

UCH-FC
MA5-B
Y126
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE POSTGRADO

TOPOLOGÍA DE REDES DE INTERACCIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO: MICROMAMÍFEROS Y SU FAUNA PARASITARIA EN CHILE SEMIÁRIDO

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

Facultad de Ciencias

Por

ANDREA PAZ YÁÑEZ MEZA

Director de Tesis: Dra. Carezza Botto

Co- Director de Tesis: Dra. Lucila Moreno

Co- Director de Tesis: Dr. Rodrigo Medel

Mayo, 2015

Santiago - Chile

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata.

ANDREA PAZ YÁÑEZ MEZA

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 6 de abril de 2015

Director de Tesis
Dra. Carezza Botto

Co-Director de Tesis
Dr. Rodrigo Medel

Co-Director de Tesis
Dra. Lucila Moreno



Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Pedro Cattán

Dr. Rodrigo Vásquez

Two handwritten signatures in blue ink. The top signature is large and stylized, and the bottom signature is smaller and more legible, appearing to read "R. Vásquez".

A mi madre por todo y más.

"No se cuida lo que no se ama, no se ama lo que no se conoce"

Rabindranath Tagore

BIBLIOGRAFÍA



Yo, Pachy Yáñez-Meza, nací el 7 de Junio de 1988, en Santiago de Chile. Cursé mi enseñanza básica y media en el Colegio Santa Cruz, institución que me entregó mi educación y mucho más. Pasé la mayoría de mi infancia y adolescencia entre el colegio y el Museo Nacional de Historia Natural, lugar de trabajo de mi madre, la botánica Inés Meza. Con tal incentivo fue casi inevitable que sintiera predilección por las Ciencias de la Naturaleza y la vida en todas sus formas. A los 18 años, en 2007, ya estaba claro que la biología sería mi camino y entré a la Universidad de Chile a estudiar Licenciatura en Ciencias

con mención en Biología a la que di término el 2010. Por azar y fortuna, el 2011 llegué al Laboratorio de Ecología Evolutiva, lugar al que agradezco infinitamente por todas las oportunidades otorgadas para crecer en el ámbito académico y personal. El 2012 entré al programa de Magister en Ciencias Biológicas en la Facultad de Ciencias, años importantísimos en mi formación. Hoy termino esta etapa esperando ser un aporte en la misión de la promoción del conocimiento y conservación del Patrimonio Natural de nuestro país, porque el conocer es el primer paso para valorar y conservar.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi sincero agradecimiento a mi tutora la profesora Carezza Botto por su compañía y paciencia en este proceso. A mi cotutor Rodrigo Medel por sus revisiones y críticas en el análisis de redes. A mi cotutora Lucila Moreno, por su acogida e instrucción en las técnicas de montaje e identificación de ectoparásitos, en la Universidad de Concepción.

A mis revisores, Rodrigo Vásquez y Pedro Cattán, por sus comentarios y sugerencias.

Muy sinceramente, al Dr. Carlos Landaeta-Aqueveque por su enseñanza y apoyo en los protocolos de obtención e identificación de endoparásitos en mi pregrado y postgrado. A la estudiante de pregrado Nicol Quiroga por su ayuda en la recolección e identificación de endoparásitos. Agradezco especialmente a Juan Pablo Oyanedel por su desinteresada ayuda propiciando mi acercamiento al estudio de redes. En este mismo sentido a Vanessa Durán y Gastón Carvallo por sus consejos y sugerencias. A la Dra. M^a. Carolina de la Fuente por su disposición a enseñarme sobre el montaje e identificación de ácaros. Sin ellos, esta tesis no habría visto la luz.

A mi familia, en particular a mi mamá Inés Meza Parra, por su rectitud, honestidad y esfuerzo, porque sin su crianza no sería ni la mitad de lo que soy. A mi abuelo que ya no está, pero seguro me acompaña. A mi abuelita por ser el tronco de mi gran familia, a mis tías, tíos, primos y sobrinos, porque la familia siempre está primero. A mi Cholita por su incondicional amor. Y a mi Feñita de Jesús por ser la luz que llegó en el momento preciso para hacerme creer nuevamente.

A mis amigas de siempre: a la Pancha R. y la Ara, porque cuando nos encontramos es como si el tiempo no hubiese pasado, porque más que amigas son hermanas.

A mis amigos de la Facultad: Naty B., Lili R., Juanito A., por su preocupación. A Banana, Saya, Carito Pim, por los viernes de estudio en los pastos. A Cote H., Anita y JP por esas charlas.

Al laboratorio de Ecología Evolutiva de ayer y hoy: Patty R., Fabi P., Catina G., Rocío C., Roxy C., Chiqui D. Esteban O., Mildred E, Carlitos P., Ale S., Rubén G., Samuel P., Feña G. y a Jo (por acogerme en Conce), porque más que compañeros son amigos a los que aprecio y recuerdo con cariño.

A la Reserva Nacional las Chinchillas por permitir el desarrollo de este estudio, especialmente a Norita P. y Rigo M.

Esta tesis fue financiada por los Proyectos FONDECYT 11090086 y 1140521 y por la Beca CONICYT 221320205 para Magister Nacional.

A todos, muchas gracias.

LISTA DE MATERIAS

Lista de tablas	vii
Lista de figuras	x
Resumen	1
Abstract	3
Introducción	5
<i>-Objetivo general</i>	10
<i>-Objetivos específicos</i>	10
<i>-Hipótesis</i>	11
Métodos	12
<i>-Sistema de estudio e historia natural</i>	12
<i>-Construcción de redes bipartitas</i>	14
<i>-Descriptores de red</i>	14
<i>-Análisis estadísticos</i>	16
Resultados	17
Discusión	26
Conclusiones	32
Bibliografía	34

Anexo I: Fauna ectoparasitaria de micromamíferos de una zona semiárida

Resumen	38
Introducción	39
- <i>Antecedentes de endoparásitos para Chile</i>	40
Métodos	46
- <i>Captura de micromamíferos</i>	46
- <i>Recolección e identificación de ectoparásitos</i>	47
- <i>Descripción de las comunidades ectoparasitarias</i>	49
Resultados	51
Discusión	64
- <i>Nuevas asociaciones registradas</i>	64
- <i>Comparación de ensambles e inferencias evolutivas</i>	67
Conclusiones	72
Literatura citada	73

Anexo II: Fauna endoparasitaria de micromamíferos de una zona semiárida

Resumen	78
Introducción	79
- <i>Antecedentes de endoparásitos para Chile</i>	80
Métodos	84
- <i>Recolección e identificación de endoparásitos</i>	84
- <i>Descripción de las comunidades endoparasitarias</i>	85
Resultados	87
Discusión	93
- <i>Nuevas asociaciones registradas</i>	93
- <i>Comparación de ensambles e inferencias evolutivas</i>	94
Conclusiones	97
Literatura citada	98

LISTA DE TABLAS

Tabla1.	Resumen de los descriptores de las redes endo y ectoparasitarias cualitativas y cuantitativas. Significancia respecto a modelos nulos (** $p < 0.001$; **= $p < 0,01$; *= $p < 0,05$, $0.05 < \dagger < 0.1$). Q y C_e no fueron evaluados.	20
---------	--	----

Anexo I: Fauna ectoparasitaria de micromamíferos de una zona semiárida

Tabla 1.	Número de roedores analizados (N), riqueza absoluta (S_{obs}^*), la riqueza observada (S_{obs}), riqueza asintótica de especies (S_{est}) y Chao2, estimador de riqueza para este modelo de datos, para los ensambles ectoparasitarios de cada especie.	52
Tabla 2.	En la diagonal se muestra el índice de Shannon (H'), sobre la diagonal el índice de Jaccard (J) y bajo la diagonal el número de especies compartidas para cada par de especies analizadas.	53
Tabla 3.	Detalle de la comunidad ectoparasitaria de <i>Octodon degus</i> . Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita. (Ejemplares positivos: 326/356, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado).	55
Tabla 4.	Detalle de la comunidad ectoparasitaria de <i>Phyllotis darwini</i> . Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad	57

media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita.

(Ejemplares positivos: 153/271, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado)

Tabla 5. Detalle de la comunidad ectoparasitaria de *Abrothrix* spp. 59

Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita.

(Ejemplares positivos: 35/54, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado)

Tabla 6. Detalle de la comunidad ectoparasitaria de *Abrocoma bennetti*. 61

Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita.

(Ejemplares positivos: 11/14, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado)

Tabla 7. Detalle de la comunidad ectoparasitaria de *Oligoryzomys longicaudatus*. 63

Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita.

(Ejemplares positivos: 7/10, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado)

Anexo II: Fauna endoparasitaria de micromamíferos de una zona semiárida

Tabla 1. Número de roedores analizados (N), riqueza absoluta (Sobs*), la riqueza observada (Sobs), riqueza asintótica de especies (Sest) y Chao2, estimador 88

de riqueza para este modelo de datos, para los ensambles endoparasitarios de cada especie.

- Tabla 2. En la diagonal se muestra el índice de Shannon (H'), sobre la diagonal el índice de Jaccard (J) y bajo la diagonal el número de especies compartidas para cada par de especies analizadas. 88
- Tabla 3. Detalle de la comunidad endoparasitaria de *Phyllotis darwini*. 89
Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita.
(Ejemplares positivos: 33/85, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado).
- Tabla 4. Detalle de la comunidad endoparasitaria de *Abrothrix olivaceus*. 91
Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita.
(Ejemplares positivos: 9/22, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado).
- Tabla 5. Detalle de la comunidad endoparasitaria de *Octodon degus*. 92
Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita.
(Ejemplares positivos: 15/16 es decir, con al menos un ectoparásito recolectado).

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Ubicación geográfica del sitio de estudio (Reserva Nacional Las Chinchillas, Región de Coquimbo, Chile.) 13
- Figura 2. Especies de micromamíferos que habitan la Reserva Nacional Las Chinchillas:(a) *Abrocoma bennetti*, (b) *Abrothrix spp.*, (c) *Octodon degus*, (d) *Oligoryzomys longicaudatus*, (e) *Phyllotis darwini* y (f) *Thylamys elegans*. 13
- Figura 3. Red bipartita de interacción cualitativa ectoparásito-hospedero. En verde las especies de roedores y en rojo las especies de ectoparásitos. El tamaño de los nodos no refleja abundancia poblacional. 18
- Figura 4. Red bipartita de interacción cualitativa endoparásito-hospedero. En verde las especies de roedores y en rojo las especies de ectoparásitos. El tamaño de los nodos no refleja abundancia poblacional. 19
- Figura 5. Relación entre el número de interacciones observadas y el número de interacciones esperadas mediante un análisis de bootstrap de la matriz original que aleatoriza la posición de los ectoparásitos en los hospederos (a), de los hospederos en los ectoparásitos (b), y de los endoparásitos en los hospederos (c) y de los hospederos en los endoparásitos (d). 21

Figura 6. a) Patrón de anidamiento de la red de ectoparásitos,	23
b) patrón de anidamiento de la red endoparásitos	
Figura 7. Para los análisis cuantitativos a) Módulos detectados para la red de	25
ectoparásitos. b) Módulos detectados para la red de endoparásitos.	
Para los análisis cualitativos c) Módulos detectados para la red de	
ectoparásitos. d) Módulos detectados para la red de endoparásitos.	
Figura 8. Red de interacción de ensamble a) micromamífero-ectoparásito y	30
b) micromamífero-endoparásito.	

Anexo I: Fauna ectoparasitaria de micromamíferos de una zona semiárida

Figura 1. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble	56
de ectoparásitos de <i>Octodon degus</i> .	
Figura 2. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble	58
de ectoparásitos de <i>Phyllotis darwini</i> .	
Figura 3. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble	60
de ectoparásitos de <i>Abrothrix</i> spp.	
Figura 4. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble	62
de ectoparásitos de <i>Abrocoma bennetti</i> .	
Figura 5. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble	63
de ectoparásitos de <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> .	

Anexo II: Fauna endoparasitaria de micromamíferos de una zona semiárida

- Figura 1. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de endoparásitos de *Phyllotis darwini*. 90
- Figura 2. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de endoparásitos de *Abrothrix olivaceus*. 91
- Figura 3. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de endoparásitos de *Octodon degus*. 92

RESUMEN

La aproximación de redes complejas es una herramienta novedosa e integradora que permite analizar la totalidad de un sistema interactuante más allá de sus especies particulares y describir patrones globales, sin embargo poco se sabe de cómo se comporta la arquitectura de las redes en las interacciones parásito-hospedero y, más complejo aún, cómo explicar los patrones emergentes desde la ecología evolutiva.

En este estudio, se analizaron los ensambles de ectoparásitos y endoparásitos de cinco micromamíferos de una zona semiárida a lo largo de cinco veranos consecutivos. Se identificaron 29 especies de ectoparásitos y 11 especies de endoparásitos gastrointestinales. Usando estos ensambles (Anexo I y II) se construyeron dos redes de interacción (ectoparásito-micromamífero y endoparásito-micromamífero) para las cuales se estimaron y analizaron cinco de los principales descriptores topológicos de las redes.

Los análisis sugieren que los roedores filogenéticamente emparentados comparten en mayor grado su ensamble, formando módulos que tienen mayor potencial coevolutivo. Además se encontró que roedores más ancestrales poseen ensambles más especializados y acotados; y los más filogenéticamente recientes presentan ensambles más diversos y difusos. Los descriptores topológicos sugieren que los endoparásitos tienen niveles de especialización mayores que los ectoparásitos debido a la intimidad que implica la vida dentro del hospedero, por lo que la red ectoparasitaria presenta una estabilidad mayor que la red endoparasitaria.

Palabras clave: *Octodon degus*, *Phyllotis darwini*, *Abrothrix olivaceus*, *Abrocoma bennetti*, *Oligoryzomys longicaudatus*, endoparásitos, ectoparásitos, redes bipartitas.

ABSTRACT

The complex network approach is an innovative and integrative tool that allows to analyze an entire interacting system, beyond their individual species, and to describe global patterns. However, little is known about how the network architecture behaves in parasite-host interactions and, even more complex, how to explain the patterns emerging from evolutionary ecology.

In the present study, we analyzed the ecto- and endo-parasitic assemblages of five small mammals of a semiarid zone during five consecutive summer seasons. We identified 29 ecto- and 11 gastrointestinal endo-parasitic species. Using these assemblages (Appendixes 1 y 2) we constructed two different networks (i.e., ectoparasites-micromammals and endoparasites-micromammals) for which we estimated and analyzed five topological descriptors.

Our results suggest that phylogenetically related rodents share more parasitic species than those not related, creating modules that have greater evolutionary potential. Additionally, we found that ancestral rodents have specialized and restricted assemblages while those who are phylogenetically recent rodents have

more diverse and diffuse assemblages. Topological descriptors suggest that endoparasites are more specialized than ectoparasites due to the intimate nature of their relation with the host; therefore, the ectoparasitic network is more stable in comparison with the endoparasitic one.

Keywords : *Octodon degus*, *Phyllotis darwini*, *Abrothrix olivaceus*, *Abrocoma bennetti*, *Oligoryzomys longicaudatus*, endoparasites, ectoparasites, bipartite networks.

INTRODUCCIÓN

El parasitismo es una interacción biológica antagónica, íntima (Pollard 1992) e interespecífica, en la cual una especie parásita obtiene gran parte del beneficio en desmedro de otra. La especie parásita amplía su capacidad de supervivencia al utilizar a una especie hospedera como recurso, lo cual le permita cubrir funciones vitales tales como alimentación, transporte y reproducción. Dependiendo de la ubicación del parásito en el hospedero, éstos se pueden clasificar en ectoparásitos (parásitos externos) o endoparásitos (parásitos internos) (Rodríguez-Diego 2009).

El parasitismo es una interacción antigua y extremadamente compleja en términos evolutivos. Se plantea que surgió en el Mesozoico (225 - 65 m.a.) y que la transición al parasitismo pudo haber ocurrido al tiempo que evolucionaban las primeras aves y mamíferos (Lehane 2005). Se ha descrito que esta interacción ha surgido en varios taxa por vías evolutivas independientes, desde organismos microscópicos, como los protozoos, hasta macroorganismos. Como consecuencia de esto, se observa una gran variabilidad de los parásitos en tamaño, localización en órganos, complejidad de los ciclos de vida (donde se ven sometidos a migraciones intra y extraorgánicas), y múltiples formas de reproducción, lo que ha permitido que esta interacción sea estable en el tiempo (Poulin 1996).

Los parásitos evolucionaron de ancestros de vida libre y se postula que la transición al parasitismo se habría producido por la ocurrencia de tres condiciones: (i) oportunidad de encuentro y convivencia de dos especies, (ii) preadaptación del protoparásito para explotar al protohospedero, y (iii) mayor éxito reproductivo del protoparásito al coexistir con el protohospedero que como animal de vida libre. La variedad actual de ciclos de vida parásitos evidencia que la evolución de esta interacción no ha seguido una única vía, ni ha ocurrido en un único momento de la historia evolutiva (Poulin 1998).

En Chile, la evolución de la fauna de roedores y, por ende, la de sus parásitos, resulta de interacciones de factores históricos y ecológicos en distintas escalas temporales, asociada a la condición de continente isla de Sudamérica. Las comunidades de roedores nativos son reservorios de múltiples patógenos de enfermedades que afectan al ser humano como Leptospirosis, Hanta o Mal de Chagas, por lo que es uno de los grupos de mamíferos más estudiados (Yáñez 2012). Sin embargo, el estudio de sus comunidades parasitarias se restringe a patógenos de importancia médica, tendencia que debiese ser revertida pues los parásitos pueden entregar valiosa información como datos sobre la ecología del hospedero e incluso algunas consideraciones sobre su evolución (Yáñez 2009). Por último, los parásitos no sólo son componentes de la diversidad por definición, sino que podrían ejercer presiones selectivas sobre sus poblaciones hospederas

aumentando su diversidad genética (Rózsa 1992). Considerando que gran parte de los seres vivos, al menos en alguna fase de su ontogenia, presentan una forma de vida parásita, se hace evidente la importancia del estudio de esta interacción bajo el prisma ecológico y evolutivo (Windsor 1998).

En las últimas décadas los esfuerzos en ecología han experimentado un cambio gradual, desde una concepción centrada en la especie hacia el estudio y comprensión de los ecosistemas como unidades funcionales (Heleno y col. 2012). En este nuevo contexto, la teoría de redes complejas, nacida de una rama de la matemática llamada teoría de grafos, se ha convertido en una herramienta potente e integradora en ecología. Esta herramienta permite el estudio de interacciones en sistemas megadiversos, entendiendo *a priori* que de estos sistemas surgen propiedades que van más allá de la simple suma de sus partes, por lo cual el estudio de las especies aisladas no es suficiente para entender los patrones subyacentes (Jordano y col. 2009).

Las redes complejas se caracterizan por estar formadas por múltiples nodos (especies, en ecología) que interactúan entre sí mediante enlaces (interacciones). Esta simple representación facilita visualizar la red completa de especies interactuantes y permite la búsqueda de patrones característicos de su arquitectura mediante descriptores topológicos. En los sistemas antagonistas parásito-hospedero, así como en sistemas mutualistas, la red de interacción es

representada por un grafo bipartito que cuenta con dos niveles o grupos de nodos que sólo pueden enlazarse con nodos del grupo opuesto. Este tipo de representación es la más adecuada ya que ilustra el patrón de reciprocidad de efectos de la interacción, lo cual es inherente a procesos coevolutivos (Jordano y col. 2009). Sin embargo, a pesar del creciente interés en teoría de redes, la mayoría de los estudios se enfocan en algún descriptor específico de la red (e.g., conectancia, modularidad, anidamiento, entre otros) dejando abierta la pregunta de cómo diferentes descriptores están relacionados y si su entendimiento ayudaría a la comprensión de los mecanismos subyacentes a estos patrones. Es por ello que estudios enfocados en la descripción integrada de estos patrones de estructuración son cruciales para la interpretación de respuestas de las comunidades ecológicas al cambio (Fortuna y col. 2010).

Históricamente los estudios de redes habían estado restringidos a interacciones tróficas, no obstante, actualmente esta aproximación es usada en el estudio de un amplio espectro de interacciones (Fontaine y col. 2011), incluyendo recientemente diversas interacciones parásito-hospedero (Vázquez y col. 2005, Tylianakis y col. 2007, Guilhaumon y col. 2012, McQuaid y Britton 2013). En esta etapa prematura del estudio de redes parásito-hospedero, algunas preguntas fundamentales que requieren ser examinadas son: ¿Cómo es la arquitectura de las redes parásito-hospedero?; ¿Depende su topología de la naturaleza de la interacción parasitaria? es decir, del tipo de parásito examinado. De ser interacción dependiente: ¿En qué

difieren las redes de ecto y endoparásitos con sus respectivos hospederos?

En esta tesis se examinan redes antagonistas parásito-hospedero de un sistema semiárido-Mediterráneo, donde uno de los niveles de la red bipartita corresponde a las especies de micromamíferos, y el otro a sus parásitos, tanto ectoparásitos como endoparásitos gastrointestinales. Para esto se utilizó el ensamble ectoparasitario encontrado en cinco especies de roedores nativos: *Octodon degus*, *Abrocoma bennetti*, *Phyllotis darwini*, *Abrothrix* spp. y *Oligoryzomys longicaudatus* (ver detalles en Anexo I) y el ensamble endoparasitario de tres de las especies de roedores nativos indicados previamente: *O. degus*, *P. darwini* y *Abrothrix olivaceus* (ver detalles en Anexo II).

Considerando el marco de conocimiento actual, este trabajo representa un aporte al estudio de redes de interacciones parásito-hospedero en un sistema semiárido protegido. Se caracterizan e interpretan patrones topológicos generales de las redes de interacciones parasitarias de distinta naturaleza, representando un punto de partida para futuras preguntas y comparaciones con otros ecosistemas.

Objetivo General

Caracterizar y comparar redes de interacción micromamíferos-ectoparásitos versus micromamíferos-endoparásitos examinando los resultados desde una perspectiva ecológica y evolutiva.

Objetivos Específicos

1. Identificar las especies que componen los ensambles de ectoparásitos presentes en los micromamíferos.
2. Identificar las especies que componen los ensambles de endoparásitos presentes en los micromamíferos.
3. Construir redes de interacción y comparar descriptores topológicos entre redes de interacción micromamíferos-ectoparásitos y micromamíferos-endoparásitos a través de redes bipartitas.

Hipótesis

H1: La red ectoparásito-micromamífero tendrá mayor grado y conectancia que la red endoparásito-micromamífero.

Razonamiento: Los ensambles ectoparasitarios de las especies de micromamíferos serán más grandes que los ensambles endoparasitarios. Asimismo, la red **ectoparásito-micromamífero** tendrá mayor número de especies interactuantes (grado promedio) en comparación a la red **endoparásito-micromamífero**. Esto debido a la forma de transmisión por contacto directo de los ectoparásitos que haría más fácil el traspaso de parásitos de una especie a otra. En cambio, la transmisión indirecta de los endoparásitos dificulta, en alguna medida, el encuentro entre un parásito y un nuevo hospedero, disminuyendo la probabilidad de establecimiento de una nueva interacción.

H2: La red ectoparásito-micromamífero tendrá mayor centralización y módulos compartidos con otros micromamíferos que la red endoparásito-micromamífero.

Razonamiento: Desde el punto de vista coevolutivo se espera que la asociación **endoparásito-micromamífero** presente mayores nivel de especificidad que la asociación **ectoparásito-micromamífero**. Esto debido a la naturaleza íntima de dicha interacción, lo que conllevaría mayores especializaciones a un hospedero particular comparado con las especies ectoparásitas, y dificultando la colonización de otros hospederos. Como resultado se espera que la red de endoparásitos esté más limitada para formar interacciones resultando en una red pobremente conectada en comparación a la red de ectoparásitos que será altamente conectada (centralización).

MÉTODOS

Sistema de estudio e historia natural

El sitio de estudio corresponde a la Reserva Nacional Las Chinchillas ubicada a 60 km de la costa Pacífico (31° 28' S, 71° 03' O; Región de Coquimbo, Fig. 1). Este sector presenta laderas pedregosas y pronunciadas, la vegetación predominante corresponde a especies arbustivas y cactáceas (Medel y col. 2004). Esta vegetación es usada como refugio por las especies de micromamíferos endémicos de la zona (Cortes y col. 1994), como el lauchón orejudo de Darwin (*P. darwini*, Sigmodontinae), el ratón cola de pincel (*Octodon degus*, Octodontidae), la yaca (*Thylamys elegans*, Didelphidae), el ratón oliváceo (*Abrothrix olivaceus*, Sigmodontinae), la laucha de pelo largo (*Abrothrix longipilis*, Sigmodontinae), el ratón colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*, Sigmodontinae) y el ratón Chinchilla (*Abrocoma bennetti*, Abrocomidae) (Botto-Mahan y col. 2005, Muñoz-Pedrerros y Gil 2009, Fig. 2). El lugar se caracteriza por un clima mediterráneo-semiárido, con temperaturas que fluctúan entre 15°-30°C, con escasas precipitaciones concentradas en los meses de invierno. La precipitación media anual es de 185 mm, con gran variación entre años, alternando largas sequías con años de alta pluviosidad, aparentemente asociados a fenómenos de El Niño (di Castri y Hajek 1976, Lima y Jaksic 1999).

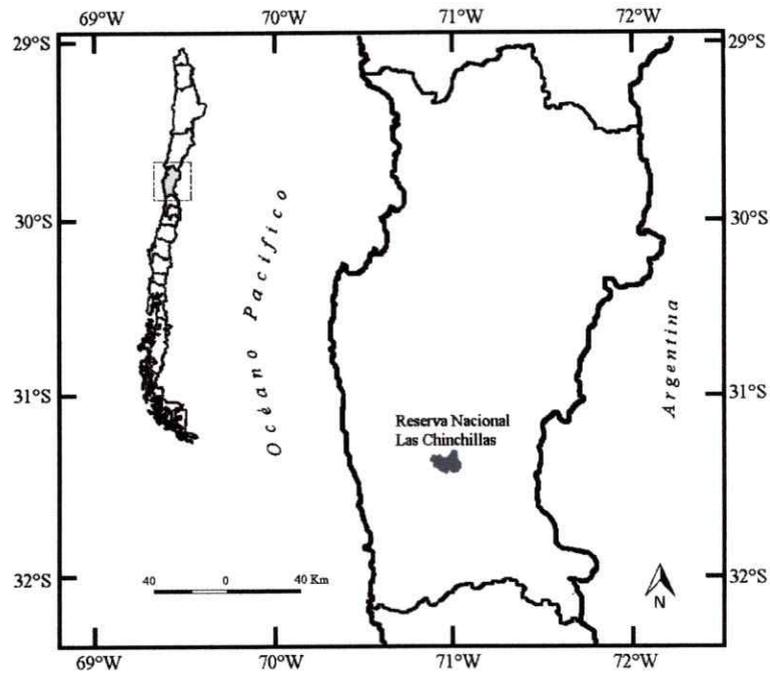


Figura 1. Ubicación geográfica del sitio de estudio (Reserva Nacional Las Chinchillas, Región de Coquimbo, Chile.) [Imagen cortesía de María Isabel Donoso]

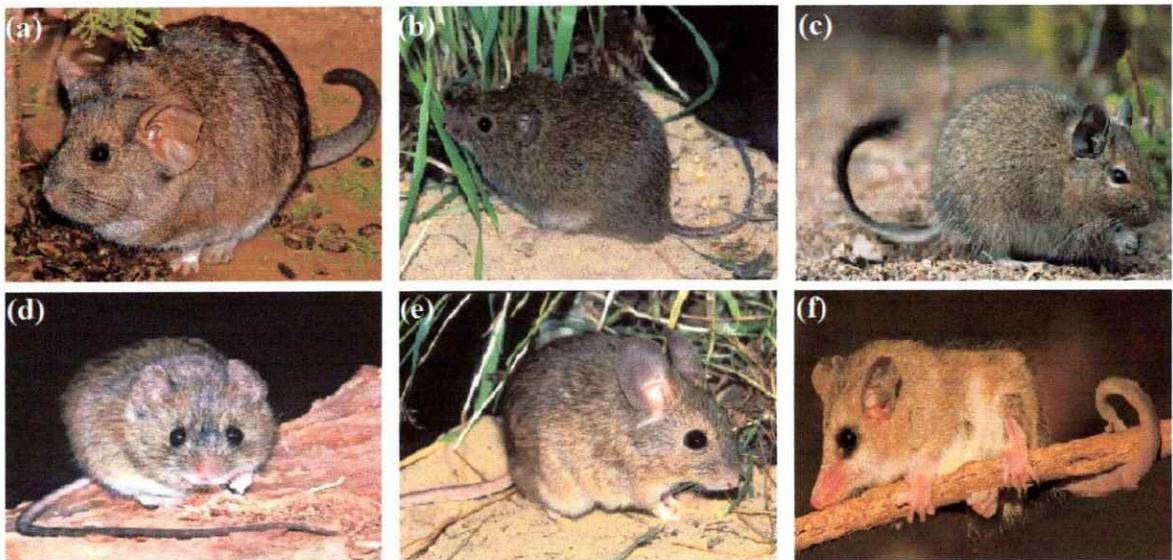


Figura 2. Especies de micromamíferos que habitan la Reserva Nacional Las Chinchillas. (a) *Abrocoma bennetti*, (b) *Abrothrix* spp., (c) *Octodon degus*, (d) *Oligoryzomys longicaudatus*, (e) *Phyllotis darwini* y (f) *Thylamys elegans*. [Imagen cortesía de Carolina Jiménez]

Construcción de redes bipartita

Con la información de los ensamblajes parasitarios entregado en los Anexos I y II se construyeron matrices de adyacencia para cada ensamble, las que representan la interacción entre las especies hospederos roedores en las filas y las especies parásitas en las columnas. Estas matrices de adyacencia corresponden a la sumatoria de las abundancias de parásitos de cada individuo roedor según especie de parásito. Se construyeron dos matrices, para las interacciones ectoparasitarias (5×29) y endoparasitarias (3×11), cada una de las cuales tiene una versión cuantitativa, donde es representada la fuerza de la interacción (a través de la abundancia de parásitos) y una versión cualitativa donde este valor se resume a una expresión binaria de dicha interacción (presencia/ausencia).

Descriptores de red

Se calcularon cinco estadígrafos comúnmente usados para la caracterización topológica de redes bipartitas.

Grado promedio ($\langle k \rangle$). El grado (k) de un nodo en una red corresponde al número de interacciones que el nodo realiza con otros nodos, por tanto, el grado promedio corresponde al número medio de interacciones por nodo. El grado promedio cualitativo por nivel será el número de interacciones sobre el número de nodos en el nivel. Para redes cuantitativas, el grado promedio por nivel se calcula agregando la fuerza de la interacción, ponderando por las abundancias (Bersier y col. 2002).

Conectancia (C). Se refiere a la fracción de interacciones registradas en un ensamble respecto al total posible. En general es considerada una medida de complejidad y redundancia de la red. Toma valores de 0 cuando la conectancia es nula y 1 cuando todas las especies están conectadas entre sí. En redes bipartitas es calculada como la proporción entre el número de interacciones reales y el número de interacciones posibles (Jordano y col. 2009).

Anidamiento (N). Es un tipo de asimetría en el patrón de interacciones donde las especies generalistas interactúan con un amplio conjunto de especies, pero las más especialistas sólo interactúan predominantemente con las generalistas. Este patrón da lugar a un núcleo de especies generalistas interactuantes entre sí y con las especialistas (Bascompte y col. 2003). En este trabajo se usó la medida de anidamiento NODF propuesta por Almeida-Neto y col. (2008) y su variante para matrices cuantitativas WNODF propuesta por Almeida-Neto y Ulrich (2011). Valores de 0 indicarían un patrón no anidado y 100 una red perfectamente anidada.

Modularidad (Q). Métrica que entrega información de la existencia de grupos de especies que están fuertemente conectados entre sí y débilmente con especies pertenecientes a otros módulos, entregando una “representación cartográfica” de las redes complejas (Guimerà y Amaral 2005). La modularidad se ha calculado de diversas formas, aquí se usará el algoritmo QuaBiMo de Dormann y Strauss (2013) que fue diseñado para obtener modularidad a partir de datos cuantitativos y que

según los autores mejora la detección de módulos para datos cualitativos, especialmente para redes grandes. Q puede tomar valores entre 0 y 1, donde valores cercanos a 1 corresponden a valores de máxima modularidad.

Centralización (Ce). Esta métrica permite obtener un índice que refleja en qué medida la estructura de la red se debe al efecto de unas pocas especies altamente conectadas (Freeman 1979)

Análisis estadísticos

Las significancias estadísticas de las métricas anteriores fueron evaluadas mediante modelos aleatorios con 5000 iteraciones. Las redes cualitativas fueron evaluadas mediante el método "mgen", algoritmo generador de matrices aleatorias respetando el tamaño de la red real y distribuyendo las interacciones de acuerdo a su probabilidad de cada interacción (Vizentin-Bugoni y col. 2014). Las redes cuantitativas fueron aleatorizadas a través de "r2dtable", algoritmo no secuencial que construye matrices aleatorias manteniendo las sumas de filas/columnas constantes, como sugiere Ulrich y col. (2009). Se utilizó el software de acceso libre R project 3.0.2 (R Development Core Team 2009) y sus paquetes bipartite (Dormann y col. 2008), sna (Butts 2014), vegan (Oksanen y col. 2013) y rgl (Adler y col. 2014) para la construcción, representación y visualización de redes bipartitas, así como para el cálculo de los estadígrafos y visualización gráfica de algunos de ellos.

RESULTADOS

La Figura 3 representa la red ectoparásito-hospedero compuesta por 29 especies de ectoparásitos y cinco especies de roedores, enlazados mediante un total de 61 interacciones. Por otro lado, la Figura 4 representa la red endoparásito-hospedero, compuesta por 11 especies de endoparásitos y tres especies de roedores, unidos mediante un total de 15 interacciones. En ambas figuras se muestra la versión cualitativa para facilitar su visualización.

Los estadígrafos calculados para las cuatro redes construidas (2 cualitativas y 2 cuantitativas) son resumidos en la Tabla 1, donde se muestra su nivel de significancia respecto a modelos nulos aleatorios. Como distintos modelos nulos fueron usados en las redes cualitativas y cuantitativas, la comparación de los niveles de significancia no es legítima. El análisis de redes cualitativas proporcionó pocos descriptores que difirieran significativamente del modelo aleatorio. Solamente el grado promedio y la conectancia difirieron del azar. Al comparar los descriptores de las redes de endo y ectoparásitos no se observaron mayores diferencias en los niveles de significancia. Por otra parte, y al igual que en el análisis cualitativo, los descriptores de endo y ectoparásitos presentaron niveles similares de significancia respecto al modelo nulo.

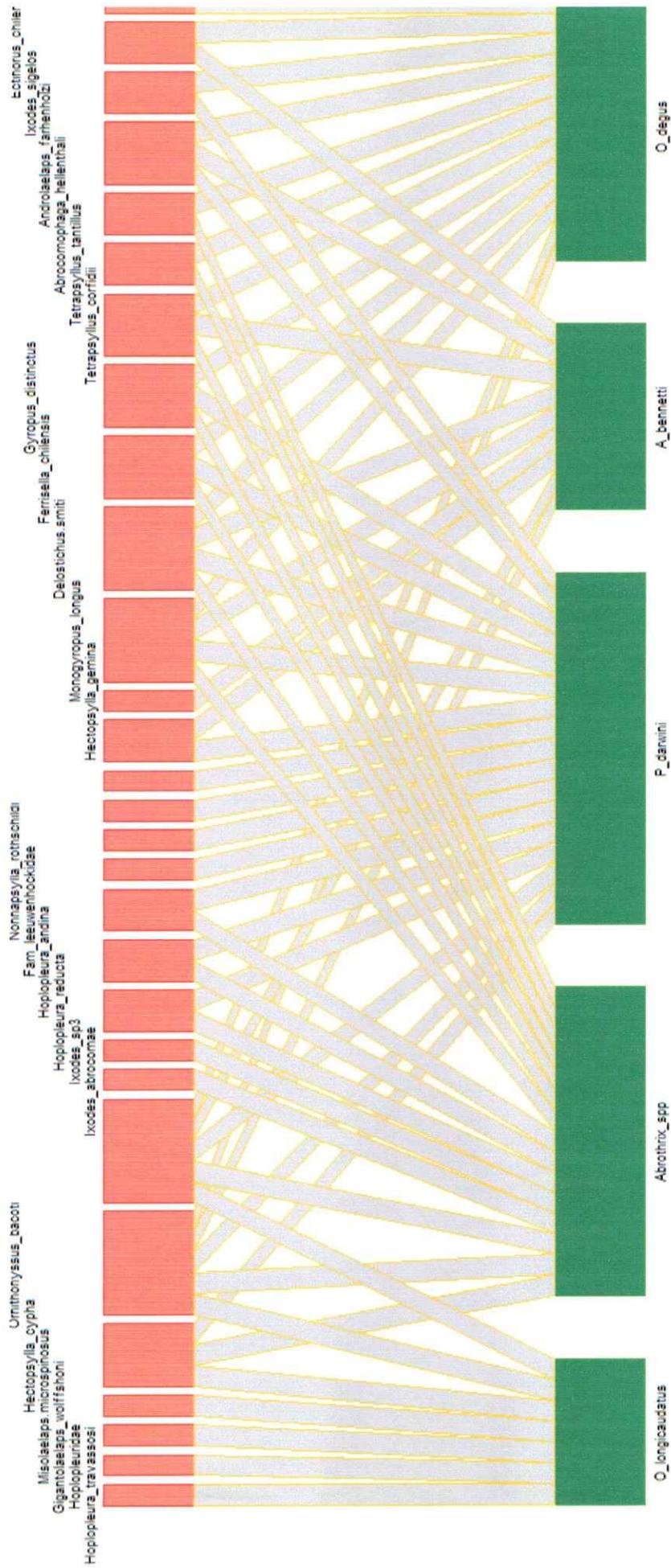


Figura 3. Red bipartita de interacción cualitativa ectoparásito-hospedero. En verde las especies de roedores y en rojo las especies de ectoparásitos. El tamaño de los nodos no refleja abundancia poblacional.

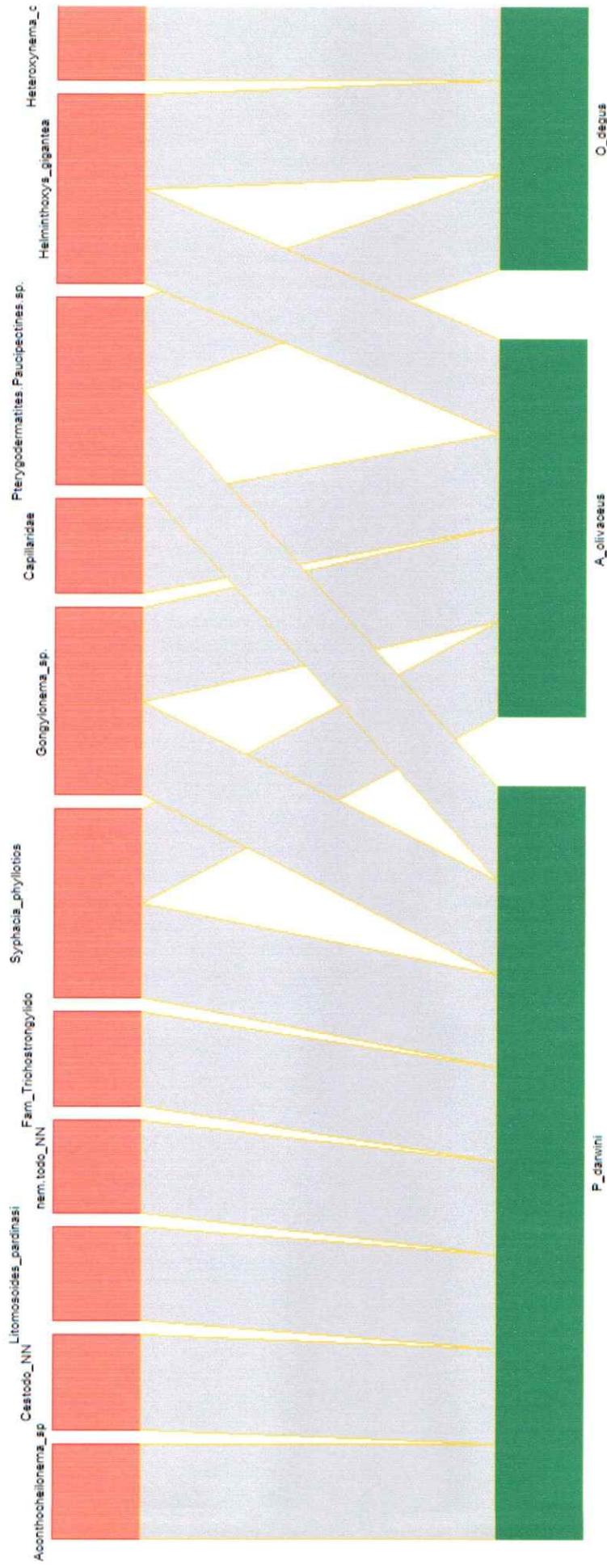


Figura 4. Red bipartita de interacción cualitativa endoparásito-hospedero. En verde las especies de roedores y en rojo las especies de ectoparásitos. El tamaño de los nodos no refleja abundancia poblacional.

Tabla 1. Resumen de los descriptores de las redes endo y ectoparasitarias cualitativas y cuantitativas. Significancia respecto a modelos nulos (***) $p < 0.001$; **= $p < 0,01$; *= $p < 0,05$, $0.05 < \dagger < 0.1$). Q y Ce no fueron evaluados.

	Redes Cualitativas		Redes Cuantitativas	
	Ectoparásitos	Endoparásitos	Ectoparásitos	Endoparásitos
<i>Grado promedio(<k>)</i>	1,79*	1,07†	1,79***	1,07***
<i>Grado parásitos(<kp>)</i>	2,10	1,36	3,30***	1,87***
<i>Grado roedores(<kr>)</i>	12,20	5,00	13,31***	5,66***
<i>Conectancia(C)</i>	0,42*	0,45†	0,42***	0,45***
<i>Anidamiento(N)</i>	29,51	31,03	18,09***	29,31†
<i>Modularidad(Q)</i>	0,31	0,4	0,41	0,39
<i>Centralización(Ce)</i>	0,43	0,53	72,34	16,54

El grado promedio de la red de ectoparásitos fue un 40% más alta que la de endoparásitos. Los grados promedio por nivel difieren fuertemente entre sí. Para la red de ectoparásitos los roedores presentan un grado promedio (<kr>) de 12,2 (rango 7-17 interacciones) y los ectoparásitos (<kp>) de 2,1 (rango 1-5 interacciones). Para la red de endoparásitos los roedores tienen un grado promedio (<kr>) de 5 (rango 3-8 interacciones) y los endoparásitos (<kp>) de 1,3 (rango 1-2 interacciones), lo que da cuenta de la asimetría de las redes. En la Figura 5 se muestra la relación entre el grado por especie esperado por permutaciones respetando a los totales marginales. Este análisis se efectuó para especies de roedores y parásitos por separado. Los resultados indican que la distribución de grado en todos los casos concuerda con el predicho, con un $R^2 > 0,9$ en todos los casos.

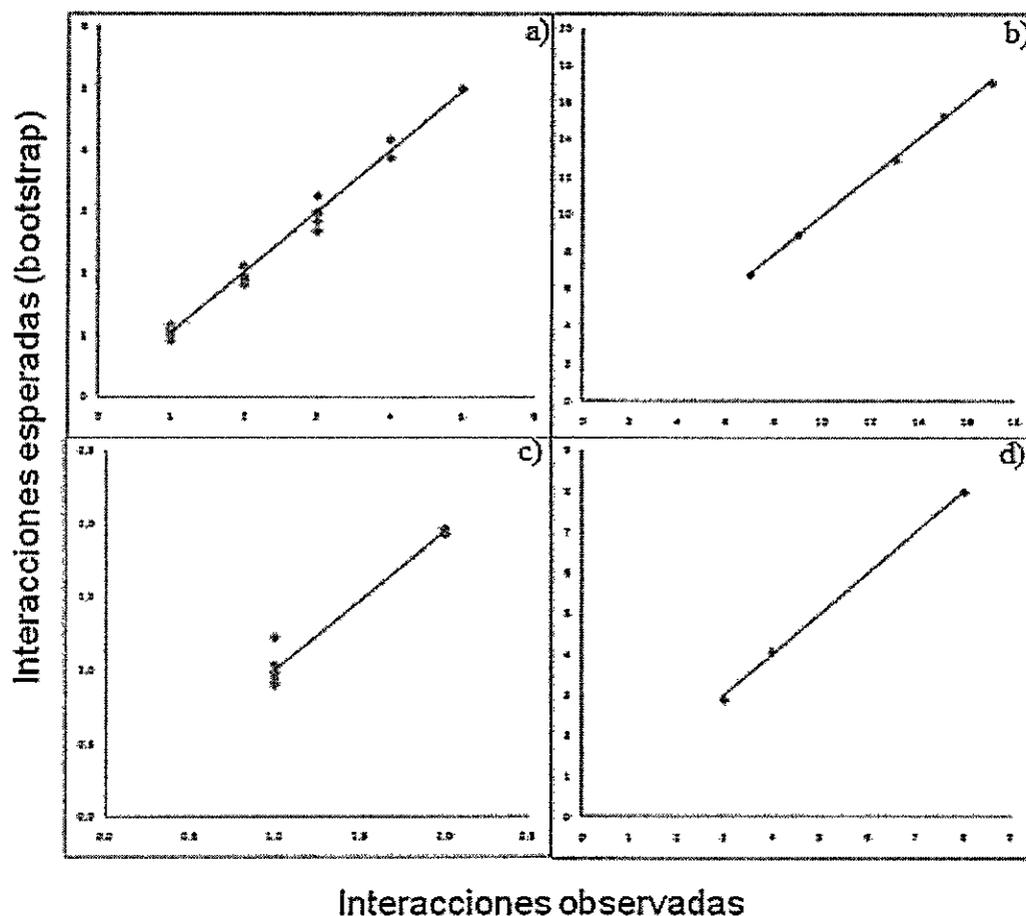


Figura 5. Relación entre el número de interacciones observadas y el número de interacciones esperadas mediante un análisis de bootstrap de la matriz original que aleatoriza la posición de los ectoparásitos en los hospederos (a), de los hospederos en los ectoparásitos (b), de los endoparásitos en los hospederos (c) y de los hospederos en los endoparásitos (d).

Los valores de conectancia (C) fueron globalmente similares entre las redes de ecto y endoparásitos. En la primera red se observan 61 interacciones de las 145 posibles, y en la segunda 15 de las 33 posibles.

Respecto al anidamiento, se observó un patrón de anidamiento en ambas redes. En la red cualitativa, el anidamiento de ecto y endoparásitos fue relativamente similar.

Sin embargo, al comparar las redes cuantitativas (e introducir la fuerza de interacción en el análisis) la red endoparasitaria presentó un valor de anidamiento 62% mayor que la de ectoparásitos. La Figura 6 muestra una representación de la matriz de adyacencia dispuesta de manera anidada para los datos cuantitativos de la red de ectoparásitos a) y endoparásitos b).

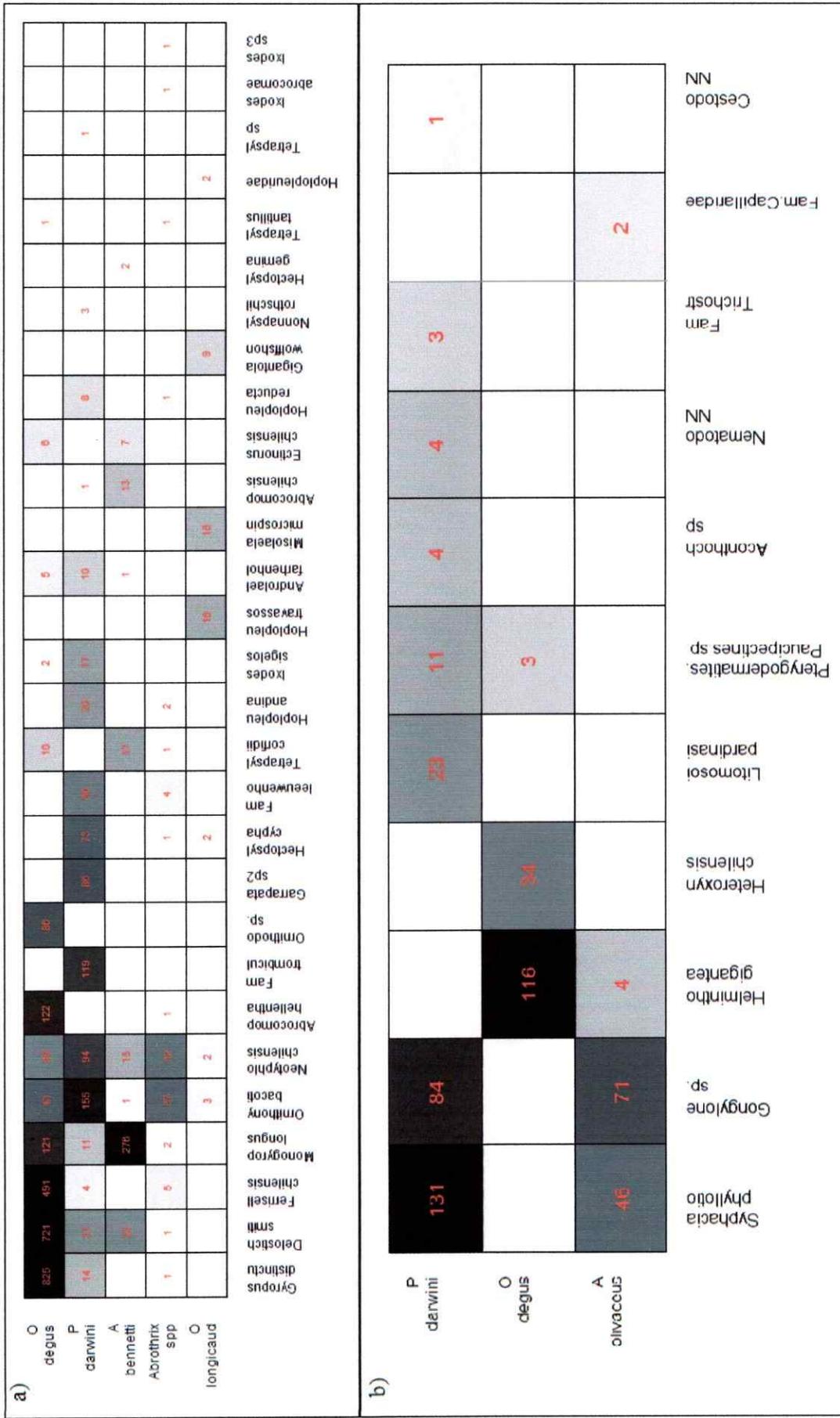


Figura 6. a) Patrón de anidamiento de la red de ectoparásitos, b) patrón de anidamiento de la red endoparásitos.

El análisis de modularidad muestra cierta inconsistencia entre los datos cualitativos y cuantitativos. Para los análisis cualitativos los valores de Q son mayores para la red de endoparásitos (0,4) que para la de ectoparásitos (0,31), mientras que para los valores cuantitativos, la modularidad muestra valores de Q mayores para la red de ectoparásitos (0,41) que para la de endoparásitos (0,39). Para el análisis de modularidad de las redes cualitativas, se encontraron cuatro módulos para la red de ectoparásitos con uno de ellos compartido por *A. bennetti* y *O. degus* y no se encontraron módulos comunes en la red de endoparásitos. Para el análisis de las redes cuantitativas se identificaron cuatro módulos en la red de ectoparásitos, uno de los cuales comprende los parásitos de los roedores *Abrothrix* spp. y *P. darwini* conformando un núcleo bien cohesionado. En la red de endoparásitos se identificaron tres módulos, uno de ellos corresponde a los endoparásitos de los roedores *Abrothrix olivaceus* y *Phyllotis darwini* (Ver detalles en Fig. 7).

El valor de centralización de Freeman mostró nuevamente patrones incongruentes entre las redes cualitativas y cuantitativas. En el primer caso la red de ectoparásitos presentó un valor relativamente similar que la de endoparásitos, mientras que en las redes cuantitativas es la de endoparásitos la que presenta un valor menor en la centralización, alcanzando solamente un 22.5% de la centralización de los ectoparásitos (73,34).

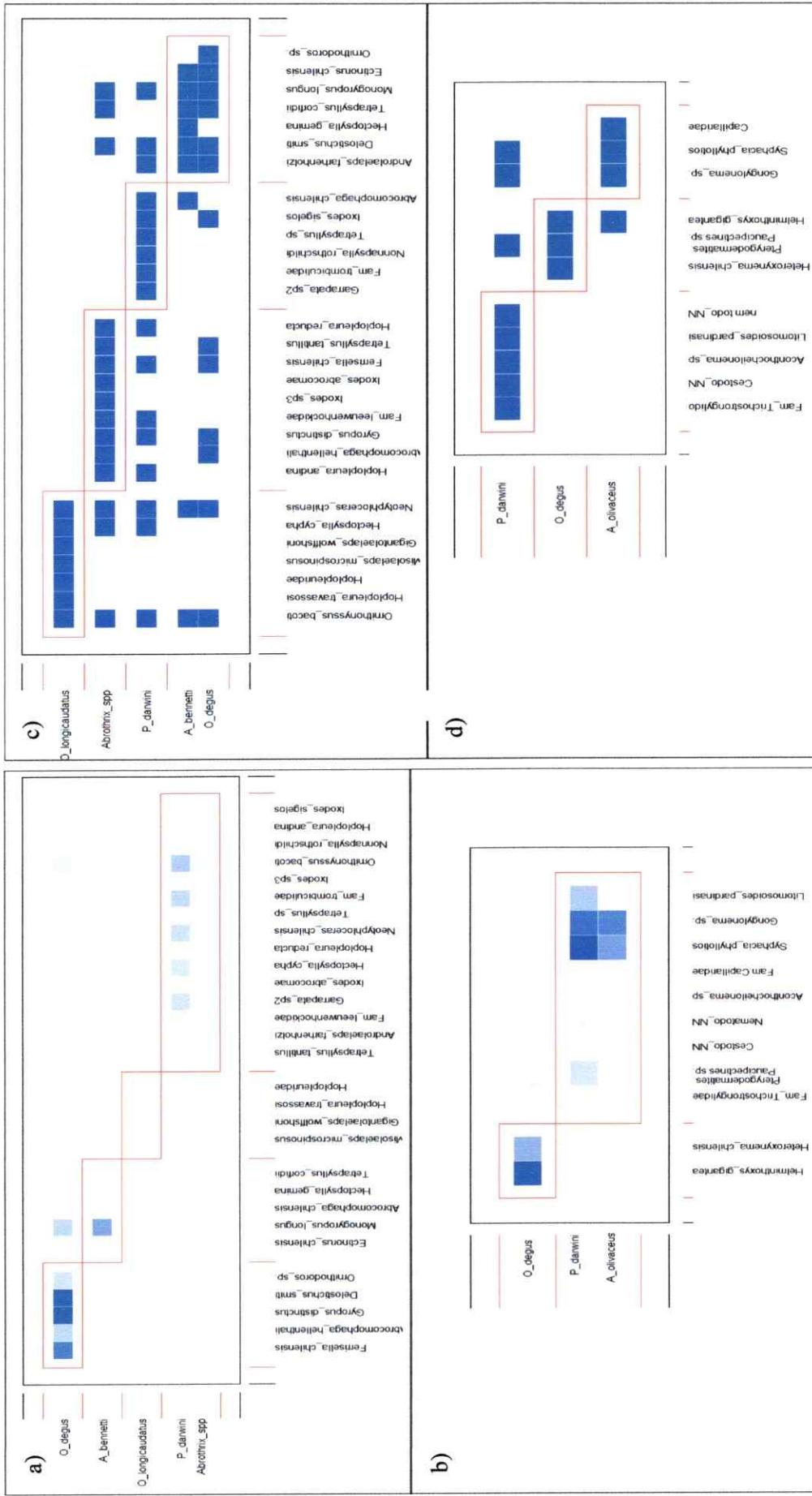


Figura 7. Para los análisis cuantitativos a) Módulos detectados para la red de ectoparásitos, b) Módulos detectados para la red de endoparásitos. Para los análisis cualitativos c) Módulos detectados para la red de ectoparásitos, d) Módulos detectados para la red de endoparásitos.

DISCUSIÓN

Los grados promedios muestran que la red ectoparásito-micromamífero tiene 40% más interacciones llegando a sus nodos que la de endoparásitos, lo que es esperable considerando la diferencia en tamaño de ambas redes: el número de especies interactuantes en la red de ectos es 34 y en la de endos 14. Ha sido ampliamente documentado que el número de interacciones aumenta con el número de especies (Bascompte y col. 2003). El grado por nivel nos muestra la fuerte asimetría de la red, donde las especies de hospederos tienen siempre grados mayores que las especies de parásitos. Este patrón asimétrico sugiere grados de especialización mayores en los parásitos al establecerse en sus hospederos, y grados de especialización menor en los hospederos al tolerar mayor número de especies de parásitos. Más aún, los grados de las redes de ectoparásitos son mayores que los de endoparásitos, lo que sugiere mayor especialización en sistemas endoparásitarios que en ectoparásitarios.

Siguiendo lo propuesto por Burns (2007) se realizó un análisis de distribución de grado donde comparamos los grados observados de cada especie de roedor y parásitos con los grados esperados según un análisis de permutaciones a partir de la matriz real. La distribución de grado observada fue consistente con la obtenida mediante el modelo de permutaciones que aleatoriza las posiciones de los

ectoparásitos en los hospederos (y viceversa). Los resultados fueron congruentes con los obtenidos por Burns (2007), el que sugiere que habría pocas restricciones sobre el desarrollo de la distribución de grado y que el número de enlaces formado por cada especie de hospedero y parásito es más bien determinado por la frecuencia de interacción entre las especies (Vázquez y col. 2005, Burns 2007).

Estudios de redes planta-animal y parásito-hospedero muestran alta asimetría: parásitos especialistas tienden a interactuar con hospederos con alta riqueza de parásitos, mientras que los hospederos con baja riqueza interactúan principalmente con parásitos generalistas (Vázquez y col. 2005). Este patrón, llamado anidamiento (N) se repite en nuestros análisis otorgando valores de anidamiento significativamente diferentes del azar en ambas redes cuantitativas. Según Ulrich y col. (2009) los patrones de anidamiento en redes de interacción de especies puede ser causa de especializaciones ecológicas que lleven a interacciones prohibidas, hipótesis a la que llama “fuerza asimétrica de interacción”. Los patrones más anidados en las redes de endoparásitos (29,31) que en la de ectoparásitos (18,09) podrían explicarse mediante esta hipótesis, ya que parásitos más íntimamente asociados a su hospedero probablemente posean caracteres que les permiten aumentar su especialización a parasitar tales hospederos, perdiendo así su capacidad de explotar hospederos alternativos. Por el contrario, los ectoparásitos al no presentar niveles de intimidad tan altos, como en el caso de las pulgas que podrían actuar más como depredadores que como parásitos, la



especialización no sería tan extrema, pudiendo explotar una diversidad de hospederos más amplia, difuminando así el patrón de anidamiento.

La modularidad fue similar en ambas redes cuantitativas. Krasnov y col. (2012) efectuó análisis de modularidad para 27 redes de pulgas y sus hospederos mamíferos, encontrando que el rango de modularidad oscila entre 0,16 y 0,51, lo que deja a las redes aquí presentadas dentro de dicho rango de variabilidad. El autor también reportó que hospederos estrechamente relacionados filogenéticamente coocurrieron en el mismo módulo más a menudo que lo esperado por azar, no encontrándose el mismo fenómeno para los parásitos. En este estudio, los módulos detectados correspondieron a pares de especies filogenéticamente cercanos, como lo son *P. darwini* y *A. olivaceus* en ambas redes cuantitativas y *A. bennetti* y *O. degus* en la red cualitativa de ectoparásitos (Spotorno y col. 2009). Si bien, en esta tesis no se aborda las cercanías filogenéticas de los parásitos encontrados, se observa la coocurrencia de parásitos de taxa diversos. Estos resultados sugieren que las causas subyacentes a los patrones modulares difieren entre hospederos y parásitos, siendo los primeros influidos por factores filogenéticos y los segundos por factores ecológicos locales (Krasnov y col. 2012).

La centralización muestra valores sustancialmente más altos para la red de ectoparásitos (72,34) que para la de endoparásitos (16,54). Esto significa que la red de ectoparásitos se encuentra fuertemente conectada, probablemente debido a la mayor capacidad que tendrían los ectoparásitos para colonizar diversos hospederos, lo que permitiría a una especie hospedera ser parasitada por más especies ectoparásitas que endoparásitas (veáse también Vázquez y col. 2005). La Figura 8 muestra una representación que permite visualizar el nivel de centralización de la red de interacción del ensamble de a) micromamífero-ectoparásito y b) micromamífero-endoparásito.

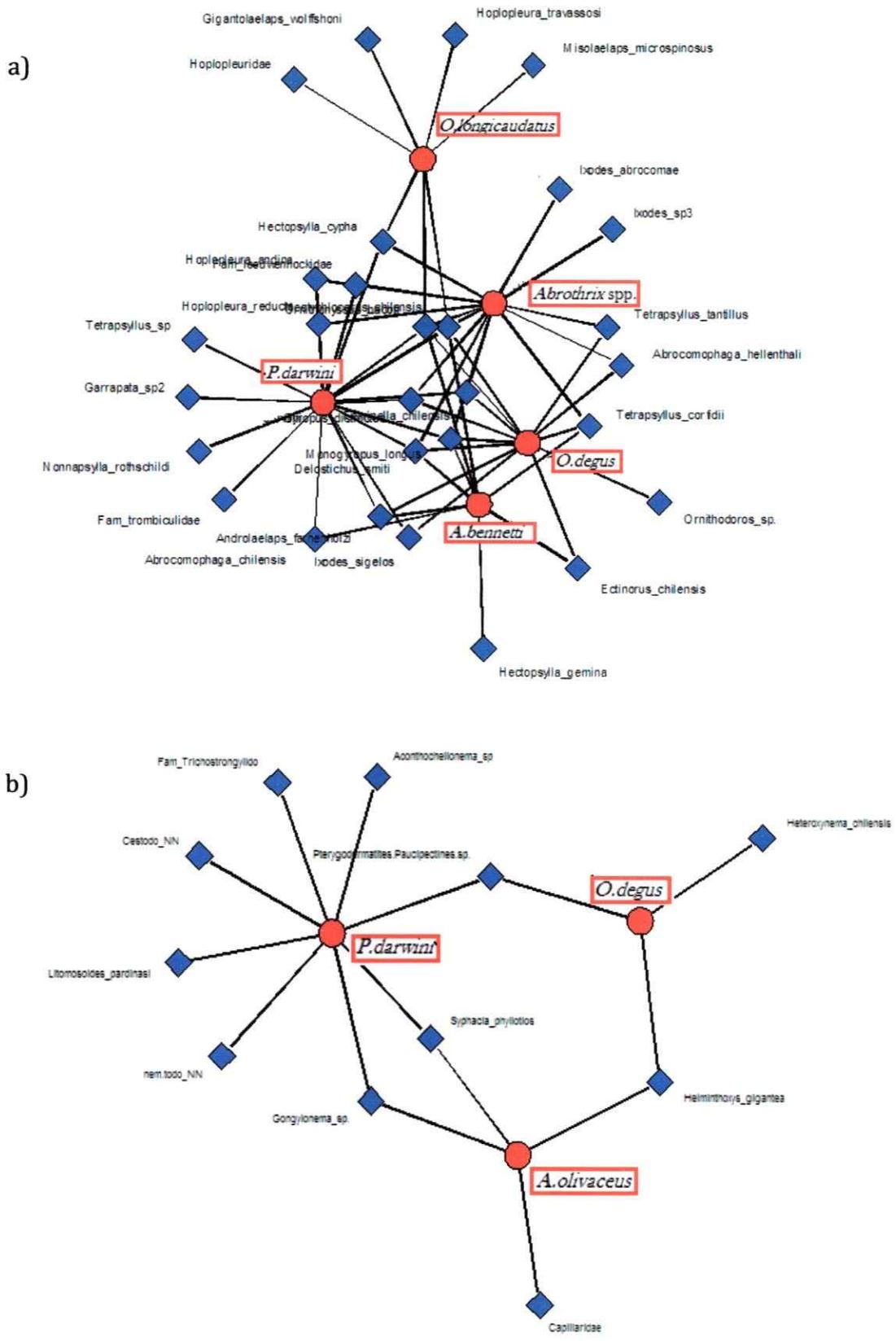


Figura 8. Red de interacción de ensamble a) micromamífero-ectoparásito y b) micromamífero-endoparásito.

Es necesario destacar la importancia de considerar simultáneamente información cualitativa y cuantitativa en los análisis de redes parásito-hospedero. Si bien la mayor parte de las revisiones y análisis previos han considerado únicamente matrices cualitativas, en parte por la limitación de las bases de datos existentes, en este estudio se ha detectado que los resultados son contingentes al tipo matriz (cualitativa o cuantitativa) y al tipo de parasitismo (ectoparasitismo o endoparasitismo). Se observa en detalle como el anidamiento, la modularidad y la centralización cambian sustancialmente la magnitud de la diferencia entre las redes de ecto y endoparásitos cuando se analiza las matrices cuantitativas. Por lo que las matrices cualitativas, que son las más utilizadas, podrían no ser suficientemente informativas, más aún cuando se hacen revisiones extensas de las cuales se desprenden la mayoría de los patrones relacionales entre los descriptores topológicos. Este estudio comparativo permitió visualizar cuánto, en qué dirección y magnitud, cambian los descriptores topológicos al usar estas dos aproximaciones conceptuales.

CONCLUSIONES

De los resultados de esta tesis emergen las siguientes conclusiones:

1. Los micromamíferos más ancestrales tienden a tener ensambles más acotados y especializados, con altas cargas parasitarias y baja riqueza. Por el contrario, micromamíferos más recientes presentan ensambles diversos y difusos, con bajas cargas parasitarias y alta riqueza.
2. Las redes parásitos-hospederos demostraron ser altamente asimétricas: los hospederos tienen grados promedios mucho mayores que sus parásitos, sugiriendo interacciones globalmente especializadas.
3. Los módulos en las redes de interacción son compartidos por especies de roedores filogenéticamente cercanos, lo que sugiere que la estructura filogenética de los hospederos determina en gran parte sus ensambles de endo y ectoparásitos.

4. El anidamiento fue consistentemente mayor en la red endoparásito-hospedero, lo que confirma mayor especialización que en la red de ectoparásito-hospedero. Se postula que este patrón correspondería a la mayor intimidad que usualmente conlleva ser endoparásito.

5. La red ectoparásito-hospedero presenta un valor de centralización mucho mayor que la de endoparásito-hospedero. Esto sugiere que la estructura de la red se debe en gran parte a la presencia de especies de ectoparásitos generalistas compartidas que mantiene fuertemente conectadas la red. Por el contrario la red endoparásito-hospedero está débilmente conectada pues sus especies ectoparásitos compartidas son pocas y sus ensambles muy específicos.

BIBLIOGRAFÍA

- Adler, D., Murdoch, D. y otros. 2014. rgl: 3D visualization device system (OpenGL). R package version 0.95.1157. <http://CRAN.R-project.org/package=rgl>
- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes, P.R., Loyola, R.D. y Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- Almeida-Neto, M. y Ulrich, W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software* 26: 173-178.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C. J. and Olesen, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 100: 9383-9387.
- Bersier, L.F., Banasek-Richter, C. y Cattin, M.F. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83: 2394-2407.
- Botto-Mahan, C., Cattin P.E., Canals, M. y Acuña, M. 2005. Seasonal variation in the home range and host availability of the blood-sucking insect *Mepraia spinolai* in wild environment. *Acta Tropica* 95: 160-163.
- Burns, K.C. 2007. Network properties of an epiphyte metacommunity. *Journal of Ecology* 95: 1142-1151.
- Butts, C.T. 2014. sna: Tools for Social Network Analysis. R package version 2.3-2. <http://CRAN.R-project.org/package=sna>
- Cortes, A., Pino, C. y Rosenmann, M. 1994. Balance hídrico del ensamble de micromamíferos de dos localidades de la región mediterránea árida del norte de Chile central: Un estudio de campo. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 65-77.
- di Castri, F. y Hajek, E.R. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Ediciones de la Universidad Católica de Chile, Santiago 225 pp.

- Dormann, C.F., Gruber, B. y Fruend, J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news* Vol 8: 8- 11.
URL: <http://cran.rproject.org/web/packages/bipartite/bipartite.pdf>
- Dormann, C.F. y Strauss, R. 2013. Detecting modules in quantitative bipartite networks: the QuaBiMo algorithm. *arXiv preprint arXiv:1304.3218*. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 90-98.
- Freeman, L.C. 1979. Centrality in Social Networks: Conceptual Clarification. *Social Networks* 1:215-239
- Fontaine, C., Guimaraes, Jr. P.R., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van der Putten, W.H., van Veen, F.J.F. y Thebault, E. 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters* 14: 1170-1181.
- Fortuna, M.A., Stouffer, D.B., Olesen, J.M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B.R., Poulin, R. y Bascompte, J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* 79: 811-817.
- Guilhaumon, F., Krasnov, B. R., Poulin, R., Shenbrot, G. I., y Mouillot, D. 2012. Latitudinal mismatches between the components of mammal-flea interaction networks. *Global Ecology and Biogeography* 21: 725-731.
- Guimerà, R., y Amaral, L.A.N. 2005. Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*. Article P02001.
- Heleno, R., Devoto, M. y Pocock, M. 2012. Connectance of species interaction networks and conservation value: Is it any good to be well connected? *Ecological Indicators* 14: 7-10.
- Jordano, P., Vázquez, D. y Bascompte, B. 2009. Redes complejas de interacción mutualista planta-animal. En: Medel, R., Aizen, M.A. y Zamora, R. (Eds) *Ecología y evolución de interacción planta-animal*. pp 17-41. Editorial Universitaria, Santiago.
- Krasnov, B.R., Fortuna, M.A., Mouillot, D., Khokhlova, I.S., Shenbrot, G.I., y Poulin, R. 2012. Phylogenetic signal in module composition and species connectivity in compartmentalized host-parasite networks. *American Naturalist* 179: 501-511.
- Lehane, M.J. 2005. The evolution of the blood-sucking habit. En M.J. Lehane (ed). *The biology of blood-sucking in insects*. pp 7-14. Cambridge University Press, New York.

- Lima, M. y Jaksic, F.M. 1999. El Niño events, precipitation pattern and rodent outbreaks are statistically associated in semiarid Chile. *Ecography* 22: 213-218.
- McQuaid, C.F. y Britton, N.F. 2013. Host-parasite nestedness: A result of co-evolving trait-values. *Ecological Complexity* 13: 53-59.
- Medel, R., Vergara, E., Silva, A. y Kalin-Arroyo, M. 2004. Effects of vector behavior and host resistance on mistletoe aggregation. *Ecology* 85:120-126.
- Muñoz-Pedrero, A. y Gil, C. 2009. Orden Rodentia. En A. Muñoz-Pedrero y J. Yáñez (eds), *Mamíferos de Chile*. pp 73-126. CEA Ediciones, Valdivia.
- Oksanen, J., Guillaume Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. y Wagner, H. 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pollard, A. 1992. The importance of deterrence: Responses of grazing animals to plant variation. En R. Fritz y E. Simms (Eds.), *Plant resistance to herbivores and pathogens: Ecology, evolution and genetics*. pp. 216-239. The University of Chicago Press, Chicago.
- Poulin, R. 1996. The evolution of life history strategies in parasitic animals. *Advances in Parasitology*. 37: 107-134.
- Poulin, R. 1998. Origins of parasitism and complex life cycles. En R. Poulin (ed), *Evolutionary Ecology of Parasites*. pp 8-26. Chapman and Hall, London.
- R Development Core Team. 2009. R: a language and environment to statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Vienna computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, URL <http://www.R-project.org>
- Rodríguez-Diego, J. G., Olivares, J. L., Arece, J., y Roque, E. 2009. Evolución de los parásitos: Consideraciones generales. *Revista de Salud Animal* 31: 13-17.
- Spotorno, A.E., Walker, L.I. y Marín, J.C. 2009. Origen, evolución y domesticación de los mamíferos chilenos. En: A. Muñoz-Pedrero y J. Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*. pp 269-297 CEA Ediciones, Valdivia.
- Tylianakis, J.M., Tscharnkte, T. y Lewis, O.T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, 445: 202-205.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., y Gotelli, N. J. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.

- Vázquez, D.P., Poulin, R., Krasnov, B.R. y Shenbrot, G.I. 2005. Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology* 74: 946-955.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P.K. y Sazima, M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. *Proceedings of the royal society B* 281: 20132397. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2397>
- Yáñez, J. 2009. Preparación y conservación de muestras. En: A. Muñoz-Pedrero y J. Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*. pp 447-460. CEA Ediciones, Valdivia.
- Yáñez, J. 2012. Roedores de Chile: perspectiva ecológica y sistemática. En M. Canals y P.E. Cattán (eds), *Zoología Médica III: Vertebrados*. pp 47-112. Editorial Universitaria, Santiago.
- Rózsa, L. 1992. Points in question: Endangered parasite species. *Interantional Journal for Parasitology* 22: 265-266.
- Windsor, D.A. 1998. Controversies in parasitology. Most of the species on Earth are parasites. *Interantional Journal for Parasitology* 28: 1939-1941.

ANEXO I

Fauna ectoparasitaria de micromamíferos de una zona semiárida

RESUMEN

En este anexo se muestra el ensamble ectoparasitario de cinco especies de micromamíferos de una zona semiárida por cinco años consecutivos. Se encontraron un total de 29 especies ectoparasitas entre piojos, pulgas, garrapatas y ácaros. Los ensambles de *Octodon degus* (13 ectoparasitos), *Phyllotis darwini* (17), *Abrothrix* spp. (15), *Abrocoma bennetti* (9) y *Oligoryzomys longicaudatus* (7) son descritos en detalle y fueron sometidos a análisis de rarefacción para comprobar la robustez del muestreo. Este trabajo contribuye al conocimiento de la fauna ectoparasitaria de roedores de zonas semiáridas.

Palabras claves: *Octodon degus*, *Phyllotis darwini*, *Abrothrix* spp., *Abrocoma bennetti*, *Oligoryzomys longicaudatus*, ectoparasitos.

INTRODUCCIÓN

El parasitismo es una asociación antagónica e inestable entre dos seres de distintas especies, donde el más pequeño, llamado parásito, vive de manera temporal o permanente en otro más organizado, el hospedador, alimentándose a sus expensas y causándole un daño real o potencial (Rodríguez-Diego y col. 2009). Dependiendo de su ubicación, éstos se pueden clasificar en ectoparásitos (parásitos externos) o endoparásitos (parásitos internos), este anexo se centrará en los primeros. Se ha propuesto que el origen del ectoparasitismo deriva de una asociación simbiótica de artrópodos con vertebrados nidícolas, quienes atraídos por las condiciones favorables de las madrigueras (e.g., presencia de detritos, humedad, temperatura) pasaron posteriormente a ser parásitos (Lehane 2005). La segunda posible ruta es que insectos entomófagos atraídos por insectos asociados a vertebrados, y debido a la presencia de pre-adaptaciones fisiológicas y morfológicas, pudieron hacer el cambio a parásitos de vertebrados (Lehane 2005). En cualquiera de los dos casos, el contacto prolongado y cercano con vertebrados derivó al cambio de hábito parasitario. Se estima que este cambio ha surgido independientemente al menos seis veces en artrópodos del Jurásico y Cretácico (146 – 65 m.a.a.) (Lehane 2005). Las diversas formas de ectoparasitismo actual (i.e., parasitismo accidental, permanente, ocasional, facultativo) indican que en ciertos grupos esta interacción es más reciente que en otros (Rodríguez-Diego y col. 2009), por lo tanto, se infiere

que especies que presentan más adaptaciones a la vida parásita sean más ancestrales en su interacción que aquellas que presenten menos.

En Chile, la evolución de la fauna de roedores y, por ende, la de sus ectoparásitos, resulta de interacciones de factores históricos y ecológicos en distintas escalas temporales, asociada a la condición de continente isla de Sudamérica. Las comunidades de roedores nativos en Chile son reservorios de múltiples patógenos de enfermedades como *Leptospira*, Hanta o Mal de Chagas, debido a esto es uno de los grupos más estudiados (Yáñez 2012), sin embargo, el estudio de sus interacciones ectoparasitarias (no patógenas) es limitado en Chile y Latinoamericana. Adicionalmente, la mayoría de estos estudios están restringidos a hallazgos puntuales y acotados en el tiempo, lo que no entrega información acerca de la identidad del ensamble real de una especie hospedera, ni de su historia evolutiva común, más bien en su mayoría exhiben una mirada parásito-centrada (Guglielmo y col. 2009).

Antecedentes de ectoparásitos para Chile

Phthiraptera (piojos) es uno de los taxa más estudiados en Chile. En 1937 se describe a *Ferrisella chilensis* (Werneck 1937) asociada a un hospedador tipo *Octodon degus* recolectado en Chile. Un estudio argentino con otra especie de *Ferrisella*, asocia este género a roedores Octodontinos adaptados a zonas áridas (Castro y Verzi 2002). Para *O. degus* también ha sido descrito *Gyropus distinctus*

como nueva especie (Castro y Cicchino 2002), especie compartida con *Octodon lunatus*, en la Reserva Nacional Lago Peñuelas, Valparaíso. Price y Timm (2000) describen dos especies nuevas de *Abrocomophaga*, una de ellas *A. hellentali* parasitando a *O. degus* colectada en el Cerro Manquehue. Se reporta como hospedero conocido para *Hoplopleura andina* a *Abrothrix (Akodon) olivaceus* en Concepción y se redescubre a *H. travassosi*, pero sólo con hospederos en Argentina (Castro 1982). También se describe *H. reducta* en Argentina con hospederos cricétidos (Ferris 1921). Gómez (1998) asocia al piojo *Eulinognathus chilensis* con *Abrocoma bennetti* (Copiapó), y *Hoplopleura andina* a *Geoxus valdivianus* (Lonquimay) *Abrocomaphthirus hoplai* es descrito para *A. bennetti* en Chile central (Durden y Webb Jr. 1999). *Monogyropus longus* es reportada en *A. bennetti* capturados en Vallenar y Peñaflor (Ewing 1924).

Existen unas 2000 especies de siphonapteros (pulgas) en el mundo, la mayoría parásitas de mamíferos y aves. En las pulgas sólo el estadio adulto es de vida parásita (Fredes 2008), por lo cual sus estadios de desarrollo tempranos son difíciles de recolectar. Para *O. degus* y *A. bennetti* está descrita la asociación con *Delostichus smiti*, y un hallazgo único en *P. darwini* en la Reserva Nacional Las Chinchillas (Beaucournu y col. 2011). *Ectinorus chilensis* fue descrito para *A. bennettien* la localidad de Til-Til (Lewis 1976). *Neotyphloceras chilensis*, ascendido a especie por Sánchez y col. (2012), se describe en una gran variedad de hospederos: *Thylamys elegans*, *P. darwini*, *Abrothrix longipilis*, *A. olivaceus*, todos de

Coquimbo. Una revisión reciente del género *Hectopsylla* provee información sobre al menos tres hospederos en Argentina compartidos para *Hectopsylla cypha* y *Hectopsylla gemina*, donde los hospederos más relevantes son *Microcavia australis* y *Octomys barrerae* (Johnson 1957, Hastriter y Méndez 2000). Para Chile, este género se asocia a *P. darwini*, *A. olivaceus* y *A. longispilis* en el norte del país (Bazán-León y col. 2013) *Tetrapsyllus corfidii* descrito para *O. degus* y *T. tantillus* encontrado en *Thylamys (Marmosa) elegans*, ambos en Valparaíso (Smit 1987).

En ixódidos (garrapatas), Guglielmone y col. (2003) documentaron para la región neotropical 188 especies de Ixodida de las cuales 74 son argásidos y 114 Ixodidos. Guglielmone y Nava (2010) reportan para Sudamérica sólo registro de la familia Ixodidae parasitando mamíferos, no existiendo casos reportados de argásidos. González y col. (2012) publica el primer registro de *Ornithodoro* sp. en el roedor *Graomys griseoflavus* para Argentina. Para Chile se han descrito un número considerable de garrapatas endémicas o probablemente endémicas, debido a su peculiar ubicación en la región zoogeográfica neotropical. Para todas las especies de interés en esta tesis se ha registrado sólo a *Ixodes sigelos*, siendo el registro más septentrional en la V Región y la mayoría de ellos concentrados en la zona austral. De acuerdo a nuestro conocimiento se registran sólo tres especies de *Ornithodoros* en Chile: *O. puertoricensis* en reptiles, *O. amblus* y *O. spheniscus* en aves, todas ellas en el norte de Chile (González-Acuña 2008). Por último, *Ixodes abrocomae* ha sido recientemente encontrada para *A. longispilis* en el Parque Nacional Fray Jorge, y

para *A. olivaceus* y *Phyllotis xanthopygus* en Río Los Molles (Guglielmone y col. 2010).

La información encontrada para mesostigmatas (ácaros) en Chile es muy escasa, la mayoría de los estudios son de Argentina en especies compartidas con Chile (Lareschi y col. 2003, 2013). El ácaro *Ornithonyssus bacoti* ha sido reportado en Chile por Burger y col. (2012) en baja abundancia en *O. degus*, además de en 10 especies de Rodentia y una Didelphimorphia en Argentina, este ácaro tiene un papel de vector potencial durante un corto periodo de tiempo, pudiendo transmitir el protozoo *Trypanosoma cruzi* (Cortés-Jiménez y col. 1994). Esta información es relevante en salud pública cuando se han detectado casos de infestación del ácaro en humanos (Baumstark y col. 2007). *Androlaelaps fahrenheitzi* ha sido reportada en varios órdenes: Rodentia, Didelphimorphia, Microbiotheria, Xenarthra y Chiroptera. *Gigantolaelaps wolffshoni* y *Mysolaelaps microspinosus* han sido encontradas en tres especies de *Oligoryzomys*, entre ellos *O. longicaudatus* en Argentina y Chile (Lareschi y col. 2003, Lareschi y González-Acuña 2010).

La revisión de la literatura publicada da cuenta lo complejo del hallazgo de especies parásitas y de la descripción del ensamble de especies para estos sistemas menos evidentes, haciendo difícil establecer con certeza la riqueza total del ensamble para una especie hospedera determinada. La mayoría de las veces este valor se subestima, porque simplemente no se cuenta con las herramientas ni el tiempo

para censarlas todas. Para subsanar este problema, el uso de curvas de acumulación de especies (curvas de rarefacción) y modelos estadísticos más complejos permiten predecir las especies no encontradas por el muestreo, según la naturaleza de los datos y las especies de estudio (Soberón y Llorente 1993, Colwell y col. 2004, Rivera-Hutinel y col. 2012). En este sentido Colwell y col. (2012) provee un modelo unificado de herramientas estadísticas robustas para interpolar y extrapolar curvas de acumulación de especies y conocer con cierta certeza la riqueza real del ensamble total. Si bien, esta herramienta no es nueva, su uso en ensambles parasitarios es novedoso, existiendo pocos trabajos de este tipo (Ramos y col. 2012).

Conocer las especies que parasitan un grupo de hospederos de interés es valioso en varios aspectos pues nos entrega datos que mejoran el conocimiento de la ecología del huésped, algunas consideraciones sobre evolución en ciertos grupos de mamíferos se basan en estudios sobre sus parásitos además de que muchos ectoparásitos son vectores de enfermedades que afectan a humanos y animales domésticos (Yáñez 2009). Además del conocimiento *per se*, conocer la riqueza real de especies es prioridad para estudios relacionados con ecología de la conservación, disciplina que históricamente ha pasado por alto las especies parásitas. Sin embargo, esta mirada está cambiando en el caso de los parásitos de ecosistemas naturales, debido a que se comienzan a considerar como agentes importantes que ejercen fuerzas evolutivas de cohesión que mantienen los

ecosistemas naturales unidos (Windsor 1998).

En este contexto, el presente trabajo es una contribución al estudio de las interacciones ectoparásito-micromamífero, presentando los ensambles encontrados en cinco especies de roedores, dos hystricomorphos, *O. degus* y *A. bennetti*, y tres myomorphos, *P. darwini*, *Abrothrix* spp. y *O. longicaudatus* provenientes de un ecosistema semiárido-Mediterráneo protegido con bajo nivel de perturbación humana y de animales introducidos. Se utiliza análisis de rarefacción para comprobar la robustez del muestreo y pesquisar el número de ejemplares de roedores necesarios para conocer el ensamble completo de especies ectoparásitas. Adicionalmente se estima la diversidad de especies ectoparásitas para cada especie de roedor y la similitud de ensambles entre las especies hospederas.

MÉTODOS

Captura de micromamíferos

La captura de micromamíferos fue realizada mediante la colocación de 300 trampas de rejilla colapsables tipo Sherman (24 × 8 × 9 cm) en seis transectos de 50 trampas cada uno, separadas por 10 metros de distancia entre trampas, durante un periodo total de 5 días en los meses de enero de 2009 a 2013, en la Reserva Nacional Las Chinchillas (Región de Coquimbo). Las trampas fueron etiquetadas, geo-referenciadas mediante uso de GPS, y activadas entre las 19:00 - 09:00 h del día siguiente, utilizando avena como cebo y algodón como refugio. Los micromamíferos capturados fueron registrados y trasladados al laboratorio de campaña en terreno. Todos los animales capturados que sobrevivieron a la manipulación descrita en la siguiente subsección, fueron liberados la misma tarde y en el mismo punto de captura. Los individuos que no sobrevivieron (<5%) fueron destinados a la recolección de endoparásitos (ver detalles en *Recolección e identificación de endoparásitos*, Anexo II). El procedimiento de captura, sedación y manipulación de los animales se llevó a cabo siguiendo las recomendaciones internacionales para manejo de mamíferos (Johnson-Delaney 2006) y autorizada por el Comité de Ética de la Facultad de Ciencias (Universidad de Chile), Servicio Agrícola y Ganadero resoluciones N° 7462 y N° 0048 (SAG), y Corporación Nacional Forestal resolución N° 61/2010 (CONAF).

Recolección e identificación de ectoparásitos

Los micromamíferos fueron sedados con isoflurano (2 a 4%), que provee una anestesia larga y estable con una buena recuperación luego de su administración (Lee 2004). Posteriormente, los animales fueron sexados, masados, medidos para datos de morfometría (e.g., largo total, largo de cuerpo, entre otros) y marcados mediante dos crotales de combinación numérica única en sus orejas para reconocer recapturas. Luego, cada micromamífero fue cepillado enérgicamente a favor y a contra pelo sobre una superficie blanca por aproximadamente 30 s, poniendo énfasis en la zona dorsal anterior, cabeza, orejas, ojos, labios, axilas (Lehane 2005, Yáñez 2009) y sometido a una inspección visual activa para recuperar ectoparásitos adosados al animal que no cayeran por el cepillado. Los ectoparásitos fueron recogidos con una pinza blanda humedecida, conservados en microtubos con alcohol al 70% (Yáñez 2009), y rotulados con los datos del individuo. Entre el cepillado de un individuo y otro, la superficie de recolección de muestras y el cepillo fueron limpiados exhaustivamente, con el fin de evitar la contaminación cruzada.

Posteriormente, las muestras de ectoparásitos fueron separados por taxón: phthirapteros (piojos), siphonapteros (pulgas), ixodidos (garrapatas) y mesostigmatas (ácaros). Los piojos fueron aclarados en KOH (20%) por 24h, teñidos con una solución de eosina en fenol-etanol por 1h, limpiados del exceso de colorante en fenol-etanol y montados en bálsamo de Canadá en una modificación

del protocolo general propuesto por Wirth y Marston (1968). Las pulgas fueron perforadas con una aguja entomológica entre el primer y el segundo terguito abdominal y macerados en KOH (20%) por 24h (o más según si se tratase de especies grandes o fuertemente esclerotizadas), posteriormente se pasaron a agua destilada y mediante compresión suave del abdomen se logró la liberación del contenido abdominal que escapó por el orificio antes realizado. Luego, cada pulga fue sometida a una batería ascendente de alcoholes (70%,80%,90%y 100%) por 30 min en cada solución. Posteriormente, se tiñó en creolina (análogo al aceite de clavo) por un tiempo no superior a 15 min, para evitar el desprendimiento de las setas, para luego ser montadas en bálsamo de Canadá. El protocolo utilizado para pulgas fue modificado de <http://fleasoftheworld.byu.edu/> (BYU 2012). Los ácaros y garrapatas no ingurgitadas, fueron aclaradas en Nesbitt por el tiempo que fuese necesario y montadas en Berlese (Martín-Mateo 1994). A los ácaros y garrapatas ingurgitadas se les realizó un pequeño orificio y se les sometió a KOH (20%) por un corto periodo de tiempo a 80°C. Por último, los ejemplares fueron trasladados a agua destilada para recuperar la cutícula que fue montada en Berlese. La identificación de los ectoparásitos se realizó mediante el uso de claves y catálogos especializados (Ferris 1921, Ewing 1924, Werneck 1937, Johnson 1957, Lewis 1976, Castro 1982, Smit 1987, Price y Timm 2000, Hastriter y Méndez 2000, Castro y Cicchino 2002, Guglielmone y col. 2010, Beaucournu y col. 2011, Sánchez y col. 2012), además de muestras de referencia depositadas en el Departamento de Zoología, Universidad de Concepción.

Descripción de las comunidades ectoparasitarias

Para la descripción de las comunidades de especies de ectoparásitos recolectadas se estimó la prevalencia ($P = \text{número de individuos de una especie hospedera infectada con una especie parásita particular} / \text{número de hospederos examinados}$), frecuencia ($F = \text{número de hospederos infectados por una especie parásita particular}$), intensidad media ($IM = \text{número total de individuos de una especie parásita particular en una muestra de especie hospedera} / \text{número de individuos de la especie hospedera infectados en la muestra}$) y abundancia media ($AM = \text{número de parásitos aislados} / \text{número de hospederos analizados}$) (Margolis y col. 1982).

Adicionalmente se realizaron análisis de rarefacción con el fin de comparar la riqueza observada con la riqueza estimada mediante el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell 2005), utilizando un modelo de 100 aleatorizaciones, extrapolarlo a un total de 500 muestras, usando la fórmula corregida por sesgo para Chao1 y Chao2, y usando como límite superior para considerar especie rara $R=2$. Se usó Chao2 como mejor estimador de la riqueza asintótica (Sest) para datos basados en muestras (modelo del producto de Bernoulli, Colwell y col. 2012). El muestreo se considera adecuado cuando las curvas de acumulación (Sest) y el estimador de riqueza seleccionado (Chao2) convergen en sus valores máximos, de esta forma se comprueba la robustez del muestreo en describir la riqueza de la comunidad parasitaria (Colwell y col. 2004). Por último se estimó el índice de diversidad de

Shannon con el mismo programa antes mencionado y el índice de similitud de Jaccard para analizar las especies compartidas.

RESULTADOS

Se analizó un total de 705 micromamíferos de las especies *O. degus* (N = 356), *P. darwini* (N = 271), *Abrothrix* spp. (N = 54; incluyendo *A. longipilis* y *A. olivaceus*), *A. bennetti* (N = 14), y *O. longicaudatus* (N = 10). En estas cinco especies fueron recolectados 3637 ectoparásitos entre piojos, pulgas, garrapatas y ácaros, correspondientes a 29 especies de ectoparásitos diferentes.

De las 29 especies encontradas nueve corresponden al orden Siphonaptera: *Delostichus smiti*, *Hectopsylla cypha*, *Hectopsylla gemina*, *Neotyphloceras chilensis*, *Nonnapsylla rothschildi*, *Tetrapsyllus corfidii*, *Tetrapsyllus tantillus*, *Tetrapsyllus* sp., único ejemplar que no pudo ser identificado dentro del género, y *Ectinorus chilensis*. Dentro del orden Phthiraptera se identificaron ocho especies: *Abrocomophaga chilensis*, *Abrocomophaga hellenthali*, *Hoplopleura reducta*, *Hoplopleura andina*, *Hoplopleura travassosi*, *Ferrisella chilensis*, *Monogyropus longus*, y *Gyropus distinctus*. Además de ejemplares que no fueron identificados hasta nivel de especie, debido al estado de deterioro de la muestra: *Hoplopleura* grupo *travassosi* y *Hoplopleuridae*, sin embargo es altamente improbable que constituyan otras especies. Dentro del orden de los Ixodidos, se identificó a *Ixodes sigelos*, *Ixodes abrocomae*, larvas de *Ixodes* sp3, que difieren de *I. sigelos* por la forma del último segmento del palpo maxilar, y dos especies de argásidos identificados como *Ornithodoros* sp1. encontrados en gran número en *O. degus* y

como *Ornithodoros* sp2, hallazgo en *P. darwini*, éstas dos últimas difieren notoriamente en el largo y el ancho de sus palpos maxilares. En total cinco Ixodidos. Por último, del orden Mesostigmata se identificaron siete especies, *Ornithonyssus bacoti*, *Androlaelaps farhenholzi*, *Gigantolaelaps wolffshoni*, *Misolaelaps microspinosus*; dos morfotipos identificados hasta familia, *Leeuwenhockidae* y *Trombiculidae*, y finalmente una especie de ácaro depredadora de otros ácaros del género *Cheyletus* sp.

En la Tabla 1 se resume la riqueza absoluta (Sobs*: número total de especies encontradas), la riqueza observada (Sobs: especies que adoptando un criterio conservador corresponderían al ensamble ectoparasitario), el valor de la riqueza asintótica de especies (Sest) y el estimador Chao2 como el mejor predictor para la riqueza estimada.

Tabla 1. Número de roedores analizados (N), riqueza absoluta (Sobs*), la riqueza observada (Sobs), riqueza asintótica de especies (Sest) y Chao2, estimador de riqueza para este modelo de datos, para los ensambles ectoparasitarios de cada especie.

Ectoparásitos	N	Sobs*	Sobs	Sest	Chao2
<i>Octodon degus</i>	356	17	13	13,99	13,99
<i>Phyllotis darwini</i>	271	20	17	17,99	17,99
<i>Abrothrix</i> spp.	54	16	15	28,24	25,77
<i>Abrocoma bennetti</i>	14	10	9	14,57	14,57
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	10	7	7	7,15	7,39

En la Tabla 2 también se muestra el índice de Shannon (H') y el índice de Jaccard (J) como índices de diversidad y similitud de especies, respectivamente.

Tabla 2. En la diagonal se muestra el índice de Shannon (H'), sobre la diagonal el índice de Jaccard (J) y bajo la diagonal el número de especies compartidas para cada par de especies analizadas.

	<i>O. degus</i>	<i>P. darwini</i>	<i>Abrothrix</i> spp.	<i>A.bennetti</i>	<i>O.</i> <i>longicaudatus</i>
<i>O. degus</i>	1,64	0,36	0,33	0,46	0,11
<i>P. darwini</i>	8	2,22	0,45	0,30	0,14
<i>Abrothrix</i> spp.	7	10	1,65	0,26	0,16
<i>A.bennetti</i>	7	6	5	0,93	0,14
<i>O.</i> <i>longicaudatus</i>	2	3	3	2	1,6

A continuación se describe el detalle de los ensambles para cada especie hospedera analizada.

Octodon degus. Se observa una riqueza de 17 especies encontradas (seis piojos, seis pulgas, dos garrapatas y tres ácaros), pero debido al alto número de muestras analizadas (N = 356 roedores) se detecta que está dominado por el piojo *Gyropus distinctus* (42,70%; 825 ejemplares montados), y por la pulga *Delostichus smiti* (68,26%; 721 ejemplares montados). Se encontraron consistentemente también los piojos *Ferrisella chilensis*, *Monogyropus longus* y *Abrocomphaga hellenthalii*. El

hallazgo de los piojos *Abrocomophaga chilensis* y *Hoplopleura andina* se discute en la siguiente sección. El ensamble del resto de las pulgas (*Neotyphloceras chilensis*, *Tetrapsyllus corfidii* y *Ectinorus chilensis*) es consistente pero poco abundante. La presencia de *Hectopsylla cyphay* *Tetrapsyllus tantillus* se discute en la siguiente sección. El argásido *Ornithodoros* sp. fue recurrentemente encontrado con una prevalencia de 12,36%. Los ácaros fueron poco abundantes en comparación con el grueso de la muestra, parasitando sólo al 10,11% de los ejemplares, dentro de los cuales la especie dominante fue nuevamente *Ornithonyssus bacoti*. La presencia de *Cheyletus* sp. se discute más adelante. Es relevante destacar la alta prevalencia global de ectoparásitos en *O. degus*, encontrando que 91,57% de los ejemplares están parasitados (Tabla 3). Para el análisis de rarefacción se usó un Sobs de 13 especies y Chao2 indica que el número de especies estimado del ensamble es 13,99 y que sería encontrado al muestrear el individuo número 1234. El índice de Shannon fue 1,64 y el índice de Jaccard indica la mayor similitud con *A. bennetti* (0,46) (Fig. 1, Tabla 1 y 2).

Tabla 3. Detalle de la comunidad ectoparasitaria de *Octodon degus*. Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita. (Ejemplares positivos: 326/356, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado).

Especie parásita	n	F	P (%)	IM	AM
Phthiraptera					
<i>Gyropus distinctus</i>	825	152	42,70	5,43	2,32
<i>Ferrisella chilensis</i>	491	158	44,38	3,11	1,38
<i>Monogyropus longus</i>	121	85	23,88	1,42	0,34
<i>Abrocomophaga hellenthali</i>	122	75	21,07	1,63	0,34
<i>Abrocomophaga chilensis</i> *	1	1	0,28	1	0,0028
<i>Hoplopleura andina</i> *	1	1	0,28	1	0,0028
Siphonaptera					
<i>Delostichus smiti</i>	721	243	68,26	2,97	2,03
<i>Neotyphloceras chilensis</i>	29	26	7,30	1,12	0,08
<i>Tetrapsyllus corfidii</i>	10	9	2,53	1,11	0,03
<i>Ectinorus chilensis</i>	6	5	1,40	1,2	0,02
<i>Hectopsylla cypha</i> *	1	1	0,28	1	0,0028
<i>Tetrapsyllus tantillus</i>	1	1	0,28	1	0,0028
Ixodidas					
<i>Ornithodoros</i> sp.	86	44	12,36	1,95	0,24
<i>Ixodes sigelos</i>	2	1	0,28	2	0,0056
Mesostigamta					
<i>Ornithonyssus bacoti</i>	41	28	7,87	1,46	0,12
<i>Androlaelaps farhenholzi</i>	5	5	1,40	1	0,01
<i>Cheyletus</i> sp.*	3	3	0,84	1	0,0084

*Individuos no considerados en el ensamble observado para las curvas de acumulación.

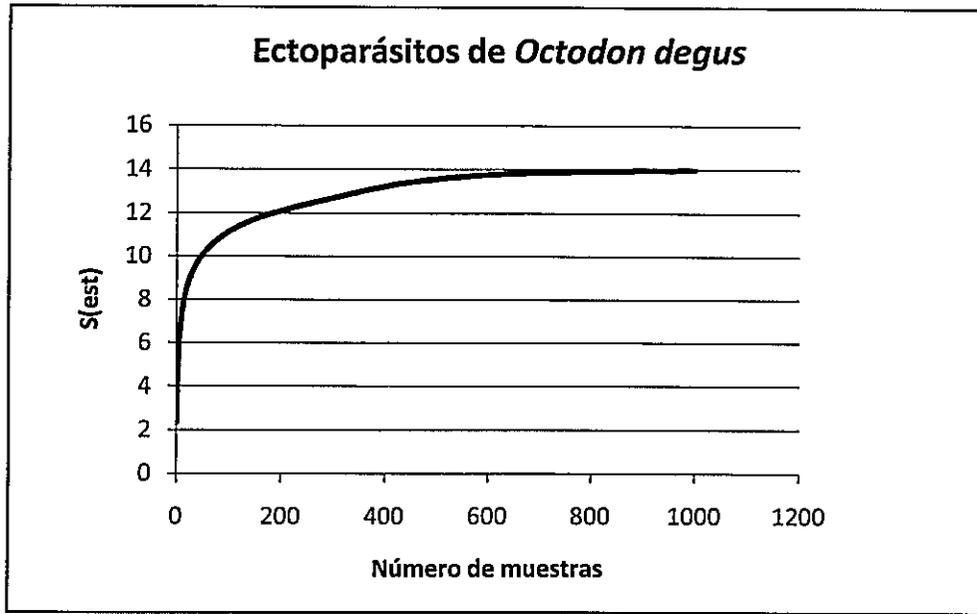


Figura 1. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de ectoparásitos de *Octodon degus*.

Phyllotis darwini. El ensamble se compone por seis especies de piojos, cinco de pulgas, tres de garrapatas y cuatro de ácaros. El ensamble está claramente dominado por los piojos *Neotyphloceras chilensis* y *Hectopsylla cypha*, con prevalencias de 23,25 y 13,65% respectivamente, y por el ácaro *Ornithonyssus bacoti* con 14,76% que, si bien, está presente en la mayoría de los ensambles, es en este roedor y en *Abrothrix* spp. (25,93%) donde parece tener mayor relevancia. Los casos de las familias *Leeuwenhockidae*, *Trombiculidae* y de *Ornithodoros* sp1, se discuten más adelante (Tabla 4). Esta especie tiene la mayor riqueza observada con 18 especies halladas, sin embargo para el análisis de rarefacción se usó un Sobs de 17 especies y Chao2 indica que el número de especies estimado del ensamble es 17,99; número que sería encontrado al muestrear el individuo número 957. El



índice de Shannon fue 2,22 y el de Jaccard arrojó mayor similitud con *Abrothrix* spp. llegando a 0,45 (Fig.2, Tabla 1 y 2).

Tabla 4. Detalle de la comunidad ectoparasitaria de *Phyllotis darwini*. Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita. (Ejemplares positivos: 153/271, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado)

Especie parásita	n	F	P(%)	IM	AM
Phthiraptera					
<i>Hoplopleura andina</i>	20	16	5,90	1,25	0,0738
<i>Gyropus distinctus</i>	14	9	3,32	1,56	0,0517
<i>Monogyropus longus</i>	11	5	1,85	2,2	0,0406
<i>Hoplopleura reducta</i>	8	8	2,96	1	0,0295
<i>Ferrisella chilensis</i>	4	4	1,48	1	0,0148
<i>Hoplopleura grupo travassosi*</i>	1	1	0,37	1	0,0037
<i>Fam Hoplopleuridae*</i>	5	4	1,48	1,25	0,0185
<i>Abrocomophaga chilensis</i>	1	1	0,37	1	0,0037
Siphonaptera					
<i>Neotlyphoceras chilensis</i>	94	63	23,25	1,49	0,3469
<i>Hectopsylla cypha</i>	73	37	13,65	1,97	0,2694
<i>Delostichus smiti</i>	21	20	7,38	1,05	0,0775
<i>Nonnapsylla rothschildi</i>	3	3	1,11	1	0,0111
<i>Tetrapsyllus sp.</i>	1	1	0,37	1	0,0037
Ixodida					
<i>Ixodes sigelos</i>	17	7	2,58	2,43	0,0627
<i>Ornithodoros sp1*</i>	1	1	0,37	1	0,0037
<i>Ornithodoros sp2</i>	86	16	5,90	5,38	0,3173
Mesostigmata					
<i>Ornithonyssus bacoti</i>	155	40	14,76	3,88	0,5720
<i>Androlaelaps farhenholzi</i>	10	10	3,69	1	0,0369
<i>Fam Leeuwenhockidae</i>	30	11	4,06	2,73	0,1107
<i>Fam Trombiculidae</i>	119	4	1,48	29,75	0,4391

*Individuos no considerados en el ensamble observado para las curvas de acumulación.

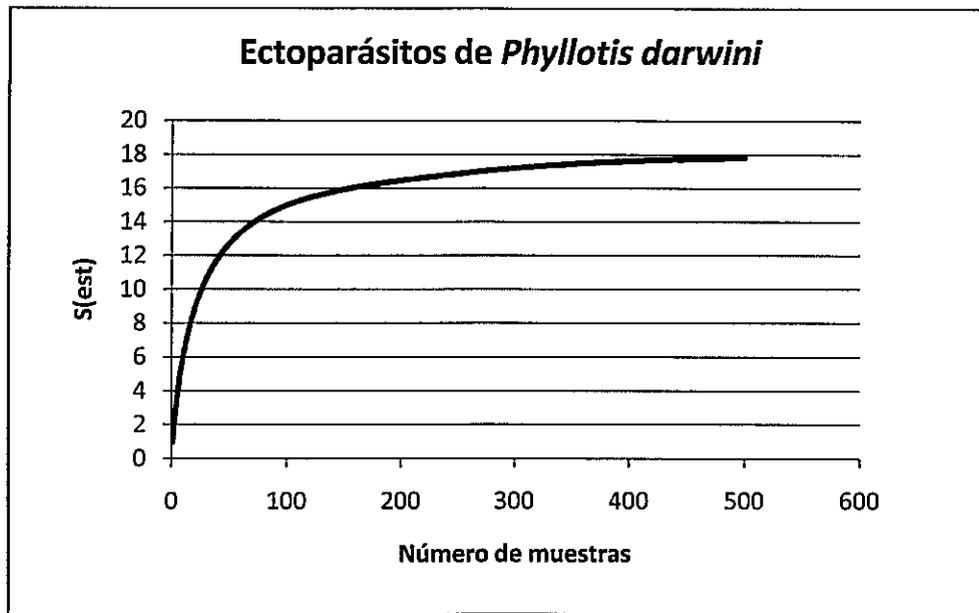


Figura 2. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de ectoparásitos de *Phyllotis darwini*.

Abrothrix spp. Aún cuando la comunidad de ectoparásitos de estas especies presenta una alta riqueza observada ($N = 16$), la mayoría de ellas están en baja abundancia, siendo la pulga *Neotyphloceras chilensis* (38,89%) y el ácaro *Ornithonyssus bacoti* (25,93%) las especies más prevalentes. No se encuentran altas cargas parasitarias como en *O. degus* (Tabla 5). Para el análisis de rarefacción, con una Sobs=15, el Chao2 indica 25,77 especies mientras que la riqueza asintótica estimada fue de 28,24 en la muestra número 630; esta discrepancia se discute. El Índice de Shannon alcanzó 1,65 y además de tener alta similitud con *P. darwini*, es la especie que tiene mayor similitud con *O. longicaudatus* a pesar de sólo alcanzar 0,16 (Fig. 3, Tabla 1 y 2).

Tabla 5. Detalle de la comunidad ectoparasitaria de *Abrothrix* spp. Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita. (Ejemplares positivos: 35/54, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado)

Especies parásita	n	F	P(%)	IM	AM
Phthiraptera					
<i>Ferrisella chilensis</i>	5	4	7,41	1,25	0,09
<i>Hoplopleuraandina</i>	2	2	3,70	1	0,04
<i>Hoploleura reducta</i>	1	1	1,85	1	0,02
<i>Abrocomophagahellenthali</i>	1	1	1,85	1	0,02
<i>Gyropusdistinctus</i>	1	1	1,85	1	0,02
<i>Monogyropuslongus</i>	2	2	3,70	1	0,04
Siphonaptera					
<i>Neotyphloceraschilensis</i>	32	21	38,89	1,52	0,59
<i>Delostichussmiiti</i>	1	1	1,85	1	0,02
<i>Tetrapsylluscorfidii</i>	1	1	1,85	1	0,02
<i>Tetrapsyllus tantillus</i>	1	1	1,85	1	0,02
<i>Hectopsylla cypha</i>	1	1	1,85	1	0,02
Ixodidas					
<i>Ixodesabrocomae</i>	1	1	1,85	1	0,02
<i>Ixodessp3</i>	1	1	1,85	1	0,02
Mesostigamta					
<i>Ornithonyssusbacoti</i>	37	14	25,93	2,64	0,68
<i>Fam Leeuwenhockidae</i>	4	2	3,70	2	0,07
<i>Cheyletus sp.*</i>	1	1	1,85	1	0,02

*Individuos no considerados en el ensamble observado para las curvas de acumulación.

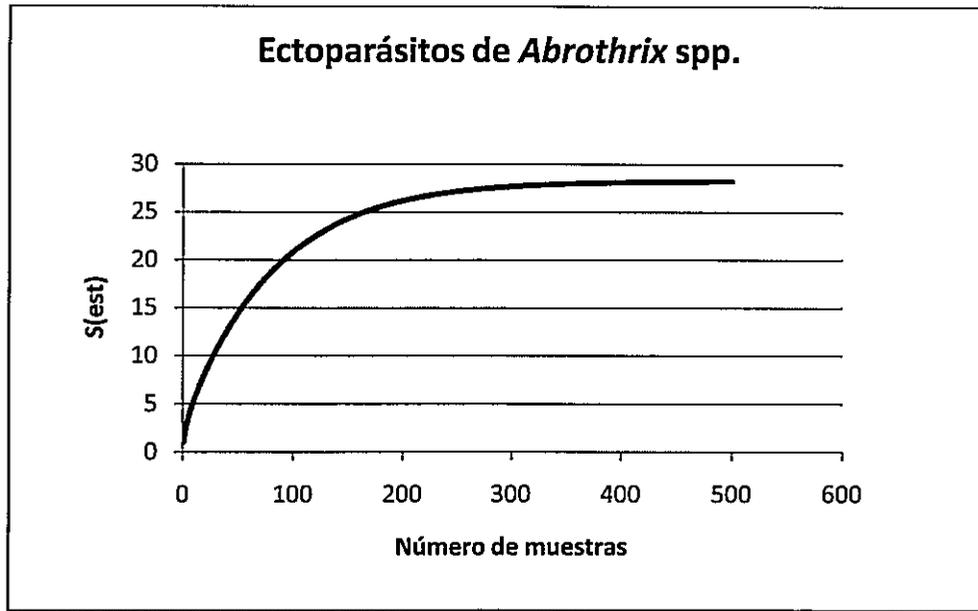


Figura 3. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de ectoparásitos de *Abrothrix* spp.

Abrocoma bennetti. Se encontraron tres especies de piojos, el más prevalente y abundante fue *Monogyropus longus* (57,14%), se destaca el valor de IM = 34,5; también se registra a *Abrocomophaga chilensis* en mucha menor intensidad (IM = 3,25). Las pulgas identificadas comprenden cinco especies, de las cuales las más prevalentes fueron *Delostichus smiti* y *Neotyphloceras chilensis* (35,71% cada una), aunque la primera tiene una intensidad media mayor que la segunda (4,6 y 3,0, respectivamente). Se registran dos individuos de ácaros, pero la presencia de garrapatas y ácaros no parece jugar un papel importante en la comunidad ectoparasitaria de este roedor. Así mismo la presencia de un individuo del piojo *Gyropus distinctus* es discutida (Tabla 6). Los análisis de rarefacción indican que la riqueza estimada alcanza 14,57 especies mientras que la Sobs fue de nueve especies, aproximadamente cinco especies más que nuestra muestra de referencia

y que para alcanzarla se deberían analizar al menos 180 individuos roedores. El Índice de Shannon alcanzó 0,93, teniendo el menor índice de diversidad de todas las especies y el índice de Jaccard indica que su ensamble es más similar en orden decreciente a *O. degus*, *P. darwini*, *Abrothrix* spp. y *O. longicaudatus* (Fig. 4, Tabla 1 y 2).

Tabla 6. Detalle de la comunidad ectoparasitaria de *Abrocoma bennetti*. Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita. (Ejemplares positivos: 11/14, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado)

Especie parásita	n	F	P (%)	IM	AM
Phthiraptera					
<i>Monogyropus longus</i>	276	8	57,14	34,5	19,71
<i>Gyropus distinctus</i> *	1	1	7,14	1	0,07
<i>Abrocomophaga chilensis</i>	13	4	28,57	3,25	0,93
Siphonaptera					
<i>Neotyphloceras chilensis</i>	15	5	35,71	3	1,07
<i>Delostichus smiti</i>	23	5	35,71	4,6	1,64
<i>Tetrapsyllus corfidii</i>	17	4	28,57	4,25	1,21
<i>Ectinorus chilensis</i>	7	1	7,14	7	0,5
<i>Hectopsylla gemina</i>	2	1	7,14	2	0,14
Mesostigmata					
<i>Ornithonyssus bacoti</i>	1	1	7,14	1	0,07
<i>Androlaelaps farhenholzi</i>	1	1	7,14	1	0,07

*Individuos no considerados en el ensamble observado para las curvas de acumulación.

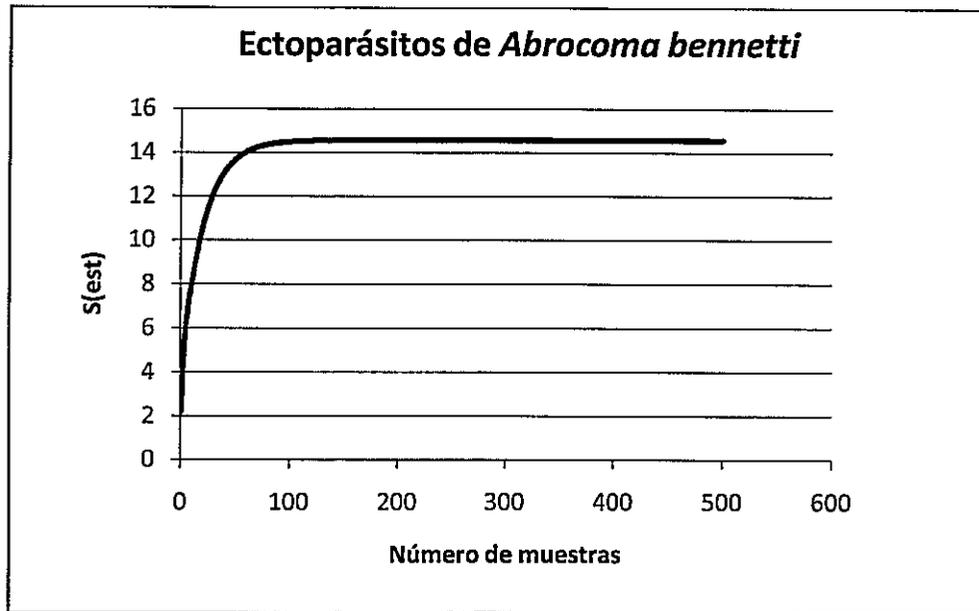


Figura 4. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de ectoparásitos de *Abrocoma bennetti*.

Oligoryzomys longicaudatus. Su comunidad ectoparasitaria presenta una baja riqueza, con siete especies identificadas. La comunidad está dominada por el piojo *Hoplopleura travassossi* (40%), único representante del orden; además por dos especies de ácaros que sólo están presentes en esta especie, *Misolaelaps microspinosus* y *Gigantolaelaps wolffshoni*, cuyas prevalencias son de 40% cada una. La presencia de siphonapteros parece ser poco relevante en el ensamble (Tabla 7). El análisis de rarefacción indica que la riqueza observada (Sobs=7) es muy similar a la riqueza estimada por Chao 2 (7,39) y por Sest (7,15), y que el ensamble se conoce completamente a partir de la muestra 65. El índice de Shannon alcanzó 1,6 y obtiene los índices de similitud de Jaccard más bajos de las especies estudiadas, teniendo la menor similitud de ensambles con *O. degus* con un valor de 0,11 (Fig.5; Tabla 1 y 2).

Tabla 7. Detalle de la comunidad ectoparasitaria de *Oligoryzomys longicaudatus*. Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita. (Ejemplares positivos: 7/10, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado)

Especie parásita	n	F	P(%)	IM	AM
Phthiraptera					
<i>Hoplopleura travassosi</i>	16	4	40	4	1,6
<i>Hoplopleuridae</i>	2	1	10	2	0,2
Siphonaptera					
<i>Neotyphloceras chilensis</i>	2	2	20	1	0,2
<i>Hectopsylla cypha</i>	2	2	20	1	0,2
Mesostigamta					
<i>Misolaelaps microspinosus</i>	15	4	40	3,75	1,5
<i>Gigantolaelaps wolffshoni</i>	9	4	40	2,25	0,9
<i>Ornithonyssus bacoti</i>	3	2	20	1,5	0,3

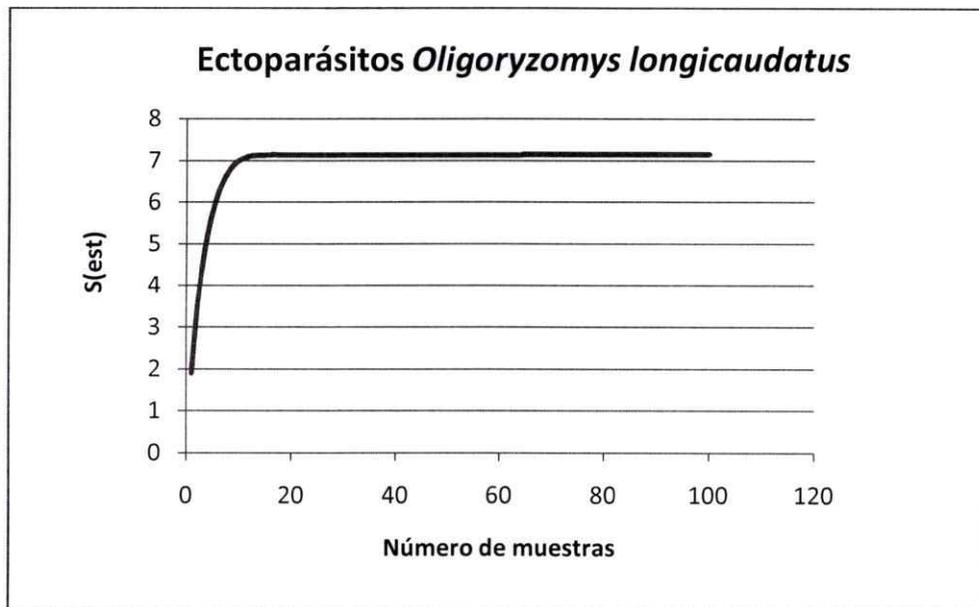


Figura 5. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de ectoparásitos de *Oligoryzomys longicaudatus*.

DISCUSIÓN

La mayoría de los estudios de parásitos se centran en animales que tienen directa relación con la actividad humana, tales como animales de compañía, ganado o aves de corral (Alcaíno y Gorman, 1990). A pesar de las décadas de estudio, la investigación de ensambles parasitarios de animales silvestres en Chile está acotada a pocos estudios aquellos emblemáticos, donde los roedores están pobremente estudiados desde un enfoque ecológico evolutivo (Landaeta-Aqueveque 2008). En el presente estudio, mediante una recolección extensiva e intensiva que abarcó cinco años de muestreo (2009-2013) en una zona semiárida-Mediterránea de Chile, se pudieron procesar e identificar todos los ectoparásitos encontrados en cinco especies de roedores nativos, y de esta forma determinar sus ensambles de ectoparásitos.

Nuevas asociaciones registradas

Octodon degus. Se reconocieron 17 especies de ectoparásitos de las cuales tres fueron omitidas del análisis por presentar un único individuo en todos los años de muestreo: *Abrocomophaga chilensis* históricamente asociado a *A. bennetti*, *Hoplopleura andina* y *Hectopsylla cypha*, fuertemente asociados a *P. darwini*, por lo que se pueden considerar hallazgos accidentales, no una asociación permanente. Y una especie, *Cheyletus* sp., fue omitida por considerarse un ácaro depredador, es decir, de hábitos no parasitarios. Por lo tanto, el ensamble observado se compone

de 13 especies, de las cuales tres son piojos históricamente descritos para esta especie, y uno, *Monogyropus longus*, descrito para *A. bennetti* como único hospedero (Valim y Linardi 2008). De esta forma se constituye como el primer registro de *Monogyropus longus* en *Octodon degus*. De las cinco especies de pulgas se reconocen como nuevas asociaciones para *O. degus* a *Tetrapsyllus tantillus*. La garrapata *Ornithodoro* sp1., y el ácaro *Androlaelaps farhenholzi* también serían nuevos registros.

Phyllotis darwini. Se reconocieron un total de 18 especies, pero *Ornithodoros* sp1. fue omitido del ensamble y análisis por considerarse un encuentro fortuito, dado que se encuentra fuertemente presente en *O. degus*. Los individuos de *Hoplopleura* grupo *travassosi* y Fam. *Hoplopleuridae*, no se consideraron como especies independientes, debido a la alta posibilidad de pertenecen a las especies de *H. reducta* o *H. andina* del ensamble, sin haber podido llegar a identificar la especie debido al deterioro de la muestra. Hasta nuestro conocimiento se reconocen como nuevas asociaciones para este roedor los piojos, *Gyropus distinctus*, *Monogyropus longus*, *Hoplopleura reducta*, *Hoplopleura andina*, *Ferrisella chilensis* y *Abrocomophaga chilensis*, las pulgas *Delostichus smiti* y *Nonnapsylla rothschildi*. Aún cuando están descritas seis especies de *Tetrapsyllus* para *P. darwini*, la especie encontrada *Tetrapsyllus* sp. no corresponde a ninguna de las descritas en la literatura. Los ácaros *Ornithonyssus bacoti*, *Androlaelaps farhenholzi*, una especie no

identificada de la familia Leeuwenhockidae y de la familia Trombiculidae son nuevas asociaciones.

Abrothrix spp. Se reconocieron un total de 16 especies viviendo sobre este roedor, pero se excluyó del ensamble de ectoparásitos y análisis a *Cheyletus* sp. por ser una especie de ácaro depredador no parásita. El análisis indica que el muestreo puede ser mejorado (Sest=28,24 y Chao2=25,77) y que es probable que el ensamble no haya sido completamente descrito. Se proponen como nuevas asociaciones de este roedor a los piojos *Monogyropus longus*, *Gyropus distinctus*, *Ferrisella chilensis*, *Hoploleura reducta*, *Abrocomophaga hellenthali*, la pulga *Delostichus smiti*, y los ácaros *Ornithonyssus bacoti* y una especie no identificada de la familia Leeuwenhockidae.

Abrocoma bennetti. Se reconocieron un total de 10 especies, sin embargo se elimina un único registro de *G. distinctus* por ser considerado un encuentro accidental. Se detectan nuevas asociaciones: las pulgas *Delostichus smiti* y *Hectopsylla gemina*, y los ácaros *Ornithonyssus bacoti* y *Androlaelaps farhenholzi*, pero dada su baja prevalencia, los ácaros no parecen ser de especial importancia en el ensamble.

Oligoryzomys longicaudatus. Se reconocieron un total de siete especies viviendo sobre este roedor, el análisis de rarefacción muestra valores similares entre Sest y Chao2 (7,15 y 7,39) lo que indicaría un muestreo adecuado, sin embargo, es

probable que la riqueza del ensamble esté siendo subestimada por el bajo número de roedores analizados (10) y que el análisis no tenga capacidad predictora para trabajar con tan bajo número de muestras. Se deberían hacer nuevos muestreos para definir este punto. Se propone una nueva asociación con el ácaro *Ornithonyssus bacoti*.

Comparación de ensambles e inferencias evolutivas

Octodon degus, roedor diurno, social y abundante, es un buen modelo de estudio por lo que es el roedor más estudiado en biología (Cofré y Vilina 2006). La alta prevalencia de individuos con ectoparásitos (91,6%), es explicada principalmente por su estilo de vida social, y el comportamiento asociado a la construcción de madrigueras comunes e interconectadas. Esto permite un alto nivel de contacto entre sus miembros, junto con condiciones de temperatura y humedad adecuadas para el desarrollo de altas cargas parasitarias. Su baja riqueza estimada (14,0), y su alta abundancia media global (6,9) indica alta especificidad de sus ectoparásitos así como un ensamble estable. Esto podría ser una señal de una larga historia evolutiva común entre este roedor y sus parásitos.

Señal similar, pero aún más marcada es encontrada en su especie más cercana en este estudio, *A. bennetti*, con una riqueza de 14,6 y abundancia media global de 25,4. Este roedor es más antiguo filogenéticamente, por lo que es esperable encontrar un ensamble igual o más especie-específico. El análisis de rarefacción de

A. benneti permite decir que la mayor parte del ensamble ha sido encontrado, con 13 de 14 especies. Tiene un valor de diversidad medio ($H'=1,64$) y similar a las especies *Abrothrix* spp. ($H'=1,65$) y *O. longicaudatus* ($H'=1,6$).

En general los valores de diversidad en los sistemas semiáridos tienden a ser bajos, pues son pocas las especies que, fisiológicamente, se han adaptado a estos climas más restrictivos, comparado a zonas con productividad primaria mayor (Townsend 2008). *O. degus* comparte el 46% del ensamble de ectoparásitos con *A. benneti*, lo que es alto considerando una relación parásito-hospedero, este valor no sorprende dado la cercanía filogenética de ambas especies de roedores (Blanga-Kanfi y col. 2009).

Phyllotis darwini, roedor nocturno y solitario, corresponde a la segunda especie más abundante en el sitio de estudio. La riqueza de ectoparásitos es alta (18,0) y tiene el segundo valor más bajo de abundancia media global (2,5) indicando que hay muchas especies y bajas cargas parasitarias. La filogenia de los sigmodontinae (Spotorno y col. 2000) muestra que esta especie de roedor diverge recientemente en la historia evolutiva. Por lo tanto, se propone que *P. darwini* estaría en un proceso coevolutivo más reciente con sus parásitos, dado por su relación más generalista. El mismo razonamiento se plantea para sus especies más cercanas del género *Abrothrix*. (riqueza = 25,8 y abundancia media global = 1,7), donde se mantiene la tendencia de alta riqueza y baja abundancia. *Abrothrix* también es

reciente filogenéticamente (Spotorno 2009), y comparte 45% de su ensamble de ectoparásitos con *P. darwini* con 10 especies compartidas.

Oligoryzomys longicaudatus merece una mención especial, a pesar de ser un roedor sigmodontino como *P. darwini* y *Abrothrix*, su riqueza esperada es la más baja de todas las especies (7,4) y su abundancia media global (4,9) la más alta de su clado, es decir, sigue la tendencia de un ensamble especialista, como el de *O. degus* pero, además, su ensamble de ectoparásitos no es compartido con ninguna de las otras especies (16% de similitud con su especie más cercana *Abrothrix* spp.). Esto podría deberse a que es la especie más primitiva de su clado, traducándose en un ensamble más especializado. También podemos explicar este resultado en términos ecológicos, debido al uso diferencial de microhábitat que impediría el traspaso de especies ectoparásitas, pues este roedor está asociado mayormente a cursos de agua y vegetación arbustiva tupida que forma pequeños bosquetes, no así el resto de los roedores que son encontrados en lugares más secos y vegetación xerofita (Cortés y col. 1994, Muñoz-Pedrero y Gil 2009). Por último, no se puede descartar, la subestimación de la riqueza dado por el bajo número de *O. longicaudatus* analizados (N=10), pudiendo llevar a un bajo valor predictivo de los análisis de rarefacción. Es necesario aumentar el tamaño de la muestra en futuros estudios.

Los registros fósiles estiman que la fauna local sudamericana de mamíferos del paleoceno se vio incrementada hace 40-35 m.a.a., en el Eoceno, por la integración

de linajes de mamíferos provenientes de África, entre los cuales se cuentan a roedores cavimorfos que posteriormente evolucionan hasta convertirse en uno de los grupos más característicos y diversos del nuevo mundo.

Estudios cariotípicos indican la cercana divergencia entre los grupos estudiados *Octodon* y *Abrocoma*, siendo este último algo más arcaico, más aún, ambos presentarían características primitivas del grupo de octodontinos por lo que se asume que su divergencia fue temprana (26-38 m.a.a. aprox.) (Spotorno y col. 1995). Un segundo arribo proveniente de Norteamérica, corresponde al de los roedores cricétidos sigmodontinos, la datación de esta migración está aún en discusión. Por años se aceptó que había ocurrido hace 3 m.a.a. basándose en el establecimiento del istmo de Panamá, pero el hallazgo de fósiles sigmodontinos diferenciados a nivel de géneros actuales, que son más antiguos que la formación del istmo, hace preferir fechas más arcaicas, entre 10-14 m.a.a.

Dentro de los grupos estudiados se estimó la divergencia filogenética mediante electroforesis de proteínas, dando como resultado que el grupo *Oryzomys* diverge hace 12 m.a.a., *Abrothrix* hace 9 m.a.a y *Phyllotis* hace apenas 5 m.a.a. (Spotorno y col 2009). Los tiempos de divergencia expuestos apoyan la idea de que a mayor tiempo de divergencia más especializados son los ensambles ectoparasitarios y mientras más cercanos filogenéticamente un par de especies, más especies parásitas comparten. El ensamble especializado del cricétido *O. longicaudatus*

indica que la constitución de este ensamble puede tener un componente ecológico importante que oculte el filogenético, dado que es la única especie asociada fuertemente a cursos de agua por su alta dependencia al agua exógena (Cortés y col. 1994, Muñoz-Pedrero y Gil 2009). Por ende, sería deseable comparar su ensamble con roedores de hábitos similares.

CONCLUSIONES

De los resultados de este anexo emergen las siguientes conclusiones:

1. En cinco especies de roedores fueron identificadas 29 especies de ectoparásitos.
2. Los ectoparásitos más abundantes fueron los piojos *Gyropus distinctus* y *Ferrisella chlensis* y la pulga *Delostichus smiti*.
3. Los roedores caviomorfos *Abrocoma bennetti* y *Octodon degus* presentan mayores cargas parasitarias por individuo que los cricétidos *Phyllotis darwini*, *Abrothrix olivaceus* y *Oligoryzomys longicaudatus*. Se postula que los roedores caviomorfos habrían evolucionado hacia una mayor tolerancia al parasitismo que los cricétidos, debido al mayor tiempo coevolutivo de la interacción parásito-hospedero.

LITERATURA CITADA

- Alcaíno, H., y Gorman, T. 1999. Parásitos de los animales domésticos en Chile. *Parasitología al día* 23: 33-41.
- Bazán-León, E.A., Lareschi, M., Sánchez, J., Soto-Nilo, G., Lazzoni, I., Venegas, C. I., y Vásquez, R.A. 2013. Fleas associated with non-flying small mammal communities from northern and central Chile: with new host and locality records. *Medical and Veterinary Entomology* 27: 450-459.
- Beaucournu, J.C., Moreno, L. y González-Acuña, D. 2011. Deux espèces nouvelles de puces (Siphonaptera: Ctenophthalmidae & Rhopalopsyllidae) du Chili. *Parasite* 18: 241-246.
- Blanga-Kanfi, S., Miranda, H., Penn O., Pupko, T., DeBry, R.W. y Huchon, D. 2009. Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology* 9:71-83.
- Baumstark, J., Beck, W. y Hofmann, H. Outbreak of tropical rat mite (*Ornithonyssus bacoti*) dermatitis in a home for disabled persons. *Dermatology* 215: 66-68.
- Burger, J.R., Chesh, A.S., Muñoz, P., Fredes, F., Ebensperger, L. A., y Hayes, L.D. 2012. Sociality, exotic ectoparasites, and fitness in the plural breeding rodent *Octodon degus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66: 57-66.
- BYU, Fleas mounting procedure [en línea]. <http://fleasoftheworld.byu.edu/> [consulta: julio 2012]
- Castro, D. del C. 1982. Las especies del grupo Travassosi del género *Hoplopleura* Enderlein, 1904, en la República Argentina (Insecta, Anoplura). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 41: 171-182.
- Castro, D. del C. y Verzi, D. 2002. A new species of Ferrisella (Phthiraptera, Anoplura, Hoplopleuridae) parasitic on the desert-adapted rodent *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). *Rudolstädter Naturhistorische Schriften* 4: 113-123.
- Castro, D. del C. y Cicchino, C. 2002. Las especies del género *Gyropus* Nitzsch, 1818 (Phthiraptera: Gyropidae) parásitas de Octodontidae (Mammalia: Rodentia). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 293-298.
- Cofré, H. y Vilina, Y. 2006. Biodiversidad de especies, mamíferos terrestres. En *Biodiversidad de Chile: patrimonio y desafíos*. CONAMA. pp 227-233.

- Colwell, R.K., Mao, C.X. y Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- Colwell, R.K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples [en línea] <<http://purl.oclc.org/estimates>> [consulta: julio 2014]
- Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S.Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L. y Longino, J.T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3-21.
- Cortés, A., Pino, C. y Rosenmann, M. 1994. Balance hídrico del ensamble de micromamíferos de dos localidades de la región mediterránea árida del norte de Chile central: Un estudio de campo. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 65-77.
- Cortés-Jiménez, M., Noguera, B. y Aguilar, R.A. 1994. Transmisión experimental de *Trypanosoma cruzi* por *Ornithonyssus bacoti*. *Veterinaria México* 25: 61-63.
- Durden, L.A. y Webb Jr, J.P. 1999. *Abrocomaphthirus hoplai*, a new genus and species of sucking louse from Chile and its relevance to zoogeography. *Medical and Veterinary Entomology* 13: 447-452.
- Ewing, H.E. 1924. On the taxonomy, biology and distribution of the biting lice of the family Gyropidae. *Proceedings U.S. National Museum* 63: 1-42.
- Ferris, G.F. 1921. Contributions toward a monograph of the sucking lice. Part II. Stanford University Publications. University Series Biological Sciences 2: 56-133.
- Fredes, F. 2008. Pulgas. En M. Canals y P.E. Cattán (eds), *Zoología Médica II: Invertebrados*. pp 255-269. Editorial Universitaria, Santiago.
- Gómez, M.S. 1998. Two Anoplura species from rodents in Chile: *Hoplopleura andina* Castro, 1981 (Hoplopleuridae) from *Geoxus valdivianus* (Cricetidae) and *Eulinognathus chilensis* n. sp (Polyplacidae) from *Abrocoma bennetti* (Abrocomidae). *Research and Reviews in Parasitology* 58: 49-54.
- González-Acuña, D. 2008. Garrapatas (Acari: Ixodoidea). En M. Canals y P.E. Cattán (eds), *Zoología Médica II: Invertebrados*. pp 213-236. Editorial Universitaria, Santiago.
- González, C., Castillo, G. y Acosta, J.C. 2012. Primer caso de parasitismo por *Ornithodoros* sp. (Ixodida: Argasidae) en *Graomys griseoflavus* (Rodentia: Muridae) en la cordillera central de Argentina. *Entomotropica* 27: 83-87.

- Guglielmone, A.A., Estrada-Peña, A., Keirans, J.E. y Robbins, R.G. 2003. Ticks (Acari: Ixodida) of the Neotropical zoogeographic region. Int. Cons. Ticks Tick-Borne Dis. Atalanta, Houten, The Netherlands, pp 173.
- Guglielmone, A.A., Robbins, R.G., Apanaskevich, D. A., Petney, T.N., Estrada-Peña, A. y Horak, I.G. 2009. Comments on controversial tick (Acari: Ixodida) species names and species described or resurrected from 2003 to 2008. Experimental and Applied Acarology 48: 311-327.
- Guglielmone, A.A. y Nava, S. 2010. Rodents of the subfamily Caviinae (Hystricognathi, Caviidae) ashosts for hard ticks (Acari: Ixodidae). Mastozoología Neotropical 17: 279-286.
- 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). Systematic parasitology 77: 153-160.
- Hastriter, M.W. y Méndez, E. 2000. A review of the flea genera *Hectopsylla* Frauenfeld and *Rhynchopsyllus* Haller (Siphonaptera: Pulicidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington 102: 613-624.
- Johnson, P.T. 1957. A classification of the Siphonaptera of South America. Vol. 5 pp 298. Memoirs of the Entomology Society of Washington, Washington D.C.
- Johnson-Delaney, C.A. 2006. Common procedures in hedgehogs, prairie dogs, exotic rodents, and companion marsupials. Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice 9: 415-435.
- Landaeta-Aqueveque, C.A., Robles, M.d.R. y Cattán, P.E. 2008. Estado actual del conocimiento de los helmintos de roedores silvestres en Chile. En: I Peruvian Congress of Helminthology and Associated Invertebrates- International meeting "New approaches about Neotropical Helminthology": 30 Octubre a 1 Noviembre de 2008, Lima, Perú. pp 28-29.
- Lareschi, M., Autino, A.G., Díaz, M.M. y Barquez, R.M. 2003. New host and locality records for mites and fleas associated with wild rodents from northwestern Argentina. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina 62: 60-64.
- Lareschi, M. y González-Acuña, D. 2010. Acari, Laelapidae (ectoparasitic mites), central and southern Chile. Journal of Species Lists and Distribution 6: 546-548.
- Lareschi, M., Literak, I., Capek, M., y Sychra, O. 2013. Specific association between the mites *Androlaelaps fahrenheiti* (Acari: Laelapidae) and birds *Premnoplex brunnescens* in

- Costa Rica: possible evidence of a recent host switch. *Experimental and Applied Acarology* 60: 281-287.
- Lee, T.M. 2004. *Octodon degus*: A diurnal, social, and long-lived rodent. *ILAR Journal* 45:14-24.
- Lehane, M.J. 2005. The evolution of the blood-sucking habit. En M.J. Lehane (ed). *The biology of blood-sucking in insects*. pp 7-14. Cambridge University Press, New York.
- Lewis, R.E. 1976. A review of the South American flea subgenus *Ectinorus* Jordan 1942, with descriptions of two new species and a key (Siphonaptera: Rhopalopsyllidae). *Journal of Parasitology* 62: 1003-1009.
- Margolis, L., Esch, G.W., Holmes, J.C., Kuris, A.M. y Schad, G. (1982). The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68: 131-133.
- Martín-Mateo, M.P. 1994. Manual de recolección y preparación de ctoparásitos (Malófagos, Anopluros, Sifonápteros y Ácaros). pp 81. Museo Nacional de Ciencias Naturales Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Madrid.
- Muñoz-Pedrero, A. y Gil, C. 2009. Orden Rodentia. En A. Muñoz-Pedrero y J. Yáñez (eds), *Mamíferos de Chile*. pp 73-126. CEA Ediciones, Valdivia.
- Price, R.D. y Timm, R.M. 2000. Review of the chewing louse genus *Abrocomophaga* (Phthiraptera: Amblycera), with description of two new species. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 113: 210-217.
- Ramos, M., Lanfranco, D., Holmqvist, C. y Rodríguez, A. 2012. Patrones de riqueza y diversidad de especies en un ensamble de pompílidos (Hymenoptera: Pompilidae) del bosque siempreverde templado Valdiviano, capturados con trampa Malaïse. *Gayana* 76: 62-66.
- Rivera-Hutinel, A., Bustamante, R.O., Marín, V.H. y Medel, R. 2012. Effects of sampling completeness on the structure of plant-pollinator networks. *Ecology* 93: 1593-1603.
- Rodríguez-Diego, J. G., Olivares, J. L., Arece, J., y Roque, E. 2009. Evolución de los parásitos: Consideraciones generales. *Revista de Salud Animal* 31: 13-17.
- Sánchez, J., Amor, V., Bazán-León, E.A., Vásquez, R.A. y Lareschi, M. 2012. Redescription of *Neotyphloceras chilensis* Jordan, new status (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Neotyphloceratina). *Zootaxa* 3259: 51-57.

- Smit, F.G.A.M. 1987. An illustrated catalogue of the Rothschild Collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). Malacopsylloidea. Vol.VII. pp 381. British Museum (Natural History), Oxford University Press, Oxford.
- Soberón, J. y Llorente, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- Spotorno, A.E., Walker, L.I., Contreras, L.C., Torres-Mura, J.C., Fernández-Donoso, R., Berríos, M.S. y Pincheira, J. 1995. Chromosome divergence of *Octodon lunatus* and *Abrocoma bennetti* and the origins of Octodontidae (Rodentia: Histricognathi). *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 227-239.
- Spotorno, A.E., Walker, L.I., Flores, S.V., Yevenes, M., Marín, J.C. y Zuleta, C. 2000. Evolución de los filotinos (Rodentia, Muridae) en los Andes del Sur. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 151-166.
- Spotorno A.E., Walker, L.I. y Marín, J.C. 2009. Origen, evolución y domesticación de los mamíferos chilenos. En: A. Muñoz-Pedrero y J. Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*. pp 269-297 CEA Ediciones, Valdivia.
- Townsend, C.R., Begon, M. y Harper, J.L., 2008. *Essentials of Ecology*, Ed 3, Blackwell publishing, 510pp
- Valim, M.P. y Linardi, P.M. 2008. A taxonomic catalog, including host and geographic distribution, of the species of the genus *Gyropus* Nitzsch (Phthiraptera: Amblycera: Gyropidae). *Zootaxa* 1899: 1-24.
- Werneck, F.L. 1937. Algunas especies e subespecies novas de Anoplura. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 32: 391-410.
- Windsor, D.A. 1998. Controversies in parasitology: Most of the species on Earth are parasites. *International Journal for Parasitology* 28: 1939-1941.
- Wirth, W.W. y Marston, N. 1968. A method for mounting small insects on microscope slides in Canada balsam. *Annals of the Entomological Society of America* 61: 783-784.
- Yáñez, J. 2009. Preparación y conservación de muestras. En: A. Muñoz-Pedrero y J. Yáñez (eds), *Mamíferos de Chile*. pp 447-460. CEA Ediciones, Valdivia.
- Yáñez, J. 2012. Roedores de Chile: perspectiva ecológica y sistemática. En M. Canals y P.E. Cattán (eds), *Zoología Médica III: Vertebrados*. pp 47-112. Editorial Universitaria, Santiago.

ANEXO II

Fauna endoparasitaria de micromamíferos de una zona semiárida

RESUMEN

En este anexo se muestra el ensamble endoparasitario de tres especies de micromamíferos de una zona semiárida por cuatro años consecutivos. Se encontraron un total de 11 especies de endoparásitos gastrointestinales. Los ensambles de *Octodon degus* (3 endoparásitos), *Phyllotis darwini* (8), *Abrothrix olivaceus* (4) son descritos en detalle, además son sometidos a análisis de rarefacción para comprobar la robustez del muestreo. Este trabajo presenta una contribución al conocimiento de la fauna endoparasitaria de los roedores de zonas semiáridas.

Palabras clave: *Octodon degus*, *Phyllotis darwini*, *Abrothrix olivaceus*, endoparásitos.

INTRODUCCIÓN

El parasitismo es una asociación antagónica e inestable entre dos seres de distintas especies, donde el más pequeño, llamado parásito, vive de modo temporal o permanente en otro más organizado, el hospedador, alimentándose a sus expensas y causándole un daño real o potencial (Rodríguez-Diego y col. 2009). Dependiendo de su ubicación éstos se pueden clasificar en ectoparásitos (parásitos externos) o endoparásitos (parásitos internos), este anexo se centrará en los endoparásitos gastrointestinales. Se cree que el origen del endoparasitismo pudo haber estado asociado inicialmente a hábitos ectoparásitos, como el caso de algunos hemoparásitos actuales; en otros casos habría provenido de cambios en los lugares de oviposición, como dípteros que depositen sus huevos en heridas. También es posible que haya surgido de manera accidental por la ingestión de huevos o larvas por parte del hospedero (Rodríguez-Diego y col. 2009). Determinar cómo se originó el endoparasitismo es de naturaleza puramente especulativa y principalmente se basa en ejemplos de especies actuales. Se estima que se remonta al menos al Mesozoico (225 - 65 m.a.a), donde se han encontrado huevos de nemátodos en heces fósiles de reptiles (Rodríguez-Diego y col. 2009). Lo que se puede decir con certeza es que para el establecimiento de la relación endoparasitaria debió existir la oportunidad del encuentro, adaptación para explotar al hospedero aunque sea de forma rudimentaria, y que esta asociación suponga mayor éxito reproductivo para el proto-parásito coexistiendo en el proto-

hospedero que como animal de vida libre (Poulin 1998). La variedad actual de ciclos de vida descrita en parásitos evidencia que su evolución no ha seguido una única vía ni ha ocurrido en un sólo momento.

En Chile, la evolución de la fauna de roedores y, por ende, la de sus parásitos, resulta de interacciones de factores históricos y ecológicos en distintas escalas temporales, asociada a la condición de continente isla de Sudamérica. Las comunidades de roedores nativos en Chile son reservorio de múltiples patógenos de enfermedades como *Leptospira*, Hanta o Mal de Chagas, debido a esto es uno de los grupos más estudiados (Yáñez 2012). Es más, recientemente se descubrió que la coinfección con helmintos puede ser capaz de interferir de manera significativa en el progreso del mal de Chagas y otras enfermedades causadas por hemoparásitos (Galán-Puchades y Osuna 2012). Sin embargo, el estudio de sus interacciones endoparasitarias ha sido cubierto por un número acotado de investigadores en Chile.

Antecedentes de endoparásitos gastrointestinales para Chile

Trabajos focalizados en *Abrothrix olivaceus* de áreas sub-urbanas de Santiago reportan la presencia de cinco especies de nemátodos y un céstodo: *Syphacia obvelata*, *Heterakis spumosa*, *Pysaloptera calnuensis*, *Capillaria* sp., *Pterygodermatites* sp. e *Hymenolepis* sp. (Landaeta-Aqueveque y col. 2007). También se ha reportado la presencia de *Protospirura* sp. (Cattan y col. 1992). A.

olivaceus es asociado a *Stilestongylus manni*, nemátodo que es reportado también para *A. longispilis* y *Oligoryzomyz longicaudatus* (Denke y Murúa 1977).

Phyllotis darwini se reconoce como el principal hospedero de *Syphacia phyllotios* (Quentin y col. 1979), además Cattán (1992) reporta al nemátodo *Graphidioides* sp en el mismo roedor. *Octodon degus*, presenta entre sus endoparásitos a *Physaloptera* sp., *Trichuris bradleyi*, *Aprostotandrya octodonensis*, *Longistriata degusi* (Babero y Cattán 1975), *Longistriata eta* (Tagle 1955), y *Heteroxynema chiliensis* y *Helminthoxys gigantea* (Quentin y col. 1975). También se han descrito *Graphidioides taglei* y *G. yañezi* (Babero y Cattán 1975, 1980), *Echinococcus granulosus* y *Linguatula serrata*, esta última también descrita para *Abrocoma bennetti* (Álvarez 1960, 1961).

Aún cuando el estudio de los helmintos presentes en roedores de Chile comenzó hace más de un siglo, los estudios taxonómicos y ecológicos en la temática han ido declinando en los últimos años y aún se encuentran en una etapa básica de desarrollo (Landaeta-Aqueveque y col. 2008). La compleja logística implicada en estudios endoparasitarios, en comparación con otros, dificulta la descripción de ensamble en estos sistemas parasitarios menos evidentes, haciendo difícil establecer con certeza la riqueza total del ensamble para una especie hospedera determinada. Este valor se tiende a subestimar, porque no se cuenta con los recursos o el tiempo para censar a todas las especies parásitas. Para subsanar este

problema, el uso de curvas de acumulación de especie (curvas de rarefacción) y modelos estadísticos más complejos permite predecir las especies no encontradas por el muestreo, según la naturaleza de los datos y las especies de estudio (Soberón y Llorente 1993, Colwell y col. 2004, Rivera-Hutinel y col. 2012). En este sentido Colwell y col. (2012) provee un modelo unificado de herramientas estadísticas robustas para interpolar y extrapolar curvas de acumulación de especies y conocer con cierta certeza la riqueza real del ensamble total. Si bien, esta herramienta no es nueva, su uso en ensamblajes parasitarios es novedoso, habiendo pocos trabajos de este tipo (Ramos y col. 2012).

Conocer las especies que parasitan un grupo de hospederos es valioso en varios aspectos: por un lado, mejoran el conocimiento de la ecología del hospedero, además algunas consideraciones sobre evolución se han basado en el estudio de sus parásitos, por otro lado muchos endoparásitos pueden transmitir o ser agentes de enfermedades que afectan a humanos y animales domésticos (Yáñez 2009). Además del conocimiento *per se*, conocer la riqueza real de especies es prioridad para estudios relacionados con ecología de la conservación. Dicha disciplina históricamente ha pasado por alto las especies parásitas, pero esta mirada está cambiando en el caso de los parásitos de ecosistemas naturales debido a que se empieza a considerar como agentes importantes que ejercen fuerzas evolutivas de cohesión que mantienen a los ecosistemas naturales unidos (Windsor 1998)

En este contexto, el presente trabajo es una contribución al estudio de las

interacciones endoparásitos-hospederos mamíferos, presentando los ensambles encontrados de tres especies de roedores, un hystricomorpho, *Octodon degus*, y dos Myomorphos, *Phyllotis darwini* y *Abrothrix olivaceus*, provenientes de un ecosistema semiárido-Mediterráneo protegido con bajo nivel de perturbación humana y de animales introducidos. Se utilizan análisis de rarefacción para comprobar la completitud del muestreo y pesquisar el número de muestras necesarias para conocer el ensamble real de especies endoparásitas. Adicionalmente se estima la diversidad de especies endoparásitas para cada especie de roedor y la similitud de ensambles entre las especies hospederas estudiadas.

MÉTODOS

Recolección e identificación de endoparásitos

Entre los años 2010 y 2013 se obtuvieron helmintos de ejemplares micromamíferos muertos provenientes de la Reserva Nacional Las Chinchillas, ubicada a 60 km al este de la costa del Pacífico (31° 28' S, 71° 03' O; Región de Coquimbo). Para este fin, utilizando tijeras de disección, se efectuó una incisión abdominal horizontal a cada ejemplar cortando sólo la piel. Luego se abrió la capa muscular desprendiendo las vísceras de la pared interna del abdomen conservando el contenido gastrointestinal intacto. Se efectuó una segunda incisión perpendicular a la primera hasta el nivel del tórax y hacia caudal siguiendo la línea de las ingles, quedando el corte con forma de "Y" invertida, accediendo a la cavidad abdominal y torácica del individuo, donde se realizó una inspección visual en busca de helmintos. Se extrajo la totalidad del tracto gastrointestinal, desde el esófago hasta el recto, y los órganos asociados (hígado, corazón, pulmones, etc.). Las vísceras fueron conservadas en frascos con alcohol 90% (según Landaeta-Aqueveque y col. 2007). Posteriormente, las vísceras fueron seccionadas en estómago, intestino delgado, ciego y colon. Cada tramo fue abierto longitudinalmente y tanto el lumen, como mucosa y submucosa revisados meticulosamente bajo lupa estereoscópica (Lupa Motic, DMW-143-FBGG,1X-4X) en busca de endoparásitos. Los helmintos encontrados fueron cuantificados y conservados en microtubos de 2 ml, debidamente rotulados, con alcohol 70%.

Los helmintos recolectados fueron diafanizados en alcohol glicerinado y observados bajo microscopio óptico (Microscopio Zeiss, Primo Star, 4X-100X). La identificación de las especies aisladas se realizó usando material bibliográfico (Babero y Cattán 1975, Quentin y col. 1975, 1979) y la asesoría de un taxónomo experto de la Facultad de Ciencias Veterinaria, Universidad de Concepción.

Descripción de las comunidades endoparasitarias

Para la descripción de las comunidades de las especies endoparásitas se estimó la prevalencia ($P = \text{número de individuos de una especie hospedera infectada con una especie parásita particular} / \text{número de hospederos examinados}$), frecuencia ($F = \text{número de hospederos infectados por una especie parásita particular}$), intensidad media ($IM = \text{número total de individuos de una especie parásita particular en una muestra de especie hospedera} / \text{número de individuos de la especie hospedera infectados en la muestra}$) y abundancia media ($AM = \text{número de parásitos aislados} / \text{número de hospederos analizados}$) (Margolis y col. 1982).

Adicionalmente se realizaron análisis de rarefacción con el fin de comparar la riqueza observada con la riqueza estimada mediante el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell 2005), utilizando un modelo de 100 aleatorizaciones, extrapolando a un total de 500 muestras, usando la fórmula corregida por sesgo para Chao1 y Chao2, y usando como límite superior para considerar especie rara $R=2$. Se usó Chao2 como mejor estimador de la riqueza asintótica para datos basados en muestras

(modelo del producto de Bernoulli, Colwell y col. 2012). El muestreo se considera adecuado cuando las curvas de acumulación (Sest) y el estimador de riqueza seleccionado (Chao2) convergen en sus valores máximos, de esta forma se comprueba la robustez del muestreo en describir la riqueza de la comunidad parasitaria (Colwell y col. 2004). Por último se estimó el índice de diversidad de Shannon con el mismo programa antes mencionado y el índice de similitud de Jaccard para analizar las especies compartidas.

RESULTADOS

Se analizó un total de 123 micromamíferos pertenecientes a las especies *P. darwini* (N=85), *A. olivaceus* (N=22) y *O. degus* (N=16). En estas tres especies de roedores nativos fueron recolectados 538 vermes distribuidos en 12 especies de helmintos diferentes.

Las 12 especies encontradas fueron *Heteroxynema chiliensis*, *Helminthoxys gigantea*, *Pterygodermatites (Paucipectines) sp.*, *Syphacia phyllotios*, *Gongylonema sp.*, tres especies identificadas hasta familia, Capillaridae, Trichostrongylidae, Onchocercidae; *Litomosoides pardinasi* (descrito recientemente como primer registro de la especie en Chile (Landaeta-Aqueveque y col. 2014), *Acanthocheilonema sp.*, y por último dos hallazgos de un nemátodo y un céstodos, Nemátodo NN y Céstodo NN, no identificados.

En la Tabla 1 se resume la riqueza observada (Sobs*) número total de especies encontradas, la riqueza real (Sobs) especies que adoptando un criterio conservador corresponderían al ensamble endoparasitario, el valor de la riqueza asintótica de especies (Sest) y el estimador Chao2 como el mejor predictor para la riqueza estimada.

Tabla 1. Número de roedores analizados (N), riqueza absoluta (Sobs*), la riqueza observada (Sobs), riqueza asintótica de especies (Sest) y Chao2, estimador de riqueza para este modelo de datos, para los ensambles endoparasitarios de cada especie.

Endoparasitos	N	Sobs*	Sobs	Sest	Chao2
<i>Phyllotis darwini</i>	85	9	8	10,96	10,96
<i>Abrothrix olivaceus</i>	22	4	4	4	4,09
<i>Octodon degus</i>	16	3	3	3	3

En la En la Tabla 2 también se muestra el índice de Shannon (H') y el índice de Jaccard (J) como índices de diversidad y similitud de especies, respectivamente.

Tabla 2. En la diagonal se muestra el índice de Shannon (H'), sobre la diagonal el índice de Jaccard (J) y bajo la diagonal el número de especies compartidas para cada par de especies analizadas.

	<i>P. darwini</i>	<i>A. olivaceus</i>	<i>O. degus</i>
<i>P. darwini</i>	1,26	0,20	0,10
<i>A. olivaceus</i>	2	0,86	0,17
<i>O. degus</i>	1	1	0,62



A continuación se muestra el detalle de los ensambles para cada especie hospedera analizada.

Phyllotis darwini. Es la especie que presenta mayor riqueza, registrándose nueve especies endoparásitas. Las especies más prevalentes fueron *Syphacia phyllotios* (12,94%) y *Gongylonema* sp. (11,76%), además se encontraron tres filiarías: *Litomosoides pardinasi*, cuya importancia se discute en la siguiente sección, *Acanthocheilonema* sp. y un individuo identificado hasta nivel de familia Onchocerdidae la cual se excluye en el análisis de rarefacción y que podría corresponder al género recién mencionado (Tabla 3). El análisis de rarefacción para esta especie se realiza con un Sobs = 8 muestras y entrega un Chao2 = 10,96 especies, ensamble que sería encontrado en la muestra número 630. El Índice de Shannon fue 1,26 y el de Jaccard con *A. olivaceus* fue más alto que con *O. degus* (0,20 y 0,10, respectivamente) (Fig.1, Tabla 1 y 2).

Tabla 3. Detalle de la comunidad endoparasitaria de *Phyllotis darwini*. Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita. (Ejemplares positivos: 33/85, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado).

Especie parásita	n	F	P (%)	IM	AM
<i>Syphacia phyllotios</i>	131	11	12,94	11,90	1,54
<i>Gongylonema</i> sp.	84	10	11,76	8,4	0,99
<i>Litomosoides pardinasi</i>	23	8	9,41	2,88	0,27
<i>Pterygodermatites (Paucipectines)</i> sp.	11	7	8,23	1,57	0,13
<i>Acanthocheilonemasp.</i>	4	4	4,71	1	0,05
Fam. <i>Trichostrongylidae</i>	3	1	1,18	3	0,03
Fam. <i>Onchocercidae</i> *	1	1	1,18	1	0,01
Nemátodo NN	4	1	1,18	4	0,05
Céstodo NN	1	1	1,18	1	0,01

*Individuos no considerados en el ensamble observado para las curvas de acumulación.

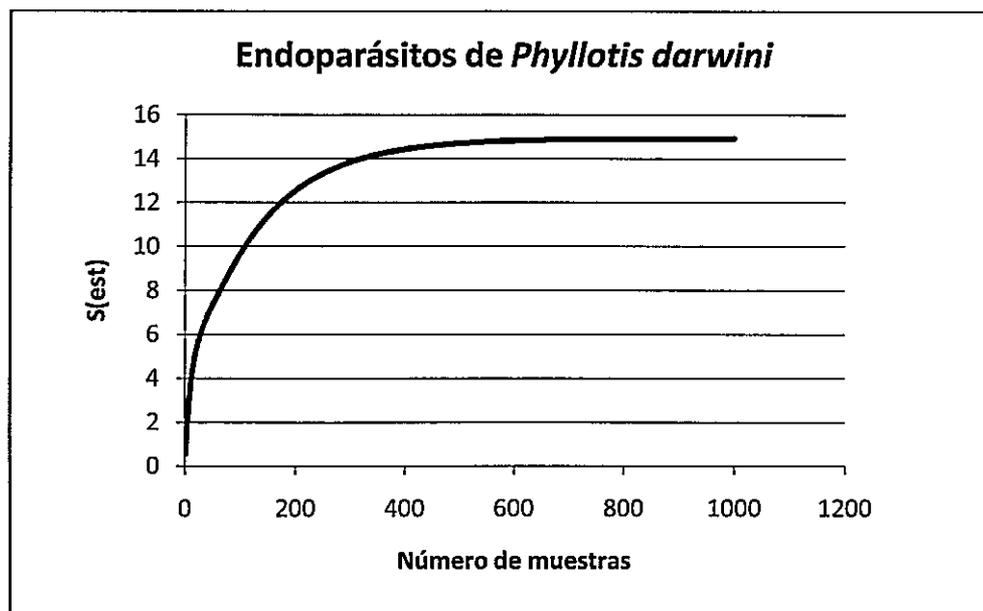


Figura 1. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de endoparásitos de *Phyllotis darwini*.

Abrothrix olivaceus. Las especies con mayor prevalencia, intensidad y abundancia media fueron *Gonglyonema* sp. (18,18%; 17,75; 3,23) y *Syphacia phyllotios* (13,64%; 15,33; 2,09). También fue encontrado en baja frecuencia *Helminthoxys gigantea* y un helminto de la familia de los Capillariidae (Tabla 4). El análisis de rarefacción muestra que la riqueza observada y estimada son iguales (4) y que la completitud del ensamble se conoce en la muestra número 21. El índice de Shannon fue 0,86 y el de Jaccard fue mayor con *P. darwini* que con *O. degus* (0,20 y 0,17, respectivamente) (Fig. 2, Tabla 1 y 2).

Tabla 4. Detalle de la comunidad endoparasitaria de *Abrothrix olivaceus*. Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita. (Ejemplares positivos: 9/22, es decir, con al menos un ectoparásito recolectado).

Especie parásita	n	F	P (%)	IM	AM
<i>Gongylonema sp.</i>	71	4	18,18	17,75	3,23
<i>Syphacia phyllotios</i>	46	3	13,64	15,33	2,09
<i>Helminthoxys gigantea</i>	4	2	9,09	2	0,18
Fam. <i>Capillariidae</i>	2	2	9,09	1	0,09

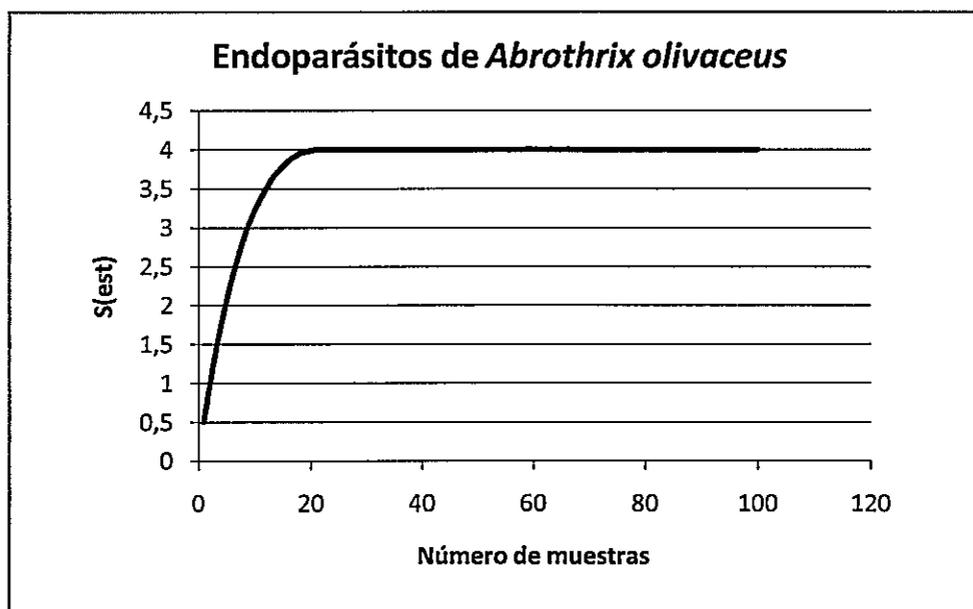


Figura 2. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de endoparásitos de *Abrothrix olivaceus*.

Octodon degus. Se destaca la especie de endoparásito *Helminthoxys gigantea*, por ser la especie más prevalente, infectando a 81.25% de los ejemplares analizados (Tabla 5). También se destaca la alta prevalencia global de endoparásitos en esta especie de roedor (93,75%), donde 15 de 16 roedores analizados fueron positivos a algún verme. El análisis de rarefacción para esta especie muestra que la riqueza

estimada es igual a la observada con tres especies, llegando a la asíntota en la muestra 16. El índice de Shannon fue 0,62 y el de Jaccard fue mayor con *A. olivaceus* que con *P.darwini* (0,17 y 0,10 respectivamente) (Fig. 3, Tabla 1 y 2).

Tabla 5. Detalle de la comunidad endoparasitaria de *Octodon degus*. Carga parasitaria (n), frecuencia (F), prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM) de cada especie parásita. (Ejemplares positivos: 15/16 es decir, con al menos un ectoparásito recolectado).

Especie parásita	n	F	P (%)	IM	AM
<i>Helminthoxys gigantea</i>	116	13	81,25	8,92	7,25
<i>Heteroxynema chiliensis</i>	34	5	31,25	6,8	2,13
<i>Pterygodermatites (Paucipectines) sp.</i>	3	1	6,25	3	0,19

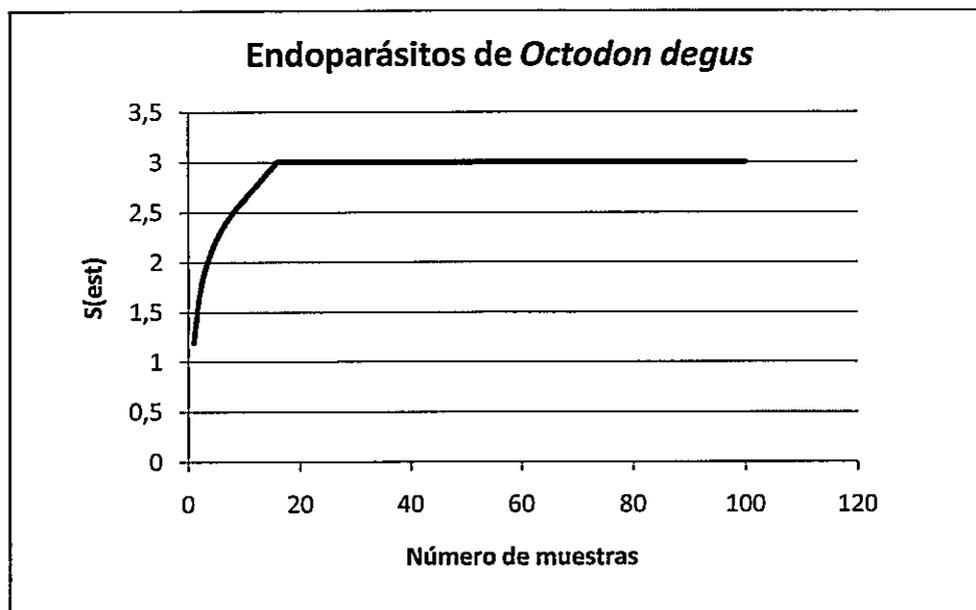


Figura 3. Extrapolación de las curvas de acumulación de especies del ensamble de endoparásitos de *Octodon degus*.

DISCUSIÓN

La mayoría de los estudios parasitarios se centran en animales que tienen directa relación con la actividad humana, tales como los animales de compañía, ganado o aves de corral (Alcaíno y Gorman, 1990). La investigación de ensambles parasitarios de animales silvestres en Chile está acotada a animales emblemáticos, donde los roedores son pobremente evaluados desde un enfoque ecológico evolutivo, a pesar de las décadas de estudio (Landaeta-Aqueveque 2008). En este estudio, mediante una recolecta extensiva e intensiva que abarcó cuatro años de muestreo (2010-2013) en una zona semiárida-Mediterránea de Chile, se pudo procesar e identificar todos los endoparásitos encontrados en tres especies de roedores nativos, y determinar sus ensambles endoparasitarios.

Nuevas asociaciones registradas

Phyllotis darwini. Se encontraron un total de nueve especies, pero se omitió para el análisis un único individuo de la familia Onchocercidae por haber sido encontrado en la cavidad cardiaca de forma accidental, órgano que no fue revisado en todos los individuos, por lo que la riqueza observada llegó a ocho especies. Además existe la sospecha de que podría corresponder a *Aconthocheilonema* sp. Se reconoce como nueva asociación a *Gongylonema* sp., *Pterygodermatites (Paucipectines)* sp.,

Aconthocheilonema sp. y una especie no identificada de la familia Trichostrongylidae.

Abrothrix olivaceus. Se proponen como nuevos registros las especies *Syphacia phyllotios*, *Gongylostrongylus* sp. y *Helminthoxys gigantea*.

Octodon degus. Hasta nuestro conocimiento es una nueva asociación para este roedor la especie *Pterygodermatites (Paucipectines)* sp.

No se puede descartar que, a pesar que el análisis de rarefacción muestra valores similares entre Sest y Chao2 de *A. olivaceus* y *O. degus* (4 y 4,09; 3 y 3, respectivamente) lo que indicaría un muestreo adecuado, los ensambles puedan estar siendo subestimados debido al bajo número de muestras analizadas (22 y 16, respectivamente), y que el análisis no tenga la capacidad predictiva para trabajar con este número de muestras. Se sugiere realizar muestreos adicionales para definir este punto.

Comparación de ensambles e inferencias evolutivas

Como se menciona, los índices de diversidad en sistemas semiáridos tienden a ser bajos, por lo que no sorprende, que el ensamble más diverso (*P. darwini*), no alcance más que 1,26. El par de especies con ensambles más similares es *P. darwini*

con *A. olivaceus*, compartiendo un 20% de su ensamble y los más discrepantes son *P. darwini* con *O. degus* compartiendo sólo un 10%. No es de extrañar este resultado dado la cercanía filogenética del primer par de especies. El acotado ensamble de *O. degus* puede explicarse por el tiempo evolutivo mayor que tiene esta especie (26-38 m.a.a. aprox.) (Spotorno y col 1995). Un mayor tiempo de coevolución puede dar como resultado un bajo, pero muy especializado número de especie (3). En contraste con *Phyllotis darwini*, especie que tiene un tiempo de divergencia evolutiva menor (5 m.a.a), por lo que el ensamble endoparasitario estaría en un proceso de coevolución lo que resulta en un ensamble muy diverso y poco especializado. *Abrothrix olivaceus* (9 m.a.a.), puede ser considerado un ejemplo intermedio a las otras dos especies (Spotorno y col. 2009).

Mirado desde un punto de vista ecológico, Cortés y col. (1994) determinaron los requerimientos de agua exógena para roedores silvestres en la RN las Chinchillas: de menor a mayor, *O. degus*, *A. olivaceus* y *P. darwini*, tienen requerimientos diferenciales de agua, lo que podría explicar el mayor número de especies en *P. darwini*, pues un mayor contacto con fuentes de agua podría propiciar el desarrollo de mayor número de especies endoparásitas. Por el contrario menos número de parásitos adaptados a especies más tolerante a la desecación, como *O. degus*, debido a las condiciones más hostiles de sus hábitats. Pero para someter a prueba esta hipótesis son necesarios estudios ecológicos del ciclo de vida y requerimientos de los endoparásitos bajo estudio, además de evaluar los hospederos

intermediarios y el rol que juegan en sistemas semiáridos.

Una última línea explicativa para estos resultados, sería que para los ensambles de los roedores *A. olivaceus* y *O. degus*, el número de muestras sea insuficiente lo que podría conllevar un bajo valor predictivo del análisis de rarefacción y una subestimación de la riqueza. Por lo anterior se sugiere aumentar el número de muestras de estas especies para dilucidar esta interrogante.

CONCLUSIONES

1. En tres especies de roedores fueron identificadas 11 especies de endoparásitos gastrointestinales.
2. Los endoparásitos gastrointestinales más abundantes fueron *Helminthoxys gigantea* y *Syphacia phyllotios*.
3. El roedor caviomorfo *Octodon degus* presentan ensambles más especializados y acotados que los cricétidos *Phyllotis darwini* y *Abrothrix olivaceus*. Se postula que el tiempo coevolutivo diferencial de la interacción parásito-hospedero de las diferentes especies de micromamíferos determinaría las características especiales de cada ensamble.

LITERATURA CITADA

- Alcaíno, H., y Gorman, T. 1990. Parásitos de los animales domésticos en Chile. *Parasitología al día*, 23: 33-41.
- Álvarez, V. 1960. Presencia de *Linguatula serrata* Froelich 1879, en *Dusicyon culpaeus* y de formas ninfales en *Octodon degus* y *Abrocoma benetti* Boletín Chileno de Parasitología 15: 22.
- Álvarez, V. 1961. Investigaciones sobre echinococis silvestres en Chile. *Biológica* 31: 89-94.
- Babero, B.B. y Cattán, P.E. 1975. Helmintofauna de Chile. III Parásitos del roedor degú, *Octodon degus* Molina, 1782, con la descripción de tres nuevas especies. *Boletín Chileno de Parasitología* 30: 68-76.
- Babero, B.B. y Cattán P.E. 1980. Helmintofauna de Chile: VIII *Graphidioides yanesi* sp. n. Parásito de *Spalacopus cyanus* Molina (Nematoda, Trichostrongylidae). *Boletín del Museo Nacional Historia Natural, Chile* 37: 225-228.
- Cattán, P.E. 1992. Estructura comunitaria de helmintos parásitos de roedores simpátridos: papel de factores filogenéticos y ecológicos. Tesis Doctoral. Santiago, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- Cattán, P.E., Núñez, H. y Yáñez, J. 1992. Comunidades de parásitos en roedores: Una comparación entre octodontinos y cricetidinos. *Boletín del Museo Nacional Historia Natural, Chile* 43: 93-103.
- Colwell, R.K., Mao, C.X. y Chang, J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- Colwell, R.K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples [en línea] <<http://purl.oclc.org/estimates>> [consulta: julio 2014]
- Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S.Y., Mao, C.X., Chazdon, R.L. y Longino, J.T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5: 3-21.

- Cortés A., Pino C. y Rosenmann M. 1994. Balance hídrico del ensamble de micromamíferos de dos localidades de la región mediterránea árida del norte de Chile central: Un estudio de campo. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 65-77.
- Denke, A.M. y Murúa, R. 1977. Description of *Stilestrongylus manni* n. sp. (Nematoda: Heligmosomidae) parasite de différents Cricetides du Chili. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle Paris* 298: 127-131.
- Galán-Puchades, M.T. y Osuna, A. 2012. Chagas disease in a wormy world. *Revista Ibero-latinoamericana de Parasitología* 71: 5-13.
- Landaeta-Aqueveque C.A., Robles, M.d.R. y Cattán, P.E. 2007. Helmintofauna del roedor *Abrothrix olivaceus* (Sigmodontinae) en áreas sub-urbanas de Santiago de Chile. *Parasitología Latinoamericana* 62: 134-141.
- Landaeta-Aqueveque, C.A., Robles, M.d.R. y Cattán, P.E. 2008. Estado actual del conocimiento de los helmintos de roedores silvestres en Chile. En: I Peruvian Congress of Helminthology and Associated Invertebrates-International meeting "New approaches about Neotropical Helminthology": 30 Octubre a 1 Noviembre de 2008, Lima, Perú. pp 28-29.
- Landaeta-Aqueveque, C.A., Notarnicola, J., Correa, J.P., Yáñez-Meza, A., Henríquez, A., Cattán, P.E., Botto-Mahan, C. y Torres-Pérez, F. 2014. First record of *Litomosoides pardinasi* (Nematoda: Onchocercidae) in native and exotic rodents from Chile. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 1032-1037.
- Margolis, L., Esch, G.W., Holmes, J.C., Kuris, A.M. y Schad, G. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68: 131-133.
- Poulin, R. 1998. Origins of parasitism and complex life cycles. En R. Poulin (ed), *Evolutionary Ecology of Parasites*. pp 8-26. Chapman and Hall, London.
- Quentin, J.C., Courtin, S.S. y Fontecilla, J.A. 1975. *Octodonthoxys gigantea* n. gen. n. sp. Nuevo nemátodo Oxyurinae parásito de un roedor cavimorfo de Chile. *Boletín Chileno de Parasitología* 30: 21-25.
- Quentin, J.C., Babero, B.B. y Cattán, P.E. 1979. Helminthofaune du Chili. V *Syphacia* (*Syphacia*) *phyllostios* n. sp., nouvel Oxyure parasite dun Rongeur Cricétidé au Chili. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle Paris* 4: 323-327.

- Ramos, M., Lanfranco, D., Holmqvist, C. y Rodríguez, A. 2012. Patrones de riqueza y diversidad de especies en un ensamble de pompílidos (Hymenoptera: Pompilidae) del bosque siempreverde templado Valdiviano, capturados con trampa Malaïse. *Gayana* 76: 62-66.
- Rivera-Hutinel, A., Bustamante, R.O., Marín, V.H. y Medel, R. 2012. Effects of sampling completeness on the structure of plant-pollinator networks. *Ecology* 93: 1593-1603.
- Rodríguez-Diego, J. G., Olivares, J. L., Arece, J. y Roque, E. 2009. Evolución de los parásitos: Consideraciones generales. *Revista de Salud Animal* 31: 13-17.
- Soberón, J. y Llorente, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- Soberón, J. y Llorente, J. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- Spotorno A.E., Walker, L.I. y Marín, J.C. 2009. Origen, evolución y domesticación de los mamíferos chilenos. En: A. Muñoz-Pedrero y J. Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*. pp 269-297 CEA Ediciones, Valdivia.
- Tagle, I. 1955. Parásitos no descritos (Crónicas). *Boletín Chileno de Parasitología* 10: 81-82
- Windsor, D.A. 1998. Controversies in parasitology: Most of the species on Earth are parasites. *Interantional Journal for Parasitology* 28: 1939-1941.
- Yáñez, J. 2009. Preparación y conservación de muestras. En: A. Muñoz-Pedrero y J. Yáñez (eds) *Mamíferos de Chile*. pp 447-460. CEA Ediciones, Valdivia.
- Yáñez, J. 2012. Roedores de Chile: perspectiva ecológica y sistemática. En M. Canals y P.E. Cattán (eds), *Zoología Médica III: Vertebrados*. pp 47-112. Editorial Universitaria, Santiago.