

Research Article

Interacciones parásito-hospedero en peces del intermareal rocoso de la zona centro y centro-sur de Chile: comparación de la diversidad, conectancia y densidad de vínculos

**Juan Soto¹, Gabriela Muñoz¹, Karen González², F. Patricio Ojeda²
Mauricio Castro³ & Mario George-Nascimento^{3,4}**

¹Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales
Universidad de Valparaíso, Viña del Mar, Chile

²Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile

³Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias

Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción, Chile

⁴Centro de Investigación en Biodiversidad y Ambientes sustentables (CIBAS)

Universidad Católica de la Santísima Concepción

Corresponding author: Gabriela Muñoz (gabriela.munoz@cienciasdelmar.cl)

RESUMEN. A pesar que la interacción entre parásitos y hospederos es constante, y obligatoria para los parásitos, las variaciones espaciales de estas relaciones son poco conocidas. En este estudio se cuantifica y compara las interacciones parásito-hospedero en peces de pozas intermareales de la zona centro (33°S) y centro-sur (36°S) de Chile. Se recolectó un total de 2.081 peces desde 56 pozas intermareales. Se comparó la biomasa y abundancia de peces entre las pozas de las dos zonas: centro (ZC) y centro-sur (ZCS). Para el análisis de las comunidades de parásitos se consideraron especies de peces comunes entre la ZC y ZCS, y se comparó la prevalencia, abundancia, riqueza y diversidad de parásitos. Tanto la abundancia y biomasa de peces como los parámetros comunitarios de parásitos, fueron estandarizados al volumen de la poza (m³). Pese a que hubo diferencias, entre ambas zonas, en la abundancia y biomasa en algunas especies de peces y en al menos un parámetro comunitario de parásitos, esas diferencias desaparecieron luego de estandarizar los datos a m³. Se detectó una media-baja similitud de especies parásitas entre zonas de muestreo (<55%). Sin embargo, los parámetros de interacción parásito-hospedero (conectancia y densidad de vínculos) no fueron distintos. Esto se puede deber, en parte, a la similitud en la riqueza de especies de peces, independiente de la especie de parásito, que mantendría su “carga de especies parásitas”. Las comunidades de parásitos de peces se han determinado como insaturadas, lo que significa que no tienen todas las especies posibles que pueden albergar, por lo que quedarían microhábitats disponibles en los hospederos para ser ocupados por especies parásitas propias de un lugar.

Palabras clave: relación parásito-hospedero, conectancia, peces intermareales, biogeografía, Chile.

Parasite-host interactions in intertidal rocky fish between the central and central-south zones of Chile: comparison of the diversity, connectivity and link density

ABSTRACT. Despite the fact interactions between parasites and hosts are constant and obligatory for parasites; the spatial variations of these relationships are poorly understood. In this study we aim to quantify and compare the host-parasite interactions in intertidal fish from two sampling zones: the central (33°S) and central-south (36°S) of Chile. A total of 2,081 fish were collected from 56 rocky pools. Biomass and abundance of fish between the two sampling zones, central (ZC) and central-south (ZCS), was compared. Common fish species between both zones were considered for parasitological analysis and comparisons between zones. The prevalence, abundance, richness and diversity of parasites were also compared between zones. The abundance and biomass of fish, as well as all the parasitological parameters were standardized by the rocky pool volume (m³). Beside the fact that fish abundance and biomass of fish and the community parameters were different between ZC and ZCS for some fish species, after standardization to pool volumes (m³), no difference was found in them. There was medium-low parasitic species similarity (<55%) between sampling zones, however, the parameters of host-parasite interaction, such as connectedness and link density, were not significantly different.

This may be partly due to the similarity of species richness of fish maintaining their “parasite species load”, regardless of parasite species. Parasite communities have been determined as unsaturated with species, meaning that the host has niches which may be used by parasite species available in a certain host locality.

Keywords: parasite-host interaction, connectedness, intertidal fish, biogeography, Chile.

INTRODUCCIÓN

La costa chilena se extiende de los 18° a 55°S, cuyo clima y condición oceanográfica difiere considerablemente de norte a sur. Por lo mismo, presenta un escenario ideal para estudios de biogeografía marina que permiten determinar la distribución latitudinal de los distintos grupos taxonómicos y ecológicos de organismos marinos y de esta forma comprender algunas causas y procesos que afectan las variaciones de diversidad en la costa chilena (Santelices, 1980; Brattström & Johanssen, 1983; Fernández *et al.*, 2000; Camus, 2001; Häussermann, 2006; Navarrete *et al.*, 2014). Las diferencias de diversidad son muy evidentes en los peces intermareales, donde se han identificado marcados patrones de distribución (Ojeda *et al.*, 2000), lo cual afectaría a otros grupos de organismos que conforman las comunidades a las cuales pertenecen.

Los peces intermareales suelen contener una gran diversidad de parásitos (Muñoz & Cortés, 2009), los cuales han sido registrados principalmente en la zona central de Chile. La asociación que establece un parásito con su hospedero es el producto entre las relaciones ecológicas y evolutivas entre ambos organismos a través del tiempo. Por lo tanto, determinar diferencias geográficas de parásitos y hospederos da cuenta de la diversidad del lugar, las condiciones propicias para el desarrollo de parásitos y la estabilidad de interacciones interespecíficas que existen en un lugar (Adamson & Cairns, 1994).

Uno de los factores más importantes que inciden en la cantidad de interacciones parásito-hospedero es la riqueza de especies en el ensamble, debido a que mientras más especies haya en el ensamble, aumenta la proporción de interacciones parásito-hospedero posibles (Poulin, 2010). Esto se ve reflejado cuantitativamente en diversos parámetros, siendo uno de ellos la conectancia del ensamble parásito-hospedero, que corresponde a la proporción de las interacciones observadas dentro de todas las interacciones posibles en dicho ensamble (Poisot *et al.*, 2013). La diversidad de parásitos (a través de un índice de diversidad) y densidad de interacciones (razón entre interacciones observadas y riqueza total del sistema) también permiten comparar diferentes grupos de hospederos e identificar diferencias en las relaciones parásito-hospedero (Azevedo *et al.*, 2011). Por consiguiente, debido a que la distribución y diversidad, tanto de

hospederos como de parásitos de localidades apartadas (centro y centro-sur de Chile), es influenciada por las características biogeográficas propias de la localidad, se esperaría encontrar diferencias en las interacciones parásito-hospedero, lo cual sería detectado por parámetros parasitológicos. Por lo tanto, el objetivo de este estudio es cuantificar y comparar distintos parámetros comunitarios de parásitos (riqueza de especies, prevalencia, abundancia y diversidad), en los ensambles de peces del intermareal rocoso de la zona centro y centro-sur de Chile, y determinar las interacciones parásito-hospedero, mediante la conectancia y densidad de interacciones, que ocurren en pozas intermareales de ambas zonas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre junio 2013 y junio 2014 se muestrearon 56 pozas intermareales: 18 pozas en la zona central de Chile (Valparaíso: entre 32°47'0,9"S, 71°32'24"W y 33°44'29"S, 71°29'56"W) y 38 pozas en la zona centro-sur (Talcahuano: entre 36°27'56,22"S, 72°54'24,9"W y 36°41'09"S, 73°08'17"W), ambas zonas abreviadas en este estudio como ZC y ZCS, respectivamente, las cuales están a una distancia de aproximadamente 600 km. El volumen de agua (m³) que contenía una poza fue determinado como su tamaño y se estimó mediante la fórmula de medio elipsoide, midiendo cada poza en su longitud y ancho, considerando además la altura del agua. Las pozas de la ZC fueron en promedio más grandes (11,3 ± 21,9 m³) que las de la ZCS (3,8 ± 2,8 m³).

Se extrajo la totalidad de los peces de cada una de las pozas escogidas, utilizando mallas de acuario rectangulares, de 12x10 cm de abertura y malla de 1 mm, y anestésicos, isoeugenol (AQUÍ-S®) o benzo-caína (BZ-20), a una dilución de 1/10 para anestesiarse y aletargar a los peces, facilitando su captura. En el caso de pozas de gran volumen de agua y profundidad se utilizó una motobomba Power Pro de 6,5 hp para vaciar gran parte del agua de la poza y facilitar la recolección de los peces. Los peces fueron extraídos uno a uno y eutanasiados con sobredosis del anestésico, siguiendo protocolos establecidos por el Comité de Bioética de la Universidad Católica de la Santísima Concepción y de la Universidad de Valparaíso referente a los aspectos éticos en el manejo de animales (<http://bioetica.investigacion.uv.cl/>). Los peces capturados fueron introdu-

cidos en bolsas plásticas pequeñas individuales y congelados hasta su análisis posterior. Al momento del procesamiento de las muestras, los peces fueron descongelados e identificados taxonómicamente mediante las descripciones indicadas en Stephens & Springer (1973) y Reyes & Hüne (2012). Cada ejemplar fue pesado y analizado externamente (superficie corporal, branquias y canales operculares) para detectar sus ectoparásitos mediante un microscopio estéreo-cópico Leica M80. Luego, cada ejemplar fue diseccionado para recolectar sus endoparásitos (en órganos internos, cavidad celomática y musculatura) bajo un microscopio estereoscópico, usando aumento de 0,75x para la disección, hasta 6x para la búsqueda de parásitos. Los parásitos encontrados fueron recolectados y preservados con etanol al 70% y guardados en tubos Eppendorf individuales por cada pez parasitado. Posteriormente los parásitos se identificaron según la literatura citada en Muñoz & Cortés (2009) y artículos recientes como Castro & Muñoz (2011), Muñoz & Bott (2011), Oliva *et al.* (2015) y Díaz *et al.* (2016).

Debido a que algunas especies de peces estaban presentes en sólo una zona (ZC o ZCS), se seleccionaron aquellas especies comunes en ambas zonas y con un tamaño muestral mínimo de 5 por zona, para la cuantificación de parámetros parasitológicos. Los datos de dos especies de *Helcogrammoides* (*H. chilensis* y *H. cunninghami*) fueron analizados en conjunto debido a la baja abundancia de estas en la ZCS, y a la similitud parasítica entre las especies de este género (análisis preliminares). Para el análisis de los datos, inicialmente se contrastó las comunidades de hospederos y sus parámetros parasitológicos entre las dos zonas. Para esto en cada poza se calculó la abundancia total, biomasa total y prevalencia de parásitos por cada especie de pez seleccionado. Así mismo, para cada especie de pez y por poza, se calculó la abundancia total de parásitos, riqueza y diversidad infracomunitaria, utilizando el índice de diversidad de Brillouin. Se consideraron los datos brutos, así como los datos estandarizados, es decir, cada parámetro dividido por el volumen de la poza. Estos parámetros infra-comunitarios de parásitos fueron comparados entre ambas zonas y por especie de hospedero utilizando la prueba estadística Mann-Whitney (Zar, 1999), a excepción de la prevalencia donde se utilizaron tablas de contingencia para determinar diferencias significativas.

Posteriormente, se calculó la abundancia promedio de cada especie parásita y la cantidad de hospederos que presentaba cada especie parásita obtenida en cada poza de ambas zonas. La abundancia de parásitos fue comparada entre ambas zonas utilizando la prueba de Mann-Whitney, mientras que la cantidad de hospederos

parasitados se comparó con tablas de contingencia. Además, se calculó la similitud de especies parásitas entre ambas zonas mediante el coeficiente de similitud de Jaccard (Brower & Zar, 1984). Se realizó un análisis MDS de la abundancia de los parásitos en ambas zonas para determinar la existencia de diferencias en la distribución de abundancia de los parásitos entre los hospederos. Los datos de abundancia de parásitos fueron transformados utilizando la función $\log(x+1)$, luego se realizó una matriz de similitud utilizando la similitud (Bray-Curtis) y posteriormente, se realizó el análisis de escalamiento no métrico multidimensional MDS junto con un ANOSIM para determinar la existencia de diferencias entre ambas zonas, utilizando el programa PRIMER-6.

Los parámetros de interacción parásito-hospedero y diversidad de Brillouin de parásitos y hospederos, fueron calculados y comparados entre la ZC y ZCS, considerando la totalidad de peces encontrados. Los parámetros de interacción utilizados fueron la cantidad total de interacciones entre parásitos y hospederos, calculada sumando la cantidad de veces que cada especie de parásito se presentó en las especies hospederas, y conectancia utilizando la fórmula descrita por Poisot *et al.* (2013), que corresponde al total de interacciones entre especies (parásito-hospedero), dividido por la multiplicación entre la riqueza de parásitos y riqueza de hospederos. Se realizó un análisis Mann-Whitney para detectar diferencias significativas en los parámetros descriptores de los peces, parásitos e interacciones entre las dos zonas.

Finalmente, se realizó un análisis de regresión de Pearson, para determinar que parámetros parasitológicos son mayormente influenciados por la biomasa de peces. Luego se realizó un análisis ANCOVA, mediante el programa PAST 3.04, sobre los parámetros parasitarios (datos brutos y estandarizados según el volumen de la poza). Sobre las regresiones de los residuos también se realizó un ANCOVA. Los análisis de correlación se realizaron en el programa Sigma Plot 11.0, además se aplicó la corrección de Bonferroni (Bland & Altman, 1995), para correlaciones entre variables. Se utilizó un nivel de significancia de 0,05 para todos los análisis estadísticos aplicados.

RESULTADOS

Durante el periodo de estudio se extrajeron 2.081 peces: 791 en la ZC, distribuidos en 23 especies, y 1.291 en la ZCS, distribuidos en 18 especies. De las especies de peces encontradas, 9 se presentaron únicamente en la ZC y 4 únicamente en la ZCS, por lo tanto esas especies no fueron consideradas en la comparación de comunidades parasitarias entre ambas pozas. De todas las especies de peces encontradas 11 fueron comunes en

ambas zonas de muestreo, aunque varias con diferencias significativas en su biomasa y abundancia, por m³ de agua de la poza (Tabla 1). *Calliclinus geniguttatus*, *Gobiesox marmoratus*, *Myxodes viridis* y *Ophiogobius jenynsi* presentaron mayor promedio de biomasa y abundancia por pozas muestreadas en la ZCS que en la ZC. La biomasa de *Hypsoblennius sordidus* y *Sicyases sanguineus* fue significativamente diferente entre ambas zonas, pero no sus abundancias. Mientras que *Helcogrammoides* spp. presentó mayor biomasa y abundancia en la ZC que en la ZCS (Tabla 1).

De las 11 especies de peces comunes entre zonas, 7 presentaron diferencias en al menos un parámetro comunitario de parásitos (Tabla 2). *Helcogrammoides* spp. y *S. viridis* tuvieron diferencias significativas en los cuatro parámetros parasitológicos considerados, es decir mayor prevalencia total, abundancia total, riqueza y diversidad de parásitos en la ZC que en la ZCS, mientras que *O. jenynsi* difirió solo en prevalencia de parásitos (mayor en la ZC que en la ZCS). En cambio, *C. geniguttatus*, *G. marmoratus* y *M. viridis* mostraron mayor abundancia, riqueza y diversidad de parásitos en la ZCS que en la ZS. Solo *A. punctatus* tuvo mayor prevalencia de parásitos en la zona ZCS que en la ZC. La similitud de las comunidades de parásitos (índice de Jaccard) en los peces hospederos fue relativamente baja entre zonas de muestreo, siendo mayor en *S. viridis* (44%), seguida por *C. geniguttatus* (42%) y *Sicyases sanguineus* (33%). Las especies con menor similitud de comunidades de parásitos fueron *G. marmoratus* (6%), *O. jenynsi* (6%) y *Helcogrammoides* (7%) (Tabla 2).

Se encontró un total de 55 especies de parásitos de las cuales 30 fueron comunes en ambas zonas, 11 se presentaron sólo en la ZC, y 14 se encontraron sólo en la ZCS. Ambas zonas comparten poco más de la mitad del total de especies parásitas que existe entre ellas (índice Jaccard = 55%). En la ZC el 55,9% de la abundancia promedio de parásitos por poza correspondió a especies ectoparasitarias, el resto a especies endoparasitas, mientras que en la ZCS el 81,7% correspondió a especies endoparasitas. La abundancia de parásitos fue significativamente mayor en la ZC que en la ZCS en cuatro especies de parásitos (Piscicolidae gen. sp., *Holobomolochus chilensis*, *Colobomatus tenuis* y *Microcotyle* sp.) fueron más abundantes en la ZC que en la ZCS (Tabla 3). Sólo *Lecisthaster* sp. fue significativamente más abundante en la ZCS. También se observaron diferencias en la distribución de abundancia de las especies parasitarias entre los distintos hospedadores entre las dos zonas, ya que en el análisis MDS se observó agrupaciones de parásitos según la zona de estudio, y otra agrupación más pequeña de parásitos donde se agrupan datos de ambas

Tabla 1. Valores promedio de la biomasa total (g) y abundancia de peces en las pozas de la zona centro (ZC, n = 18) y centro-sur (ZCS, n = 38) de Chile, estandarizadas por volumen de agua en las pozas. *Indica diferencias significativas (prueba de Mann-Whitney, $P < 0,05$), de la biomasa y abundancia de peces, entre zonas.

Especie de peces	Biomasa m ⁻³		Abundancia m ⁻³	
	ZC	ZCS	ZC	ZCS
<i>Aplodactylus punctatus</i>	0,42	0,95	0,07	0,13
<i>Auchenionchus variolosus</i>	0,34	0,09	0,04	0,05
<i>Bovichthys chilensis</i>	1,49	4,13	0,25	0,78
<i>Calliclinus geniguttatus</i>	0,52	15,94*	0,09	1,81*
<i>Gobiesox marmoratus</i>	0,08	4,57*	0,08	1,21*
<i>Helcogrammoides</i> spp.	1,91	0,23*	1,27	0,10*
<i>Hypsoblennius sordidus</i>	0,30	2,99*	0,10	0,59
<i>Myxodes viridis</i>	0,51	6,56*	0,11	1,06*
<i>Ophiogobius jenynsi</i>	0,05	3,64*	0,03	1,06*
<i>Sicyases sanguineus</i>	0,12	4,29*	0,07	0,26
<i>Scartichthys viridis</i>	23,69	32,79	0,89	0,90

zonas (Fig. 1), los grupos representados en el análisis MDS son significativos (ANOSIM: $R = 0,158$; $P = 0,02$). El número de hospederos promedio por poza para cada especie de parásito fue similar entre zonas; sólo *Holobomolochus chilensis* tuvo más especies de hospederos en la ZC que en la ZCS (Tabla 3).

En los datos brutos (sin estandarización por el volumen de poza), la biomasa total de peces y el número total de peces parasitados en las pozas de la ZC fue significativamente mayor que en la ZCS (Tabla 4a). La abundancia total de parásitos también presentó diferencias significativas entre ambas zonas, siendo mayor en la ZC (Tabla 4a). No se encontraron diferencias significativas en los parámetros de interacción parásito-hospedero, diversidad de peces y parásitos entre zonas (Tabla 4a). Luego de considerar la estandarización de los datos al volumen de la poza, se determinó que ninguna de las variables (de parásitos, de peces, así como de los parámetros de interacción) difirió significativamente entre zonas (Tabla 4b).

La mayoría de los parámetros parasitológicos comunitarios tales como número de interacciones parásito-hospedero, abundancia de parásitos, riqueza de parásitos, densidad de vínculos y diversidad de parásitos, pero no la conectancia, estuvieron correlacionados con la biomasa de peces ($56,57 > F > 5,68$; $P > 0,001$), mientras que la zona de muestreo (ZC y ZCS) no contribuyó significativamente a la relación de ninguno de los parámetros considerados ($1,45 > F > 0,006$; $P > 0,23$) (Tabla 5a). En la ZC sólo se encontró correlación significativa entre la abundancia de parásitos y biomasa de peces, pero estas correlaciones no presentaron diferencias significativas entre ambas regiones

Tabla 2. Prevalencia total, y promedios de abundancia, riqueza y diversidad (índice de Brillouin) de parásitos en las pozas de la zona centro (ZC) y centro-sur (ZCS) de Chile e índice de similitud de especies parásitas entre zonas. *Indica diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las pozas de ambas zonas (Tabla de contingencia para la prevalencia; Mann-Whitney para los otros de parámetros).

Hospedadores	Prevalencia total (%)		Abundancia de parásitos		Riqueza de parásitos		Diversidad de parásitos		Similitud de especies (%)
	ZC	ZCS	ZC	ZCS	ZC	ZCS	ZC	ZCS	Índice de Jaccard
<i>Aplodactylus punctatus</i>	26,7	77,8*	0,08	2,61	0,06	0,15	0,07	0,06	27
<i>Auchenionchus variolosus</i>	44,4	77,8	0,14	0,99	0,11	0,17	0,02	0,05	9
<i>Bovichthys chilensis</i>	18,0	21,2	0,14	0,29	0,10	0,06	0,09	0,07	27
<i>Calliclinus geniguttatus</i>	72,2	66,0	1,76	3,12*	0,45	0,51*	0,16	0,58*	42
<i>Gobiesox marmoratus</i>	12,5	19,0	0,07	0,44*	0,07	0,20*	<0,01	0,14*	6
<i>Helcogrammoides</i> spp.	44,5	6,3*	0,99	0,01*	0,22	0,01*	0,29	< 0,01*	7
<i>Hypsoblennius sordidus</i>	15,8	29,1	0,09	0,79	0,04	0,28	0,00	0,08	11
<i>Myxodes viridis</i>	42,9	46,8	0,11	0,69*	0,09	0,27*	0,05	0,28	23
<i>Ophiogobius jenynsi</i>	66,7	23,1*	0,11	0,33	0,09	0,13	0,03	0,14	6
<i>Sicyases sanguineus</i>	35,7	63,9	0,13	0,44	0,09	0,17	0,04	0,07	33
<i>Scartichthys viridis</i>	76,8	44,3*	5,07	1,43*	0,80	0,16*	0,69	0,12*	44

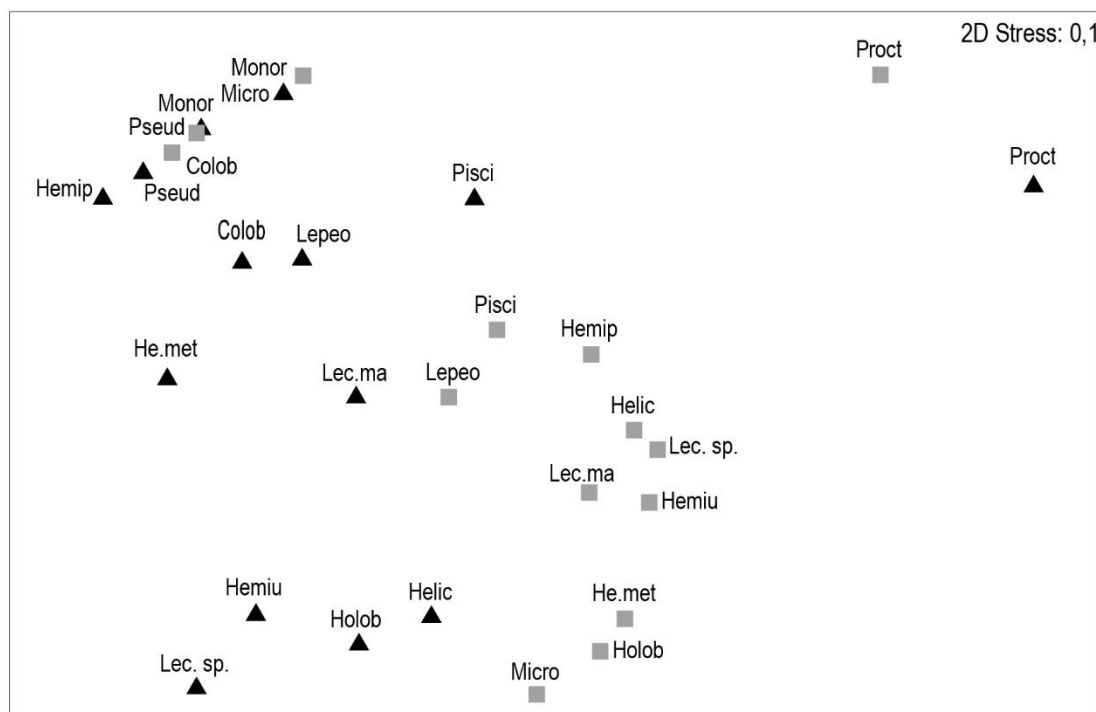


Figura 1. Análisis MDS sobre la abundancia de parásitos en peces intermareales en la zona central (▲) y zona centro sur (■) de Chile. Las abreviaciones de los nombres de parásitos se encuentran en la Tabla 3. ANOSIM: $R = 0,158$; $P = 0,02$.

(ANCOVA: $P = 0,14$ para pendientes; $P = 0,15$ para medias ajustadas).

Al considerar los datos estandarizados al volumen de las pozas muestreadas, las correlaciones de los parámetros parasitológicos se correlacionaron con la biomasa de peces de la ZCS, pero no hubo ninguna correlación significativa en la ZC (Tabla 5b). Pese a

ello, solo se encontró diferencias significativas en la relación abundancia de parásitos m^{-3} con respecto a la biomasa de peces m^{-3} ; cuya relación entre estas variables fue mayor en la ZC (pendiente = 0,69), que en la ZCS (pendiente = 0,62). En ninguna otra variable se determinó diferencias en la relación con la biomasa de peces m^{-3} (Tabla 5b).

Tabla 3. Promedio de la abundancia de parásitos por hospedero y del número de especies hospederas por poza de las zonas centro (ZC) y centro-sur (ZCS) de Chile. *Indica diferencias significativas entre las pozas de ambas zonas (Mann-Whitney, $P < 0,05$).

	Parásitos	Abreviación	Abundancia de parásitos por hospedero		Número especies hospederas por poza	
			ZC	ZCS	ZC	ZCS
Annelidae: Hirudinea	Piscicolidae gen. sp.	Pisci	2,8	0,5*	1,7	2,0
Arthropoda: Copepoda	<i>Lepeophtheirus zbigiewi</i>	Lepeo	0,5	0,2	1,3	1,6
	<i>Colobomatus tenuis</i>	Colob	1,2	0,1*	1,1	1,0
	<i>Holobomolochus chilensis</i>	Holob	3,3	0,4*	2,2	1,3*
Platyhelminthes: Monogenea	<i>Microcotyle</i> sp.	Micro	2,6	0,7*	1,1	1,1
Platyhelminthes: Trematoda	<i>Monorchimacradena</i> sp.	Monor	0,6	1,6	1,0	1,1
	<i>Helicometrina labrisomi</i>	Helic	0,5	1,4	1,3	1,5
	<i>Lecithaster macrocotyle</i>	Lec.ma	0,4	0,4	1,8	1,5
	<i>Lecithaster</i> sp.	Lec.sp	0,1	1,1*	1,0	2,0
	<i>Proctoeces</i> sp.	Proct	0,0	0,2	1,0	1,0
	<i>Hemipera cribbi</i>	Hemip	0,1	0,2	1,0	2,3
	Hemiuridae gen. sp.	Hemiu	0,2	1,7	1,7	2,4
Nematoda: Spirurida	Hemiuridae (metacercaria)	He,met	0,3	0,9	1,5	1,4
	<i>Pseudodelphis chilensis</i>	Pseud	0,2	0,1	1,0	1,0

DISCUSIÓN

El ensamble de peces intermareales y sus comunidades de parásitos presentan diferencias en composición entre la ZC y ZCS de Chile. Si bien hay varias especies comunes entre estas zonas, se evidenció diferencias en la abundancia m^{-3} y biomasa m^{-3} de algunas especies de peces y en la biomasa total de peces, así como en la abundancia de parásitos. Varias de las especies de peces que presentaron diferencias en su abundancia y biomasa entre zonas, mostraron diferencias en sus parámetros parasitológicos comunitarios (Tablas 1, 2). Las diferencias de abundancia de las especies de peces intermareales entre las dos zonas se puede deber a razones ecofisiológicas de las especies, como por ejemplo sus afinidades con la temperatura del ambiente. De hecho, diferencias de composición de especies se encuentran a lo largo de Chile tanto para invertebrados como vertebrados (Fernández *et al.*, 2000; Camus, 2001). Lo mismo para parásitos, cuya presencia se puede deber a factores ambientales (Rohde & Heap, 1998), pero también es importante la presencia de especies hospederas, intermediarias o definitivas, que participan en sus ciclos de vida.

A pesar que la riqueza de parásitos por poza fue similar entre zonas, la composición de parásitos fue distinta, ya que poco más de la mitad de las especies parásitas de ambas zonas fueron compartidas. De hecho las especies ectoparásitas fueron predominantes en la ZC, mientras que los endoparásitos lo fueron en la ZCS. Más aún, cinco especies parásitas comunes entre zonas (Tabla 3) fueron más abundantes en la ZC que en la ZCS. Esto indica que la composición de parásitos del

ensamble de peces es diferente entre zonas, aún cuando la comparación fue realizada sólo con las especies de peces compartidas entre zonas. A pesar que la ZC y ZCS de Chile corresponde a una misma área geográfica, *i.e.*, zona intermedia, entre el área peruana (en el norte) y magallánica (en el sur) (Lancellotti & Vásquez, 1999; Camus, 2001), de todas formas puede haber diferencias importantes en la composición de especies, como se ha evidenciado en este estudio a través de los peces y sus parásitos. Por otra parte, los resultados obtenidos concuerdan con los encontrados por Rohde & Heap (1998), que describen un aumento en la riqueza, abundancia, prevalencia y diversidad de ectoparásitos en latitudes bajas respecto a latitudes altas, dada su asociación con la temperatura. Sin embargo, las condiciones ambientales y la diversidad de especies (*e.g.*, peces e invertebrados) presentan patrones latitudinales a lo largo de Chile (Ojeda *et al.*, 2000; Santelices & Meneses, 2000; Häussermann, 2006; Navarrete *et al.*, 2014), que afectarían de alguna forma la asociación con los parásitos dado a que éstos últimos interactúan con varias especies de hospederos y a veces con vías alternativas.

La biomasa de peces (sin y con estandarización a m^3 de agua de la poza) fue una variable de importancia para los parámetros parasitológicos, ya que tanto la riqueza, abundancia y densidad de vínculos, se correlacionaron positivamente con la biomasa de los peces, especialmente en la ZCS (Tablas 5a, 5b). La conectancia (en datos brutos) fue el único parámetro que se correlacionó negativamente con la biomasa de peces (en la ZCS), debido a que el cálculo se realizó a partir de los datos de riqueza de parásitos y hospederos. Sin

Tabla 4. Promedio (PROM) y desviación estándar (DE) de variables descriptivas del ensamble de peces y sus parásitos obtenidas en pozas de la zona centro (ZC) y centro-sur (ZCS) de Chile y resultado de Mann-Whitney para datos brutos y estandarizados por volumen de las pozas (U: estadígrafo, P: probabilidad estadística) para la comparación de las variables entre zonas. *Indica diferencias significativas ($P < 0,05$) entre pozas de ambas zonas.

a) Datos brutos	Pozas ZC		Pozas ZCS		Mann-Whitney	
	PROM	DE	PROM	DE	U	P
Peces						
Biomasa total de peces (g)	523,22	512,69	336,35	446,85	243,0	0,03*
Abundancia total de peces	43,78	25,57	33,97	23,92	258,5	0,06
N° total de peces parasitados	21,22	15,48	14,05	15,25	222,5	0,03*
Riqueza de peces	6,67	2,35	6,24	2,36	304,5	0,51
Diversidad de peces	1,22	0,33	1,19	0,36	329,0	0,83
Parásitos						
Abundancia total de parásitos	113,33	79,84	80,92	139,59	209,0	0,01*
Riqueza de parásitos	9,67	3,83	7,71	5,57	238,5	0,07
Diversidad de parásitos	1,31	0,58	1,10	0,62	270,0	0,21
Parásitos-hospederos						
Riqueza total (parásitos y hospederos)	16,33	5,38	13,95	7,32	257,0	0,14
Interacciones parásito-hospedero	13,83	6,58	12,24	11,24	255,5	0,13
Densidad de vínculos	0,81	0,24	0,72	0,36	277,5	0,26
Conectancia	0,23	0,09	0,23	0,09	314,0	0,63
b) Datos estandarizados						
Peces						
Biomasa total de peces (g m ⁻³)	168,96	228,81	123,27	131,83	316	0,648
Abundancia total de peces m ⁻³	17,63	18,26	14,35	14,03	323	0,738
N° total de peces parasitados m ⁻³	8,47	10,81	5,57	6,03	302	0,482
Riqueza de peces m ⁻³	3,34	4,73	2,92	3,20	328,5	0,812
Diversidad de peces m ⁻³	0,42	0,62	0,4	0,41	315	0,635
Parásitos						
Abundancia total de parásitos m ⁻³	42,47	45,57	32,94	59,61	268	0,194
Riqueza de parásitos m ⁻³	4,88	8,01	3,62	4,00	332,5	0,867
Diversidad de parásitos m ⁻³	0,07	0,15	0,05	0,07	337	0,930
Parásitos-hospederos						
Riqueza total (parásitos y hospederos) m ⁻³	8,22	12,69	6,54	6,98	339	0,958
Interacciones parásito-hospedero m ⁻³	6,73	10,02	5,3	5,81	339	0,958
Densidad de vínculos m ⁻³	0,43	0,61	0,37	0,44	341	0,986
Conectancia m ⁻³	0,13	0,18	0,13	0,18	318	0,673

embargo, con datos estandarizados, la conectancia mantuvo una correlación positiva con la biomasa de peces m⁻³. La relación entre la abundancia de parásitos y biomasa de peces (datos estandarizados, Tabla 5b) fue el único parámetro que varió entre las dos zonas de muestreo, siendo a un mismo valor de biomasa mayor la abundancia de parásito en la ZC que en la ZCS. En este caso, la mayor abundancia de parásitos en peces se puede deber a que las presas consumidas estén más infectadas en la ZC, por lo tanto ingresan más parásitos al hospedero cuando este se alimenta. Otra alternativa es que debido a que en la ZC las temperaturas de las aguas costeras son 2°C mayores que en la ZCS, es posible que el metabolismo de los peces sea mayor y requiera mayor consumo de presas, lo que aumentaría la probabilidad de infecciones parasitarias transmitidas

por los ítems dietarios (Saad-Fares & Combes, 1992). Sin embargo, otras variables como tipo de presas y diferencias en las infecciones parasíticas (entre hospederos intermediarios y definitivos), pueden producir distintas dinámicas de transmisión, que expliquen las diferencias en la abundancia de parásitos de peces entre ambas zonas.

No se apreciaron diferencias entre la cantidad de interacciones parásito-hospedero y conectancia entre las dos zonas (ZC y ZCS). Además, ambas zonas presentaron especies similares de peces aunque la composición total de parásitos solo se asemejó en un 50%, mientras que por especie de pez no superó el 44%. Por lo tanto, estos resultados sugieren que una especie parásita que está ausente en un hospedero de una de las zonas, puede dejar un nicho disponible para otra

Tabla 5. a) Correlación de Pearson (r : coeficiente de correlación, P : probabilidad) y resultado de ANCOVA (solo se indica la probabilidad estadística) obtenida de la relación de parámetros parasitológicos y de interactividad con respecto a la biomasa de peces, b) datos estandarizados con respecto al volumen de las pozas (m^3) entre las zonas centro (ZC) y centro-sur (ZCS) de Chile P (pen): probabilidad de la pendiente, P (med): probabilidad de la media ajustada. *Indica correlaciones significativas según ajuste de Bonferroni ($P \leq 0,004$).

	ZC		ZCS		ANCOVA	
	r	P	r	P	P (pen)	P (med)
a) Parámetros vs biomasa de peces						
Abundancia total de parásitos	0,65	0,003*	0,75	<0,001*	0,14	0,15
Riqueza de parásitos	0,56	0,016	0,66	<0,001*	0,11	0,34
Número de interacciones parásito-hospedero	0,45	0,063	0,71	<0,001*	0,02*	---
Densidad de vínculos o interactividad	0,33	0,185	0,54	0,001*	0,11	0,34
Conectancia	-0,16	0,532	-0,32	0,050	---	---
Diversidad de parásitos promedio por hospedero	-0,24	0,34	0,53	0,002*	0,19	0,82
b) Parámetros estandarizados vs biomasa de peces						
Abundancia total de parásitos	0,68	0,002	0,62	<0,001*	<0,001*	---
Riqueza de parásitos	0,38	0,117	0,64	<0,001*	0,27	0,249
Número de interacciones parásito-hospedero	0,45	0,059	0,71	<0,001*	0,51	0,278
Densidad de vínculos o interactividad	0,39	0,107	0,60	<0,001*	0,68	0,163
Conectancia	0,34	0,162	0,45	0,004	0,81	0,095
Diversidad de parásitos promedio por hospedero	0,15	0,561	0,46	0,003*	0,13	0,193

especie parásita, de esta forma la interactividad y conectancia pueden ser iguales a pesar que las especies parásitas sean completamente diferentes. Sin embargo, las comunidades de parásitos de peces han sido descritas como insaturadas en especies, es decir con nichos disponibles, donde además la competencia inter-específica no es importante para la estructura de las comunidades de parásitos (Muñoz *et al.*, 2006), por lo tanto, un pez potencialmente puede adquirir todos los parásitos transmisibles a ese pez, siempre y cuando estén disponibles en el medio donde el hospedero se desenvuelve (Luque & Poulin, 2007). De esta forma, las diferencias entre las características ambientales de ambas zonas estudiadas parecen afectar sólo la abundancia de especies ectoparasitarias, pero no tienen influencia significativa en la cantidad total de interacciones parásito-hospedero.

En este estudio, se trabajó con los datos (de peces y parásitos) brutos y estandarizados del volumen de la poza, considerando que esta última podría ser un factor confundido en los resultados. Sin embargo, luego de la estandarización de las variables con respecto al volumen de la poza, se encontraron escasas diferencias en parámetros de parásitos y de la interacción parásito-hospedero entre zonas (Tabla 4). Esto se debe a que la vida de los peces y la de los parásitos no se limita a la poza donde fueron muestreados, ya que las pozas intermareales son hábitats efímeros, cuya existencia está determinada por la duración de la baja marea (≤ 6 h). Los peces cambian de pozas constantemente dentro de una extensión determinada, pero aún no especificada

para cada especie, ya que los peces intermareales residentes tienden a volver a su zona de crianza. Por lo tanto, la estandarización de datos al volumen de la poza no contribuyó significativamente a las variaciones de los datos.

A pesar que en el presente estudio se analizó los parásitos de peces de dos zonas geográficas, ambas corresponden a la zona intermedia del Sistema de Corrientes de Humboldt, es necesario conocer mejor la biogeografía de parásitos a lo largo de Chile, que hasta ahora ha sido escasamente abordada en los ensambles de peces litorales. Algunos estudios publicados se han referido a una especie de pez a lo largo del gradiente latitudinal chileno. De estos, se han identificado patrones biogeográficos que van de acuerdo a la distribución de invertebrados que previamente había sido encontrada, lo cual concuerda con los cambios de dieta y de composición de endoparásitos en *Sebastes oculatus* (González *et al.*, 2006). Además, se ha señalado que hospederos de una misma zona biogeográfica, tienen composiciones de parásitos similares. Sin embargo, para ectoparásitos de peces litorales, no se ha encontrado algún patrón latitudinal (González & Moreno, 2005; González *et al.*, 2008). A pesar de la existencia de numerosos estudios de diversidad de especies a través de un gradiente latitudinal, poco se conoce sobre los factores ecológicos y evolutivos que contribuyen a esos patrones de distribución (Condamine *et al.*, 2012). Por lo tanto, en futuros estudios sería necesario, por ejemplo, considerar

factores ambientales de cada localidad de muestreo, así como la abundancia de hospederos o condiciones genéticas de hospederos y parásitos, ya que cada uno de ellos podría aportar a conocer los mecanismos que confieren las diferencias en la composición de parásitos a lo largo de un gradiente espacial.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento al proyecto Fondecyt 1130304, adjudicado por M. George-Nascimento.

REFERENCIAS

- Adamson, M. & J. Caira. 1994. Evolutionary factors influencing the nature of parasite specificity. *Parasitology*, 109: 85-95.
- Azevedo, R., V. Abdallah & J. Luque. 2011. Biodiversity of fish parasites from Guandu River, southeastern Brazil: an ecological approach. *Neotrop. Helminthol.*, 5(2): 185-199.
- Bland, J. & D. Altman. 1995. Multiple significance tests: the Bonferroni method. *Brit. Med. J.*, 310: 170 pp.
- Brattström, H. & A. Johanssen. 1983. Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. *Sarsia*, 68(4): 289-339.
- Brower, J.E. & J.H. Zar. 1984. Field and laboratory methods for general ecology. Brown Publishers, Dubuque, 273 pp.
- Camus, P. 2001. Biogeografía marina de Chile continental. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 74(3): 587-617.
- Castro, R. & G. Muñoz. 2011. Two species of *Colobomatus* (Copepoda: Phyllichthyidae) parasitic on coastal fishes in Chilean waters. *Crustaceana*, 84(4): 385-400.
- Díaz, P., G. Muñoz & M. George-Nascimento. 2016. A new species of *Hemipera* Nicoll, 1913 (Digenea: Derogenidae) from fishes of the intertidal rocky zone of Chile. *Acta Parasitol.*, 61(3): 516-522.
- Fernández, M., E. Jaramillo, P. Marquet, C. Moreno, S. Navarrete, F. Ojeda, C. Valdovinos & J. Vásquez. 2000. Diversity, dynamics and biogeography of Chilean benthic nearshore ecosystems: an overview and guidelines for conservation. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 73: 797-830.
- González, M.T. & C.A. Moreno. 2005. The distribution of the ectoparasite fauna of *Sebastes capensis* from the southern hemisphere does not correspond with zoogeographical provinces of free-living marine animals. *J. Biogeogr.*, 32: 1539-1547.
- González, M.T., C. Barrientos & C.A. Moreno. 2006. Biogeographical patterns in endoparasite communities of a marine fish (*Sebastes capensis*) with extended range in the Southern Hemisphere. *J. Biogeogr.*, 33: 1086-1095.
- González, M.T., R. Vásquez & E. Acuña. 2008. Biogeographic patterns of metazoan parasites of *Hippoglossina macrops* in the Southeastern Pacific coast. *J. Parasitol.*, 94(2): 429-435.
- Häussermann, V. 2006. Biodiversity of Chilean sea anemones (Cnidaria: Anthozoa): distribution patterns and zoogeographic implications, including new records for the fjord region. *Invest. Mar.*, Valparaíso, 34(2): 23-35.
- Condamine, F.L., F.A.H. Sperling, N. Wahlberg, J.-Y. Rasplus & G.J. Kergoat. 2012. What causes latitudinal gradients in species diversity? Evolutionary processes and ecological constraints on swallowtail biodiversity. *Ecol. Lett.*, 15: 267-277.
- Lancellotti, D. & J. Vásquez. 1999. Biogeographical patterns of benthic macroinvertebrates in the Southeastern Pacific littoral. *J. Biogeogr.*, 26: 1001-1006.
- Luque, J.L. & R. Poulin. 2007. Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes: hotspots and the geography of biodiversity. *Parasitology*, 134: 865-878.
- Muñoz, G. & N. Bott. 2011. A new species of *Prosorhynchoides* (Trematoda, Bucephalidae) from the intertidal rocky zone of central Chile. *Acta Parasitol.*, 56(2): 140-146.
- Muñoz, G. & Y. Cortés. 2009. Parasite communities of a fish assemblage from the intertidal rocky zone of central Chile: similarity and host specificity between temporal and resident fish. *Parasitology*, 136: 1291-1303.
- Muñoz, G., D. Mouillot & R. Poulin. 2006. Testing the niche apportionment hypothesis with parasite communities: is random assortment always the rule? *Parasitology*, 132: 717-724.
- Navarrete, A.H., N.A. Lagos & F.P. Ojeda. 2014. Latitudinal diversity patterns of Chilean coastal fishes: searching for causal processes. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 87: 1-11.
- Ojeda, F.P., F. Labra & A. Muñoz. 2000. Biogeographic patterns of Chilean littoral fishes. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 73(4): 625-641.
- Oliva, M., I.M. Valdivia, R.A. Chávez, H. Molina & L. Cárdenas. 2015. Molecular and morphological evidence demonstrating two species of *Helicometrina* Linton, 1910 (Digenea: Opecoelidae) in Northern Chile. *J. Parasitol.*, 101: 694-700.

- Poisot, T., M. Stanko, D. Miklisová & S. Morand. 2013. Facultative and obligate parasite communities exhibit different network properties. *Parasitology*, 140(11): 1340-1345.
- Poulin, R. 2010. Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. *Trends Parasitol.*, 26(10): 492-498.
- Reyes, P. & M. Hüne. 2012. Peces del sur de Chile. Ocho Libros Editores, Santiago, 497 pp.
- Rohde, K. & M. Heap. 1998. Latitudinal differences in species and community richness and in community structure of metazoan endo- and ectoparasites of marine teleost fish. *Int J. Parasitol.*, 28: 461-474.
- Saad-Fares, A. & C. Combes. 1992. Abundance/host size relationship in a fish trematode community. *J. Helminthol.*, 66(3): 187-192.
- Santelices, B. 1980. Phytogeographic characterization of the temperate coast of Pacific South America. *Phycologia*, 19(1): 1-12.
- Santelices, B. & I. Meneses. 2000. A reassessment of the phytogeographic characterization of temperate Pacific South America. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 73(4): 605-614.
- Stephens, J. & V. Springer. 1973. Clinid fishes of Chile and Peru, with description of a new species, *Myxodes ornatus*, from Chile. *Smithson. Contrib. Zool.*, 159: 1-24.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey, 663 pp.

Received: 11 January 2016; Accepted: 28 July 2016