nuevos registros para Argentina y Chile. *FAVE - Ciencias Veterinarias*, 7: 67-70.

McCallum, H. Y Dobson, A. 1995. Detecting disease and parasite threats to endangered species and ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 10: 190-194.

McDonald, I.R., Lee, A.K., Than, K.A. Y Martin, R.W. 1986. Failure of glucocorticoid feedback in males of a population of small marsupials (*Antechinus swainsonii*) during the period of mating. *J. Endocrinol.*, 108: 63-68.

Meagher; S. Y Dudek, S. 2002. Effects of *Trichinella spiralis* on survival, total mass, and organ mass of oldfield mice (*Peromyscus polionotus*). *Parasitol.*, 88: 833-838.

Mercer, J., Mitchell, P., Moar, K., Bisgrupot, A., Geissler, S., Bruce, K. Y Chappell, L. 2000. Anorexia in rats infected with the nematode *Nippostrongylus brasiliensis*: experimental manipulations. *Parasitol.*, 120: 641-647.

Merino, S., Vásquez, R.A, Martínez, J., Celis-Diez, J. L., Gutiérrez-Jiménez, L., Ippi, S., Sánchez-Monzálvez, I. Y Martínez-de la Puente, J. 2009. Molecular characterization of

an ancient *Hepatozoon* species parasitizing the ‘living fossil’ marsupial ‘Monito del Monte’ *Dromiciops gliroides* from Chile. *Biol. J. Linn. Soc.*, 98: 568-576.

Merino, S., Moreno, J., Vásquez, R., Martínez, J., Sánchez-Monsálvez, I., Estades, C., Ippi, S., Sabat, P., Rozzi, R. Y McGehee, S. 2008a. Haematozoa in forest birds from southern Chile: Latitudinal gradients in prevalence and parasite lineage richness. *Aust. Ecol.*, 33: 329-340.

Merino, S., Vásquez, R. A., Martínez, J., Celis-Diez, J., Martínez-De la Puente, J., Marin-Vial, P., Sánchez-Monsálvez, I. Y Pierce, M. 2008b. A *Sarcocystid* misidentified as *Hepatozoon didelphydis*: molecular data from a parasitic infection in the blood of the southern Mouse Opossum (*Thylamys elegans*) from Chile. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 55: 536-540.

Merino, S. Y Potti, J. 1996. Weather dependent effects of nest ectoparasites on their bird hosts. *Ecography*, 19: 107-113.

Meynard, A., Palma, R. Y Rivera-Milla, E. 2002. Filogeografía de las llacas del género *Thylamys* (Marsupialia, Didelphidae) en base a secuencias del gen mitocondrial citocromo b. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 75: 299-306.

Møller, A. 1997. Parasitism and the evolution of host life history. En D. Clayton y J. Moore (eds), *Host-parasite evolution: general principles and avian models*. pp 105–127. Oxford University Press, Oxford.

Møller, A. P. 1998. Evidence of larger impact of parasites on hosts in the tropics: investment in immune function within and outside the tropics. *Oikos*, 82: 265-270.

Moore, J. 2002. Parasites and the behavior of animals. Oxford University Press, Oxford.

Moore, S. Y Wilson, K. 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science*, 297: 2015–2018.

Morales, J., Larralde, C., Arteaga, M., Govezensky, T., Romano, M.C. Y Moralli, G. 1996. Inhibition of sexual behavior in male mice infected with *Taenia crassiceps cysticerci*. *J. Parasitol.*, 82: 689-693.

Morales-Montor, J., Chavarria, A., De León, M. A., Del Castillo, L.I., Escobedo, E.G., Sánchez, E.N., Vargas, J.A., Hernández-Flores, M., Romo-González, T. Y Larralde, C. 2004. Host gender in parasitic infections of mammals: An evaluation of the female host supremacy paradigm. *J. Parasitol.*, 90: 531–546.

Moran, M.D. 2003. Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. *Oikos*, 100: 403-405.

Morand, S. Y Harvey, P. H. 2000. Mammalian metabolism, longevity and parasite species richness. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267: 1999-2003.

Morand, S. Y Poulin, R. 1998. Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evol. Ecol.*, 12: 717-727.

Morand, S., Goüy de Bellocq, J., Stanko, M. Y Miklisova, D. 2004. Is sex-biased ectoparasitism related to sexual size dimorphism in small mammals of central Europe? *Parasitol.*, 129: 505-510.

Morand, S., Krasnov, B. R., Poulin, R. Y Degen, A. A. Micromammals and Macroparasites: Who is who and how do they interact? En S. Morand, B. Krasnov y R. Poulin (eds), *Micromammals and Microparasites: from evolutionary ecology to management*. pp 3-12, Springer.

Moreno, L. 2010. Patrones de estructuración de las comunidades de ectoparásitos en *Milvago chimango* (Falconidae, Caracarinae) en Chile. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Mullens, B., Owen, J., Heft, D. Y Sobeck, R. 2005. Culicoides and other biting flies on The Palos Verdes Peninsula of southern California, and their possible relationship to equine dermatitis. *J. Am. Mosquito Control Assoc.*, 21: 90-95.

Muñoz-Pedreros, A. Y Yáñez, J. 2009. Mamíferos de Chile. CEA ediciones.

Muñoz-Pedreros, A. Y Yáñez, J. 2000. Mamíferos de Chile. CEA ediciones.

Muñoz-Pedreros, A. 1992. Ecología del ensamblaje de micromamíferos en un agroecosistema forestal de Chile central: una comparación latitudinal. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 65: 417-428.

- Niezen, J.H., Waghorn, T.S., Charleston, W.A.G. Y Waghorn, G.C. 1995. Growth and gastrointestinal nematode parasitism in lambs grazing either lucerne (*Medicago sativa*) or sulla (*Hedysarum coronarium*) which contains condensed tannins. *J. Agric. Sci.*, 125: 281-289.
- Nowak, R. M. 1999. Walker's mammals of the world. Volume II, sixth edition. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1936 pp.
- Nunn, C., Altizer, S., Sechrest, W. Y Cunningham, A. 2005. Latitudinal gradients of parasite species richness in primates. *Divers. Distrib.*, 11: 249-256.
- Olalquiaga Fauré, G. 1951. Tres garrapatas de Chile. *Agricultura Técnica*, 10: 55.
- Oliva, M. E. 1999. Metazoan parasites of the Jack Mackerel *Trachurus murphyi* (Teliostei, Carangidae) in a latitudinal gradient from South America (Chile and Perú). *Parasite*, 6: 223-230.
- Palma, R.L. 1978. Slide-mounting of lice: A detailed description of the Canada balsam technique. *New Zeal. Entomol.*, 6: 432-436.
- Pérez-Martínez, L., Venzal, J.M., González-Acuña, D., Portillo, A., Blanco, J.R. Y Oteo, J.A. 2009. *Bartonella rochalimae* and other *Bartonella* spp. in fleas, Chile. *Emerg. Infect. Dis.*, 15: 1150-1152.
- Pianka E. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Am. Nat.*, 100: 33-46.

Poppi, D., Sykes, A. Y Dynes, R. 1990. The effect of endoparasitism on host nutrition: the implications for nutrient manipulation. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.*, 50: 237-243.

Poulin, R. Y Morand, S. 2004. Parasite biodiversity. Smithsonian Inst. Press, Washington.

Poulin, R. 1999. Speciation and diversification of parasite lineages: an analysis of congeneric parasite species in vertebrates. *Evol. Ecol.*, 13: 455-67.

Poulin, R. 1996. Richness, nestedness and randomness in parasite infracommunity structure. *Oecologia*, 105, 545-551.

Poulin, R. 1995. Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecol. Monogr.*, 65: 283-302.

Price, P. 1990. Host populations as resource defining parasite community organization. En G. Esch, A. Bush y J. Aho (eds), Parasite communities: patterns and processes. pp. 21-40. Chapman and Hall.

Queller, D.C. 1997. Why do females care more than males? *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264: 1555-1557.

Radovsky, F. J. Y Gettinger, D. 1999. Acanthochelinae, new Subfamily (Acari: Parasitiformes: Laelapidae), with redescription of *Acanthochela chilensis* Ewing and description of a new genus and species from Argentina. *Inter. J. Acarol.*, 25: 77-90.

Randall, D., Burggren, W. Y French, K. 1997. *Animal Physiology: Mechanisms and adaptations*, 4th ed. W. H. Freeman and Company.

Reif, V., Jungell, S., Korpimäki, E., Tornberg, R. Y Mykra, S. 2004. Numerical response of common buzzards and predation rate of main and alternative prey under fluctuating food conditions. *Ann. Zool. Fennici.*, 41: 599-607.

Robinson, N. 1966. *Solar Radiation*. Elsevier, New York.

Rohde, K. 1999. Latitudinal gradients in species diversity and Rapoport's rule revisited: a review of recent work and what can parasites teach us about the causes of the gradients? *Ecography*, 22: 593-613.

Rohde, K. 1998. Latitudinal gradients in species diversity: area matters, but how much? *Oikos*, 82: 184-90.

Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65: 514-27.

Rohde, K. 1978. Latitudinal gradients in species diversity and their causes. II. Marine parasitological evidence for a time hypothesis. *Biol. Zbl.*, 197: 405-18.

Rosenman, M., Barahona, P. Y Contreras, L.C. 1980. Metabolismo energético y sopor en *Marmosa elegans*. *Arch. Biol. Med. Exp.*, 13: R105.

Rosenzweig, M. L. 1995. Species Diversity in Space and Time. Cambridge Univ. Press., Cambridge.

Rossanigo, C. Y Gruner, L. Relative effect of temperature and moisture on the development of strongyle eggs to infective larvae in bovine pats in Argentina. *Vet. Parasitol.*, 55: 317-325.

Rozas, M., Botto-Mahan, C., Coronado, X., Ortiz, S., Cattán, P. Y Solari, P. 2007. Coexistence of *Trypanosoma cruzi* Genotypes in Wild and Periodomestic Mammals in Chile. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 77: 647-653.

Rozas, M., Botto-Mahan, C., Coronado, X., Ortiz, S., Cattán, P. Y Solari, A. 2005. *Trypanosoma cruzi* infection in wild mammals from a chagasic area of Chile. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 73: 517– 519.

Ruiz del Río, A. 1938. Contribución a Estudio de las Enfermedades Parasitarias Humanas transmitidas por las Ratas en Concepción. Tesis de Grado para optar al título de Médico-Cirujano en la Universidad de Chile.

Sálek, M., Svobodová, J., Bejcek, V. Y Albrecht, T. 2004. Predation on artificial nests in relation to the numbers of small mammals in the Krusné hory Mts, the Czech Republic. *Folia Zool.*, 53: 312-18.

Salkeld, D., Trivedi, M. Y Schwarzkopf, L. 2008. Parasite loads are higher in the tropics: temperate to tropical variation in a single host-parasite system. *Ecography*, 31: 538-544.

Sangioni, L. A., Horta, M. C., Vianna, M. C., Gennari, S. M., Soares, R. M., Galvão, M. A., Schumaker, T. T., Ferreira, F., Vidotto, O. Y Labruna, M. B. 2005. Rickettsial infection in animals and Brazilian spotted fever endemicity. *Emerg. Infect. Dis.*, 11: 265-270.

Schalk, G. Y Forbes, M.R. 1997. Male biases in parasitism of mammals: effects of study type, host age, and parasite taxon. *Oikos*, 78: 67-74.

Schall, J. Y Smith, T. 2006. Detection of a Malaria parasite (*Plasmodium mexicanum*) in ectoparasites (mites and ticks), and possible significance of transmission. *J. Parasitol.*, 92: 413-415.

Schumaker, T. T. S., Mori, C. M. Y Ferreira, C. S. 1997. Experimental infestation of *Gallus gallus* with *Ornithodoros (Alectorobius) amblus* (Ixodoidea: Argasidae). *J. Med. Entomol.*, 34: 521-526.

Sheldon, B. Y Verhulst, S. 1996. Ecological immunology: Costly parasite defenses and trade offs in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 317-321.

- Simková, A., Sasal, P., Kadlec, D. Y Gelnar, M. 2001. Water temperature influencing dactylogyrid species communities in roach, *Rutilus rutilus*, in the Czech Republic. *J. Helmit.*, 75: 373-383.
- Smit, F.G.A.M. 1987. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). 7. Malacopsylloidea (Malacopsyllidae and Rhopalopsyllidae). Oxford University, Oxford.
- Stanko, M., Miklisova, D., Goüy de Bellocq, J. Y Morand, S. 2002. Mammal density and patterns of ectoparasite species richness and abundance. *Oecologia*, 131: 289-295.
- StatSoft Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7.0. StatSoft, Inc., Tulsa, OK.
- Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *Am. Nat.*, 133: 240-56.
- Strandmann, R. W. Y Wharton, G. W. 1958. Manual of Mesostigmatid Mites. Maryland: Contribution 4 of The Institute of The Acarology. 330 p.
- Sykes, A. Y Coop, R. 1979. Effects of parasitism on host metabolism. En T.B. Council (ed), The management and diseases of sheep. pp 345–347. The British Council/The Common wealth Agricultural Bureaux, London.
- Tripet, F. Y Richner, H. 1997. Host responses to ectoparasites: food compensation by parent blue tits. *Oikos*, 78: 557-561.

- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (ed), Sexual selection and the descent of man. pp 1871-1971. Aldine.
- Turner, J., Gatehouse, C. Y Corey, C. 1987. Does solar energy control organic diversity? Butterflies, moths and the British climate. *Oikos*, 48: 195–205.
- van Herck, H., Baumans, V., Brandt, C., Boere, H., Hesp, A., van Lith, H., Schurink, M. Y Beynen, A. 2001. Blood sampling from the retro-orbital plexus, the saphenus vein and the tail vein in rats: comparative effects on selected behavioural and blood variables. *Lab. Anim.*, 35: 131-139.
- Van Vuren, D. 1996. Ectoparasites, fitness, and social behaviour of yellow-bellied marmots. *Ethology*, 102: 686–694.
- Vitone, N. D., Altizer, S. Y Nunn, C. L. 2004. Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. *Evol. Ecol. Res.*, 6: 183-199.
- Warner, R. D Y Wallace, W. M. 2002. Rocky Mountain spotted fever. *JAVMA*, 221: 1413-1417.
- Willig, M. R. Y Sandlin, E. A. 1991. Gradients of species density and turnover in New World bats: A comparison of quadrat and band methodologies. En M.A. Mares y D.J. Schmidley (eds), Latin American Mammals: Their Conservation, Ecology. pp 81-96. Univ. Okla. Press, Norman, OK.

Willig, M., Kaufman, D. Y Stevens, R. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale and synthesis. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 34: 273-309.

Willis, C. Y Poulin, R. 2000. Preference of female rats for the odours of non-parasitised males: The smell of good genes? *Folia Parasitol.*, 47: 6-10.

Wilson, K., Moore, S.L. Y Owens, I.P.F. 2003. Response to Comment on "Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals". *Science*, 300: 55b.

Zeaiter, Z., Liang, Z, Y Raoult, D. 2002. Genetic classification and differentiation of *Bartonella* species based on comparison of partial *fts* gene sequences. *J. Clin. Microbiol.*, 40: 3641-3647.

Zuk, M. 1994. Immunology and the evolution of behavior. En L.A. Real (ed), Behavioral mechanisms in Evolutionary Ecology. p 354. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

## APENDICES

*Apendice 1.* Correlación entre la abundancia relativa y la masa corporal de *A. olivaceus*, el promedio y varianza ( $\sigma^2$ ) de la temperatura ambiente media (Tam), las precipitaciones (P), el índice de aridez de de Martonne (DMi) y el gradiente latitudinal (medido en UTM) de las localidades donde se capturó *A. olivaceus*, con el índice de riqueza (S) y prevalencia (P%) parasitaria y la abundancia media (AM) de ectoparásitos. La probabilidad de encontrar solo por azar 19 pruebas estadísticamente significativas (con  $p = 0,037$ ) de 168 (calculado a través del proceso de Bernoulli: Moran 2003) es  $p \gg 0,05$ .

Pares de variables	N	R Spearman	t(N-2)	p
S parásitos sanguíneos y AR hospedero	5	-0,600	-1,299	0,285
S ectoparásitos y AR hospedero	5	-0,400	-0,756	0,505
S total parásitos y AR hospedero	5	-0,700	-1,698	0,188
AM ectoparásitos y AR hospedero	5	-0,200	-0,354	0,747
P(%) parásitos sanguíneos y AR hospedero	5	-0,100	-0,174	0,873
P(%) ectoparásitos y AR hospedero	5	0,100	0,174	0,873
P(%) total parásitos y AR hospedero	5	0,100	0,174	0,873
S parásitos sanguíneos y masa corporal hospedero	5	0,900	3,576	0,037
S ectoparásitos y masa corporal hospedero	5	0,000	0,000	1,000
S total parásitos y masa corporal hospedero	5	0,800	2,309	0,104
AM ectoparásitos y masa corporal hospedero	5	0,300	0,545	0,624
P(%) parásitos sanguíneos y masa corporal hospedero	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) ectoparásitos y masa hospedero	5	0,400	0,756	0,505
P(%) total parásitos y masa hospedero	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y latitud	5	-0,400	-0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y T° media anual	5	-0,400	-0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y P media anual	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y Dmi media anual	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ T° entre meses	5	0,000	0,000	1,000
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ P entre meses	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y T° media verano	5	-0,400	-0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y T° media otoño	5	-0,359	-0,666	0,553
S parásitos sanguíneos y T° media invierno	5	-0,400	-0,756	0,505

S parásitos sanguíneos y T° media primavera	5	-0,400	-0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	5	-0,205	-0,363	0,741
S parásitos sanguíneos y P media verano	5	0,359	0,666	0,553
S parásitos sanguíneos y P media otoño	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y P media invierno	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y P media primavera	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ P entre estaciones	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y DMi media verano	5	0,359	0,666	0,553
S parásitos sanguíneos y DMi media otoño	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y DMi media invierno	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y DMi media primavera	5	0,400	0,756	0,505
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	5	0,400	0,756	0,505
S ectoparásitos y latitud	5	-0,100	-0,174	0,873
S ectoparásitos y T° media anual	5	-0,100	-0,174	0,873
S ectoparásitos y P media anual	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y Dmi media anual	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre meses	5	0,300	0,545	0,624
S ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre meses	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y T° media verano	5	-0,100	-0,174	0,873
S ectoparásitos y T° media otoño	5	0,051	0,089	0,935
S ectoparásitos y T° media invierno	5	-0,100	-0,174	0,873
S ectoparásitos y T° media primavera	5	-0,100	-0,174	0,873
S ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	5	0,205	0,363	0,741
S ectoparásitos y P media verano	5	0,308	0,560	0,614
S ectoparásitos y P media otoño	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y P media invierno	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y P media primavera	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre estaciones	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y DMi media verano	5	0,308	0,560	0,614
S ectoparásitos y DMi media otoño	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y DMi media invierno	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y DMi media primavera	5	0,100	0,174	0,873
S ectoparásitos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	5	0,100	0,174	0,873
S total parásitos y latitud	5	-0,300	-0,545	0,624
S total parásitos y T° media anual	5	-0,300	-0,545	0,624
S total parásitos y P media anual	5	0,300	0,545	0,624
S total parásitos y Dmi media anual	5	0,300	0,545	0,624
S total parásitos y $\sigma^2$ T° entre meses	5	0,100	0,174	0,873
S total parásitos y $\sigma^2$ P entre meses	5	0,300	0,545	0,624

S total parásitos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	5	0,300	0,545	0,624
S total parásitos y T° media verano	5	-0,300	-0,545	0,624
S total parásitos y T° media otoño	5	-0,359	-0,666	0,553
S total parásitos y T° media invierno	5	-0,300	-0,545	0,624
S total parásitos y T° media primavera	5	-0,300	-0,545	0,624
S total parásitos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	5	-0,051	-0,089	0,935
S total parásitos y P media verano	5	0,205	0,363	0,741
S total parásitos y P media otoño	5	0,300	0,545	0,624
S total parásitos y P media invierno	5	0,300	0,545	0,624
S total parásitos y P media primavera	5	0,300	0,545	0,624
S total parásitos y $\sigma^2$ P entre estaciones	5	0,300	0,545	0,624
S total parásitos y DMi media verano	5	0,205	0,363	0,741
S total parásitos y DMi media otoño	5	0,300	0,545	0,624
S total parásitos y DMi media invierno	5	0,300	0,545	0,624
S total parásitos y DMi media primavera	5	0,300	0,545	0,624
S total parásitos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y latitud	5	-0,300	-0,545	0,624
AM ectoparásitos y T° media anual	5	-0,300	-0,545	0,624
AM ectoparásitos y P media anual	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y Dmi media anual	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre meses	5	0,100	0,174	0,873
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre meses	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y T° media verano	5	-0,300	-0,545	0,624
AM ectoparásitos y T° media otoño	5	-0,103	-0,179	0,870
AM ectoparásitos y T° media invierno	5	-0,300	-0,545	0,624
AM ectoparásitos y T° media primavera	5	-0,300	-0,545	0,624
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	5	-0,051	-0,089	0,935
AM ectoparásitos y P media verano	5	0,462	0,902	0,434
AM ectoparásitos y P media otoño	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y P media invierno	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y P media primavera	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre estaciones	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y DMi media verano	5	0,462	0,902	0,434
AM ectoparásitos y DMi media otoño	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y DMi media invierno	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y DMi media primavera	5	0,300	0,545	0,624
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	5	0,300	0,545	0,624
P(%) parásitos sanguíneos y latitud	5	-0,900	-3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y T° media anual	5	-0,900	-3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y P media anual	5	0,900	3,576	0,037*

P(%) parásitos sanguíneos y Dmi media anual	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ T° entre meses	5	0,300	0,545	0,624
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ P entre meses	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y T° media verano	5	-0,900	-3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y T° media otoño	5	-0,821	-2,489	0,089
P(%) parásitos sanguíneos y T° media invierno	5	-0,900	-3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y T° media primavera	5	-0,900	-3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	5	0,103	0,179	0,870
P(%) parásitos sanguíneos y P media verano	5	0,872	3,087	0,054
P(%) parásitos sanguíneos y P media otoño	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y P media invierno	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y P media primavera	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ P entre estaciones	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y DMi media verano	5	0,872	3,087	0,054
P(%) parásitos sanguíneos y DMi media otoño	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y DMi media invierno	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y DMi media primavera	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	5	0,900	3,576	0,037*
P(%) ectoparásitos y latitud	5	-0,600	-1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y T° media anual	5	-0,600	-1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y P media anual	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y Dmi media anual	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre meses	5	0,200	0,354	0,747
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre meses	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y T° media verano	5	-0,600	-1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y T° media otoño	5	-0,410	-0,779	0,493
P(%) ectoparásitos y T° media invierno	5	-0,600	-1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y T° media primavera	5	-0,600	-1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	5	0,051	0,089	0,935
P(%) ectoparásitos y P media verano	5	0,718	1,788	0,172
P(%) ectoparásitos y P media otoño	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y P media invierno	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y P media primavera	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre estaciones	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y DMi media verano	5	0,718	1,788	0,172
P(%) ectoparásitos y DMi media otoño	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y DMi media invierno	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y DMi media primavera	5	0,600	1,299	0,285
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	5	0,600	1,299	0,285

P(%) total parásitos y latitud	5	-0,600	-1,299	0,285
P(%) total parásitos y T° media anual	5	-0,600	-1,299	0,285
P(%) total parásitos y P media anual	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y Dmi media anual	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ T° entre meses	5	0,200	0,354	0,747
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ P entre meses	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y T° media verano	5	-0,600	-1,299	0,285
P(%) total parásitos y T° media otoño	5	-0,410	-0,779	0,493
P(%) total parásitos y T° media invierno	5	-0,600	-1,299	0,285
P(%) total parásitos y T° media primavera	5	-0,600	-1,299	0,285
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	5	0,051	0,089	0,935
P(%) total parásitos y P media verano	5	0,718	1,788	0,172
P(%) total parásitos y P media otoño	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y P media invierno	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y P media primavera	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ P entre estaciones	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y DMi media verano	5	0,718	1,788	0,172
P(%) total parásitos y DMi media otoño	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y DMi media invierno	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y DMi media primavera	5	0,600	1,299	0,285
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	5	0,600	1,299	0,285

*Apendice 2.* Correlación entre la abundancia relativa y la masa corporal de *T. elegans*, el promedio y varianza ( $\sigma^2$ ) de la temperatura media (Tam), las precipitaciones (P), el índice de aridez de de Martonne (DMi) y el gradiente latitudinal (medido en UTM) de las localidades donde se capturó *T. elegans*, con el índice de riqueza (S) y prevalencia (P%) parasitaria y la abundancia media (AM) de ectoparásitos.

Pares de variables	N	R	t(N-2)	P
		Spearman		
S parásitos sanguíneos y AR hospedero	3	0,500	0,577	0,667
S ectoparásitos y AR hospedero	3	0,500	0,577	0,667
S total parásitos y AR hospedero	3	0,500	0,577	0,667
AM ectoparásitos y AR hospedero	3	1,000		
P(%) parásitos sanguíneos y AR hospedero	3	1,000		
P(%) ectoparásitos y AR hospedero	3	0,500	0,577	0,667
P(%) total parásitos y AR hospedero	3	1,000		
S parásitos sanguíneos y masa corporal hospedero	3	-1,000		

S ectoparásitos y masa corporal hospedero	3	-1,000		
S total parásitos y masa corporal hospedero	3	-1,000		
AM ectoparásitos y masa corporal hospedero	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y masa corporal hospedero	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) ectoparásitos y masa corporal hospedero	3	-1,000		
P(%) total parásitos y masa corporal hospedero	3	-0,500	-0,577	0,667
S parásitos sanguíneos y latitud	3	1,000		
S parásitos sanguíneos y T° media anual	3	1,000		
S parásitos sanguíneos y P media anual	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y Dmi media anual	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ T° entre meses	3	-0,500	-0,577	0,667
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ P entre meses	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y T° media verano	3	-0,500	-0,577	0,667
S parásitos sanguíneos y T° media otoño	3	0,866	1,732	0,333
S parásitos sanguíneos y T° media invierno	3	1,000		
S parásitos sanguíneos y T° media primavera	3	-0,500	-0,577	0,667
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	3	-0,500	-0,577	0,667
S parásitos sanguíneos y P media verano	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y P media otoño	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y P media invierno	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y P media primavera	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ P entre estaciones	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y DMi media verano	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y DMi media otoño	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y DMi media invierno	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y DMi media primavera	3	-1,000		
S parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	3	-1,000		
S ectoparásitos y latitud	3	1,000		
S ectoparásitos y T° media anual	3	1,000		
S ectoparásitos y P media anual	3	-1,000		
S ectoparásitos y Dmi media anual	3	-1,000		
S ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre meses	3	-0,500	-0,577	0,667
S ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre meses	3	-1,000		
S ectoparásitos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	3	-1,000		
S ectoparásitos y T° media verano	3	-0,500	-0,577	0,667
S ectoparásitos y T° media otoño	3	0,866	1,732	0,333
S ectoparásitos y T° media invierno	3	1,000		
S ectoparásitos y T° media primavera	3	-0,500	-0,577	0,667
S ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	3	-0,500	-0,577	0,667

S ectoparásitos y P media verano	3	-1,000		
S ectoparásitos y P media otoño	3	-1,000		
S ectoparásitos y P media invierno	3	-1,000		
S ectoparásitos y P media primavera	3	-1,000		
S ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre estaciones	3	-1,000		
S ectoparásitos y DMi media verano	3	-1,000		
S ectoparásitos y DMi media otoño	3	-1,000		
S ectoparásitos y DMi media invierno	3	-1,000		
S ectoparásitos y DMi media primavera	3	-1,000		
S ectoparásitos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	3	-1,000		
S total parásitos y latitud	3	1,000		
S total parásitos y T° media anual	3	1,000		
S total parásitos y P media anual	3	-1,000		
S total parásitos y Dmi media anual	3	-1,000		
S total parásitos y $\sigma^2$ T° entre meses	3	-0,500	-0,577	0,667
S total parásitos y $\sigma^2$ P entre meses	3	-1,000		
S total parásitos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	3	-1,000		
S total parásitos y T° media verano	3	-0,500	-0,577	0,667
S total parásitos y T° media otoño	3	0,866	1,732	0,333
S total parásitos y T° media invierno	3	1,000		
S total parásitos y T° media primavera	3	-0,500	-0,577	0,667
S total parásitos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	3	-0,500	-0,577	0,667
S total parásitos y P media verano	3	-1,000		
S total parásitos y P media otoño	3	-1,000		
S total parásitos y P media invierno	3	-1,000		
S total parásitos y P media primavera	3	-1,000		
S total parásitos y $\sigma^2$ P entre estaciones	3	-1,000		
S total parásitos y DMi media verano	3	-1,000		
S total parásitos y DMi media otoño	3	-1,000		
S total parásitos y DMi media invierno	3	-1,000		
S total parásitos y DMi media primavera	3	-1,000		
S total parásitos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	3	-1,000		
AM ectoparásitos y latitud	3	0,500	0,577	0,667
AM ectoparásitos y T° media anual	3	0,500	0,577	0,667
AM ectoparásitos y P media anual	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y Dmi media anual	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre meses	3	0,500	0,577	0,667
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre meses	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y T° media verano	3	0,500	0,577	0,667
AM ectoparásitos y T° media otoño	3	0,000	0,000	1,000

AM ectoparásitos y T° media invierno	3	0,500	0,577	0,667
AM ectoparásitos y T° media primavera	3	0,500	0,577	0,667
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	3	0,500	0,577	0,667
AM ectoparásitos y P media verano	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y P media otoño	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y P media invierno	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y P media primavera	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre estaciones	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y DMi media verano	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y DMi media otoño	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y DMi media invierno	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y DMi media primavera	3	-0,500	-0,577	0,667
AM ectoparásitos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y latitud	3	0,500	0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y T° media anual	3	0,500	0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y P media anual	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y Dmi media anual	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ T° entre meses	3	0,500	0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ P entre meses	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y T° media verano	3	0,500	0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y T° media otoño	3	0,000	0,000	1,000
P(%) parásitos sanguíneos y T° media invierno	3	0,500	0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y T° media primavera	3	0,500	0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	3	0,500	0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y P media verano	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y P media otoño	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y P media invierno	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y P media primavera	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ P entre estaciones	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y DMi media verano	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y DMi media otoño	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y DMi media invierno	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y DMi media primavera	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) parásitos sanguíneos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) ectoparásitos y latitud	3	1,000		
P(%) ectoparásitos y T° media anual	3	1,000		
P(%) ectoparásitos y P media anual	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y Dmi media anual	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre meses	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre meses	3	-1,000		

P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y T° media verano	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) ectoparásitos y T° media otoño	3	0,866	1,732	0,333
P(%) ectoparásitos y T° media invierno	3	1,000		
P(%) ectoparásitos y T° media primavera	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) ectoparásitos y P media verano	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y P media otoño	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y P media invierno	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y P media primavera	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ P entre estaciones	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y DMi media verano	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y DMi media otoño	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y DMi media invierno	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y DMi media primavera	3	-1,000		
P(%) ectoparásitos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	3	-1,000		
P(%) total parásitos y latitud	3	0,500	0,577	0,667
P(%) total parásitos y T° media anual	3	0,500	0,577	0,667
P(%) total parásitos y P media anual	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y Dmi media anual	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ T° entre meses	3	0,500	0,577	0,667
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ P entre meses	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ Dmi entre meses	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y T° media verano	3	0,500	0,577	0,667
P(%) total parásitos y T° media otoño	3	0,000	0,000	1,000
P(%) total parásitos y T° media invierno	3	0,500	0,577	0,667
P(%) total parásitos y T° media primavera	3	0,500	0,577	0,667
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ T° entre estaciones	3	0,500	0,577	0,667
P(%) total parásitos y P media verano	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y P media otoño	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y P media invierno	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y P media primavera	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ P entre estaciones	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y DMi media verano	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y DMi media otoño	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y DMi media invierno	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y DMi media primavera	3	-0,500	-0,577	0,667
P(%) total parásitos y $\sigma^2$ DMi entre estaciones	3	-0,500	-0,577	0,667