

*Research Article*

## **Carga parasitaria en crustáceos decápodos de la costa central de Chile: ¿existe alguna asociación con la abundancia de los hospedadores definitivos?**

**Natalia Leiva<sup>1</sup>, Mario George-Nascimento<sup>2</sup> & Gabriela Muñoz<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales  
Universidad de Valparaíso, P.O. Box 5080, Reñaca, Viña del Mar, Chile

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción  
P.O. Box 297, Concepción, Chile

Corresponding author: Natalia Leiva (natalialeivah.uv@gmail.com)

**RESUMEN.** Los crustáceos tienen un rol importante en el ciclo de vida de los parásitos, ya que actúan como hospedadores intermediarios. No obstante, en Chile y a nivel mundial existen pocos estudios parasitológicos sobre crustáceos que habitan el intermareal rocoso. En este estudio se registró y comparó la carga parasitaria de crustáceos decápodos, y se relacionó con la abundancia de sus hospedadores definitivos (peces y aves). Entre julio y septiembre de 2013 se recolectaron 409 crustáceos, correspondientes a 16 especies, desde el intermareal rocoso de dos localidades de Chile central (33°S), Las Cruces y Montemar. El 65,5% de la muestra estaba parasitada, recolectándose 2.410 metacercarias y 18 nemátodos. Algunas metacercarias correspondían a la familia Opecoelidae, mientras que otras a Microphallidae; los nemátodos eran de la familia Cystidicolidae. La mayor prevalencia y abundancia de Microphallidae se registró en *Petrolisthes tuberculatus* (42,3%;  $4,8 \pm 11,08$  parásitos/crustáceo) y de Opecoelidae en *P. violaceus* (96,9%;  $13,59 \pm 17,50$  parásitos/crustáceo), mientras que Cystidicolidae fue poco prevalente y abundante en ambas localidades. Las infecciones parasitarias fueron afectadas por la localidad de muestreo, especie y tamaño del hospedador. No se encontró asociación entre la abundancia de los hospedadores definitivos y las cargas parasitarias que presentaban los crustáceos. La nula relación entre las cargas parasitarias y la abundancia de hospedadores definitivos puede ocurrir si estos últimos tienen un amplio espectro trófico o viajan largas distancias, de este modo, la transmisión de los parásitos no sería afectada directamente por la abundancia de los hospedadores definitivos.

**Palabras clave:** crustáceos decápodos, hospedadores intermediarios, digeneos, nemátodos, peces intermareales, aves costeras.

## **Parasite burden in decapod crustaceans from the central coast of Chile: is there any association with the relationship with definitive host abundances?**

**ABSTRACT.** Crustaceans play an important role in parasite life cycles, serving as second intermediate hosts. However, there are scarce parasitological studies in crustaceans from the rocky intertidal habitats, in Chile and around the world. In this study we aimed to record the parasites in decapod crustaceans, compare their parasitic loads between localities and relate them with the abundance of the definitive hosts (fishes and birds). Between July and September 2013, 409 crustacean specimens, corresponding to 16 species, were collected from the rocky intertidal zone of two localities of central Chile (33°S), Las Cruces and Montemar. Of the sample, 65.5% was parasitized; counting 2,410 metacercariae and 18 nematodes. One group of these metacercariae belonged to the family Opecoelidae; while others corresponded to the family Microphallidae. Nematodes belonged to the family Cystidicolidae. The highest prevalence and abundance of opecoelids were in *P. violaceus* (96.9%,  $13.59 \pm 17.50$  parasites/crustacean), microphallids were mostly recorded in the crab *Petrolisthes tuberculatus* (42.3%,  $11.08 \pm 4.8$  parasites/crustacean), while cystidicolids were less prevalent and abundant than digenean at both localities. Parasite loads were affected by body size, locality and species of crustacean hosts. No association was found between parasite loads in these intermediate hosts and the abundance of definitive hosts.

The low relationships between parasite loads and host abundances may be due to several reasons, such as a wide trophic spectrum and great capacity of movement, which would not contribute to the parasite transmission and the direct relationship with the definitive host abundances.

**Keywords:** decapod crustaceans, intermediate hosts, digeneans, nematodes, intertidal fish, coastal birds.

## INTRODUCCIÓN

El parasitismo, entendido como la asociación entre dos organismos (hospedador y parásito), ha sido descrito como una relación ecológica, donde el parásito depende completamente de su hospedador quien no solo representa el hábitat, sino que también tiene los recursos alimenticios para que el parásito se desarrolle (Hinojosa-Sáez & González-Acuña, 2005; Rohde, 2005). El parásito puede tener varios estados ontogenéticos, necesitando a diversos hospedadores durante su vida, lo que implica que las vías de transmisión varíen entre un estado y otro (Mouritsen & Poulin, 2002). La transmisión del parásito es activa cuando el estado infectante es una larva nadadora, la cual puede llegar a su hospedador directamente, mientras que la transmisión es pasiva si la larva parásita no puede salir por sí misma de un hospedador intermediario, en este caso, el siguiente hospedador necesariamente debe depredar sobre el organismo parasitado (Olsen, 1974; Cribb, 2005a).

Los crustáceos han tenido un rol importante en la transmisión de parásitos, ya que muchas especies actúan como primeros o segundos hospedadores intermediarios de endoparásitos, contribuyendo tanto al desarrollo del parásito como en su dispersión. Los digeneos, céstodos, nemátodos y acantocéfalos tienen al menos un estadio larval que requiere de un crustáceo (Marcogliese, 1995). En el ambiente marino, los crustáceos son depredados por un vertebrado (pez, ave o mamífero) donde el endoparásito se desarrolla hasta alcanzar el estado adulto (Rohde, 2005). Sin embargo, a pesar de la importancia que cumplen los crustáceos en el ciclo de vida de endoparásitos marinos, en Chile son muy pocos los estudios parasitológicos realizados en crustáceos decápodos (Muñoz & Olmos, 2008; Oliva *et al.*, 2008; Saldanha *et al.*, 2009; Zambrano & George-Nascimento, 2010), sobre todo en aquellos que habitan en pozas del intermareal rocoso, pese a la alta abundancia que tienen en este ambiente.

Las aves y peces son los vertebrados más frecuentes de la zona intermareal rocosa de Chile central y varios de sus parásitos son adquiridos mediante la depredación de presas que habitan en esa misma zona (Muñoz & Cortés, 2009). Los parásitos que requieren de peces intermareales para llegar a sus estados adultos, corresponden a nemátodos del orden Spirurida (Guyanemidae y Cystidicolidae) (Muñoz *et al.*, 2002, 2004; Muñoz &

George-Nascimento, 2007; Muñoz, 2010), y digeneos del orden Plagiorchiida (Opecoelidae y Lecithasteridae) (Muñoz & Olmos, 2008; Muñoz & Castro, 2012), mientras que en aves costeras se han registrado digeneos Plagiorchiida (Microphallidae) y acantocéfalos del orden Polymorphida (Polymorphidae) (Hinojosa-Sáez & González-Acuña, 2005; Muñoz, 2005; González-Acuña *et al.*, 2009). Por lo tanto, algunos de estos grupos de parásitos podrían encontrarse en crustáceos decápodos que habitan la zona intermareal.

Los modelos epidemiológicos suponen que el éxito de la transmisión de los parásitos a sus hospedadores intermediarios y definitivos, dependerá de la distribución y/o abundancia local de estos últimos. No obstante, esta relación puede variar de acuerdo a múltiples factores, como la movilidad y susceptibilidad a infecciones del hospedador e historia de vida del parásito. Particularmente, los endoparásitos necesitan de uno o más hospedadores intermediarios, y un hospedador definitivo para completar su ciclo de vida. Los hospedadores definitivos debido a su gran movilidad, aseguran la dispersión de los huevos del parásito, contribuyendo a su propagación (Smith, 2001; Hansen & Poulin, 2006). Por consiguiente, mientras mayor sea la abundancia de hospedadores definitivos en un área, mayor probabilidad habrá para que las etapas de dispersión del parásito se encuentren con un hospedador, lo cual se reflejaría en mayores cargas parasitarias de los hospedadores intermediarios (Latham & Poulin, 2003; Smith, 2007). Basado en estos antecedentes, el presente estudio tiene como objetivo registrar y cuantificar las especies de endoparásitos presentes en crustáceos decápodos comunes del intermareal rocoso de Chile central, y asociar sus prevalencias y abundancias con la abundancia de hospedadores definitivos (peces y aves). De estas relaciones se espera encontrar correlaciones directas entre la carga parasitaria (abundancia y prevalencia) de los hospedadores intermediarios y las abundancias de hospedadores intermediarios y definitivos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Parásitos en crustáceos decápodos

Los crustáceos decápodos fueron recolectados manualmente desde el intermareal rocoso de dos localidades de Chile central, Las Cruces (33°30'S, 71°37'W) y Montemar (32°58'S, 71°29'W), abreviados en este

estudio como LC y MO, respectivamente. La recolección de crustáceos se realizó en baja marea, desde pozas intermareales. Se realizaron tres muestreos en cada localidad, entre julio y septiembre de 2013, recolectando al menos 40 ejemplares por muestreo.

Los crustáceos recolectados fueron colocados en recipientes con agua de mar y llevados al Laboratorio de Parasitología de la Facultad de Ciencias del Mar y de Recursos Naturales de la Universidad de Valparaíso. Posteriormente, el 60% de los ejemplares recolectados fue guardado en bolsas plásticas y congelado para su posterior análisis, mientras que el resto de los especímenes se mantuvo vivo hasta el momento de su disección, con el fin de obtener parásitos en buenas condiciones para su identificación. Previo a la disección, se registró el largo del cefalotórax (LCT) en aquellos de cuerpo ovalado y deprimido (jaibas y cangrejos) y la longitud total (LT) en los de cuerpo alargado y comprimido (camarones y cangrejos ermitaños), mediante un pie de metro digital (en mm). La identificación de los crustáceos fue determinada según los criterios morfológicos indicados en claves taxonómicas de Viviani (1969), Retamal (1981) y Zúñiga (2002).

La disección se realizó bajo un microscopio estereoscópico Leica M80. Previo a la disección, los crustáceos fueron anestesiados con una solución diluida de AQUI-S®. Cada individuo fue colocado en una placa de Petri con agua salina al 8%, caparazón y apéndices fueron extraídos para luego separar cada tejido del animal con ayuda de agujas de disección finas. Luego se procedió a registrar los parásitos encontrados en distintos tejidos (vísceras y musculatura del cefalotórax, abdomen y pereiópodos). Todos los taxa parasitarios fueron contabilizados, fijados en etanol 70% y guardados en tubos de Eppendorf para su posterior identificación al nivel taxonómico más bajo posible.

Para la determinación taxonómica de los digeneos se consideró su morfología externa y la de sus órganos internos (tracto digestivo y algunos órganos sexuales), de acuerdo a las claves taxonómicas de Cribb (2005b) y Deblock (2008). Para la identificación de nemátodos se consideró la morfometría en base a la medición de ciertos caracteres morfológicos como longitud total, ancho máximo, esófago glandular y muscular, y posición del anillo nervioso, acorde a la metodología utilizada por Muñoz *et al.* (2004). Los nemátodos larvales fueron comparados con los de ejemplares adultos machos y hembras de otras especies de nemátodos en relación a sus medidas relativas (una determinada medida morfométrica dividida por la longitud corporal), según Martorelli *et al.* (2000). Para esto se comparó las medidas relativas mediante pruebas

de Kruskal-Wallis (Zar, 1996) entre nemátodos larvales de crustáceos decápodos y nemátodos adultos del intermareal rocoso de Chile (Muñoz *et al.*, 2004; Muñoz & George-Nascimento, 2007; Muñoz, 2010).

Posterior a la identificación de los parásitos, se determinó la prevalencia (porcentaje de hospedadores parasitados de una muestra) y abundancia promedio (promedio de parásitos por especie de hospedador) de los taxa parasitarios encontrados en cada crustáceo y localidad. Se comparó, mediante pruebas de *t*-Student, la longitud corporal de los crustáceos por localidad: LCT en jaibas y cangrejos, y LT en camarones y cangrejos ermitaños, los que fueron analizados separadamente. También se realizaron correlaciones de Spearman entre la abundancia de parásitos y la longitud corporal de los hospedadores, considerando solo aquellas especies más abundantes que contenían parásitos. Además, se consideró correlaciones de la abundancia promedio y prevalencia de parásitos con respecto a la LCT promedio de los crustáceos parasitados entre localidades.

Para asociar la prevalencia de parásitos con la de las especies de crustáceos según su localidad, se aplicaron tablas de contingencia (2x2 a 2x5) usando un programa estadístico online ([www.vassarstats.net](http://www.vassarstats.net)), para asociar cada especie de parásito por separado. Según la naturaleza de los datos se aplicó la corrección de Yates y probabilidad exacta de Fisher.

### **Relación entre parásitos y abundancia de hospedadores**

La estimación de la abundancia de aves costeras se realizó el mismo día y lugar de la recolección de los crustáceos, donde se procedió a identificar y contar *in situ* las especies de aves presentes en una sección de la costa durante una hora en intervalos de 15 min, realizando cuatro conteos por visita. Para el reconocimiento de las aves en terreno se consideró las guías de campo de Araya & Millie (1998) y Jaramillo (2005).

El registro de la abundancia de peces se realizó en tres pozas intermareales rocosas de las zonas litorales escogidas (LC y MO), del mismo sector donde se realizaron las recolecciones de crustáceos y conteo de aves. Se realizaron tres muestreos mensuales en LC (julio-octubre 2013) y otros tres muestreos en MO (octubre 2013-enero 2014). Para el registro de peces, el agua contenida en pozas grandes fue aspirada con una motobomba, lo cual facilitó la extracción de los peces, mientras que las pozas pequeñas fueron trabajadas con el agua que contenían. La captura de peces se realizó mediante el uso de anestésico AQUI-S® y redes de mano. Posteriormente, los peces se identificaron taxonómicamente y se contabilizaron.

Se realizaron disecciones de peces y aves para determinar la presencia de los grupos parasitarios y compararlos con los encontrados en los crustáceos decápodos en las localidades muestreadas. Los peces extraídos de dos pozas de MO y dos de LC fueron congelados para su posterior disección ( $n = 111$ ) para revisar sus parásitos, mientras que el resto (peces de una poza de cada localidad) fueron devueltos a su hábitat natural. Para el registro de parásitos de aves costeras, solo se trabajó con aquellas encontradas muertas en la zona intermareal ( $n = 8$ ). Cada ave recogida fue disectada para obtener sus parásitos, registrarlos y contabilizarlos. Del total de peces y aves revisadas, se calculó la prevalencia y abundancia, solo de los taxa parasitarios que coincidían con los encontrados en los crustáceos.

Se calculó la frecuencia numérica y relativa de aves y peces, obteniendo valores promedios de los tres muestreos realizados en cada localidad y para cada grupo de vertebrado (peces y aves). Se aplicaron tablas de contingencia para asociar la frecuencia de vertebrados con la de grupos de parásitos que suelen tener según registros bibliográficos (González-Acuña *et al.*, 2009; Muñoz & Delorme, 2011; Muñoz & Castro 2012; Muñoz, 2014). La asociación entre abundancia de peces y aves, abundancia de crustáceos y sus cargas parasitarias se realizó considerando todos los ejemplares obtenidos. Estas variables fueron asociadas mediante tablas de contingencia de 2x2 (Zar, 1996).

## RESULTADOS

Se recolectó un total de 409 crustáceos correspondientes a 16 especies; 13 en LC y 11 en MO. *Allopetrolisthes angulosus* fue la más abundante en LC, mientras que *Petrolisthes violaceus* y *Petrolisthes tuberculatus* fueron más abundantes en MO, seguidas de *P. tuberculatus* y *Pagurus edwardsii* (Tabla 1).

La LCT de los crustáceos (jaibas y cangrejos) recolectados en LC varió entre 4,05 y 43,50 mm, siendo *A. angulosus* y *Taliepus dentatus* los que presentaron la menor y mayor LCT respectivamente, mientras que en MO la LCT de los crustáceos varió entre 3,25 y 36,52 mm, siendo *Petrolisthes laevigatus* y *Paraxanthus barbiger* los que mostraron la menor y mayor LCT respectivamente (Tabla 1). El cangrejo ermitaño *P. edwardsii* presentó la menor LT en ambas localidades, mientras que *P. edwardsii* y el camarón *Rhynchocinetes typus* presentaron la mayor LT en MO y en LC respectivamente (Tabla 1).

Analizando el conjunto de especies de crustáceos, el promedio de la LCT de jaibas y cangrejos no fue significativamente diferente entre localidades (LC:

$9,37 \pm 5,32$  mm, MO:  $9,45 \pm 5,11$  mm) ( $t = 0,59$ ; d.f. = 354;  $P = 0,577$ ), mientras que el promedio de la LT de los camarones y cangrejo ermitaños de LC fue significativamente mayor que los de MO ( $t = 4,3$ ; d.f. = 51;  $P < 0,001$ ).

## Parásitos en crustáceos decápodos

Se obtuvo un total de 2.428 parásitos, la mayoría de ellos digeneos en estado de metacercaria ( $n = 2.410$ ) y unos pocos nemátodos en fase larvaria ( $n = 18$ ). Las metacercarias fueron extraídas principalmente desde la musculatura del cefalotórax y pereiópodos, y unas pocas entre las lamelas branquiales; mientras que los nemátodos fueron encontrados principalmente en la cavidad celomática y algunos en el intestino. El porcentaje de prevalencia del parasitismo en el ensamble de crustáceos fue de 65,5%. De las especies parasitadas, nueve pertenecían a Anomura, y solo dos a Brachyura (Tablas 1-2).

De las metacercarias extraídas de los crustáceos, se determinaron dos morfotipos comunes: una de forma redondeada y cubierta blanda de color café (morfotipo I, Fig. 1a), y otra de forma redondeada a ovalada y cubierta gruesa e incolora (morfotipo II, Figs. 1b-1c). Las metacercarias se disectaron y caracterizaron morfológicamente, determinándose que la metacercaria morfotipo I era de cuerpo alargado y ensanchado a nivel acetabular, acetábulo protuberante ubicado cerca de la mitad del cuerpo, dos ciegos intestinales y tegumento no espinoso; algunos ejemplares de mayor tamaño presentaban nueve testículos, este último rasgo es característico del género *Helicometrina*. Por lo tanto, este grupo se determinó como Opecoelidae (Fig. 2a). Las metacercarias morfotipo II eran de cuerpo pequeño y comprimido, esófago largo, faringe pequeña a la mitad del esófago, ciegos cortos (hasta la zona media del cuerpo), desarrollo temprano del sistema genital y algunos ejemplares tenían saco del cirro. Además, había ejemplares con o sin espinas en el cuerpo (mitad o cuerpo entero). Este grupo de metacercarias se determinó como Microphallidae, compuestos por varias morfoespecies no determinadas (Figs. 2b-2d). Un tercer tipo de metacercaria no fue identificada; de forma esférica embrión pequeño, de similares características al morfotipo I, pero con esófago largo y la faringe ubicada a la mitad de éste. Estas metacercarias fueron encontradas en abundancia de uno a tres, en seis crustáceos de LC, correspondientes a *Romaleon polyodon*, *P. edwardsii* y *R. typus* (no incluidas en la Tabla 2).

Los nemátodos fueron de pequeños tamaños y muy delgados, con estriaciones cuticulares y presencia de pseudolabios (Figs. 2e-2h), que son características propias de Cystidicolidae. Por lo tanto, la morfometría

**Tabla 1.** Número de especímenes recolectados (n), longitud corporal promedio ( $\bar{X}$ , mm)  $\pm$  desviación estándar (DE, mm) (longitud cefalotorácica para la mayoría de las especies, longitud total para las especies indicadas con asteriscos), y abundancia relativa (ABU, %) de 16 especies de crustáceos decápodos recolectados en Las Cruces y Montemar.

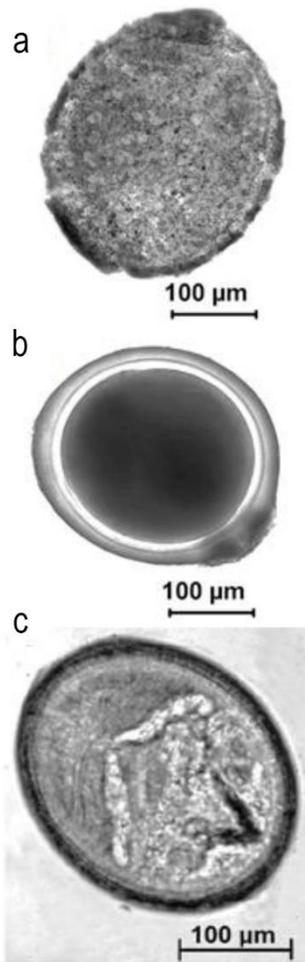
	Las Cruces			Montemar		
	n	$\bar{X} \pm DE$	ABU (%)	n	$\bar{X} \pm DE$	ABU (%)
Anomura						
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	113	7,8 $\pm$ 2,0	47,7	49	8,0 $\pm$ 2,4	28,5
<i>Allopetrolisthes punctatus</i>	31	8,5 $\pm$ 1,7	13,1	3	10,6 $\pm$ 3,0	1,7
<i>Pagurus edwardsii</i>	13	14,1 $\pm$ 2,2*	5,5	20	16,7 $\pm$ 5,9*	11,6
<i>Pagurus gaudichaudii</i>	1	20,5 $\pm$ --*	0,4			
<i>Petrolisthes granulatus</i>				12	8,9 $\pm$ 2,7	6,9
<i>Petrolisthes laevigatus</i>				4	10,9 $\pm$ 5,3	2,3
<i>Petrolisthes tuberculatus</i>	32	10,2 $\pm$ 3,4	13,5	23	8,2 $\pm$ 4,2	13,4
<i>Petrolisthes tuberculatus</i>	10	12,4 $\pm$ 3,6	4,2	16	7,9 $\pm$ 3,8	9,3
<i>Petrolisthes violaceus</i>				32	12,2 $\pm$ 4,0	18,6
Brachyura						
<i>Homalaspis plana</i>	3	29,3 $\pm$ 5,9	1,27	9	19,2 $\pm$ 4,8	5,2
<i>Paraxanthus barbiger</i>	5	21,1 $\pm$ 5,5	2,1	1	36,5 $\pm$ --	0,6
<i>Pisoides edwardsii</i>	5	9,8 $\pm$ 1,1	2,1			
<i>Romaleon polyodon</i>	1	28,5 $\pm$ --	0,4			
<i>Taliepus dentatus</i>	4	29,3 $\pm$ 10,9	1,7	3	21,07 $\pm$ 2,8	1,7
Caridea						
<i>Betaeus emarginatus</i>	1	65,08 $\pm$ -- *	0,4			
<i>Rhynchocinetes typus</i>	18	65,2 $\pm$ 14,5*	7,6			

**Tabla 2.** Abundancia promedio (ABU) y prevalencia (PRE, %) de tres grupos de parásitos (Microphallidae, Opecoelidae y Cystidicolidae), registrados en crustáceos recolectados en Las Cruces y Montemar. Los espacios en blanco indican que la especie hospedadora no estuvo presente.

Hospedador	Las Cruces						Montemar					
	Opecoelidae		Microphallidae		Cystidicolidae		Opecoelidae		Microphallidae		Cystidicolidae	
	ABU	PRE	ABU	PRE	ABU	PRE	ABU	PRE	ABU	PRE	ABU	PRE
<i>Allopetrolisthes angulosus</i>	1,88	63,7	0,95	21,2	0,07	5,31	7,04	87,7	0,16	6,1	0,06	4,1
<i>Allopetrolisthes punctatus</i>	2,61	80,6	0,23	9,7	0	0	5	100	1,33	75,0	0	0
<i>Homalaspis plana</i>												
<i>Paraxanthus barbiger</i>	0	0	5,4	40	0	0						
<i>Petrolisthes granulatus</i>							3,33	50,0	0	0	0,08	8,3
<i>Petrolisthes laevigatus</i>							3,75	75,0	2,25	50,0	0	0
<i>Petrolisthes tuberculatus</i>	9,97	93,8	3,63	46,9	0,06	6,3	10,87	69,6	0,65	26,1	0,04	4,4
<i>Petrolisthes tuberculatus</i>	13,5	100,0	11,7	80,0	0,2	10,0	8,06	81,3	0,56	18,8	0,06	6,3
<i>Petrolisthes violaceus</i>							13,59	96,9	0	0	0	0
<i>Pisoides edwardsii</i>												
<i>Romaleon polyodon</i>												
<i>Taliepus dentatus</i>	0,5	25,0	0	0	0	0	1,33	66,7	0	0	0	0

de los nemátodos larvales fue comparada con cinco especies de nemátodos cisticópidos adultos de peces del intermareal; tres especies de *Similascarophis* y dos de *Ascarophis* (Muñoz *et al.*, 2004; Muñoz & George-Nascimento, 2007). De las siete medidas relativas utilizadas y comparadas, en todas se detectaron diferencias significativas entre las especies de nemátodos

(prueba de Kruskal-Wallis,  $H > 38,19$ ;  $P < 0,001$ ); entre tres y cuatro de estas variables morfológicas (cavidad bucal, posición del anillo nervioso, esófago glandular y ancho corporal), difirieron significativamente entre *Ascarophis draconi*, *Similascarophis chilensis* y *Similascarophis maulensis*, mientras que las variables de los nemátodos larvales no fueron distintas a *Ascarophis*



**Figura 1.** Morfotipos de metacercarias encontradas en crustáceos decápodos intermareales de Chile central. a) metacercaria de Opecoelidae, b-c) metacercarias de Microphallidae.

*carvajali* (prueba *a posteriori*,  $0,055 < P < 1,0$ ) y *Similascarophis* sp. ( $0,25 < P < 1,0$ ). Además, se encontró que las características bucales de algunos ejemplares fueron afines a *Ascarophis* (pseudolabios más robustos con una leve proyección hacia el centro bucal, Fig. 2g) y otros a *Similascarophis* (pseudolabios más largos y sin proyección hacia el centro bucal, Fig. 2h), lo que indica la presencia de más de una especie de nematodo cistidicólido en los crustáceos.

#### Relación entre parásitos y abundancia de hospedadores

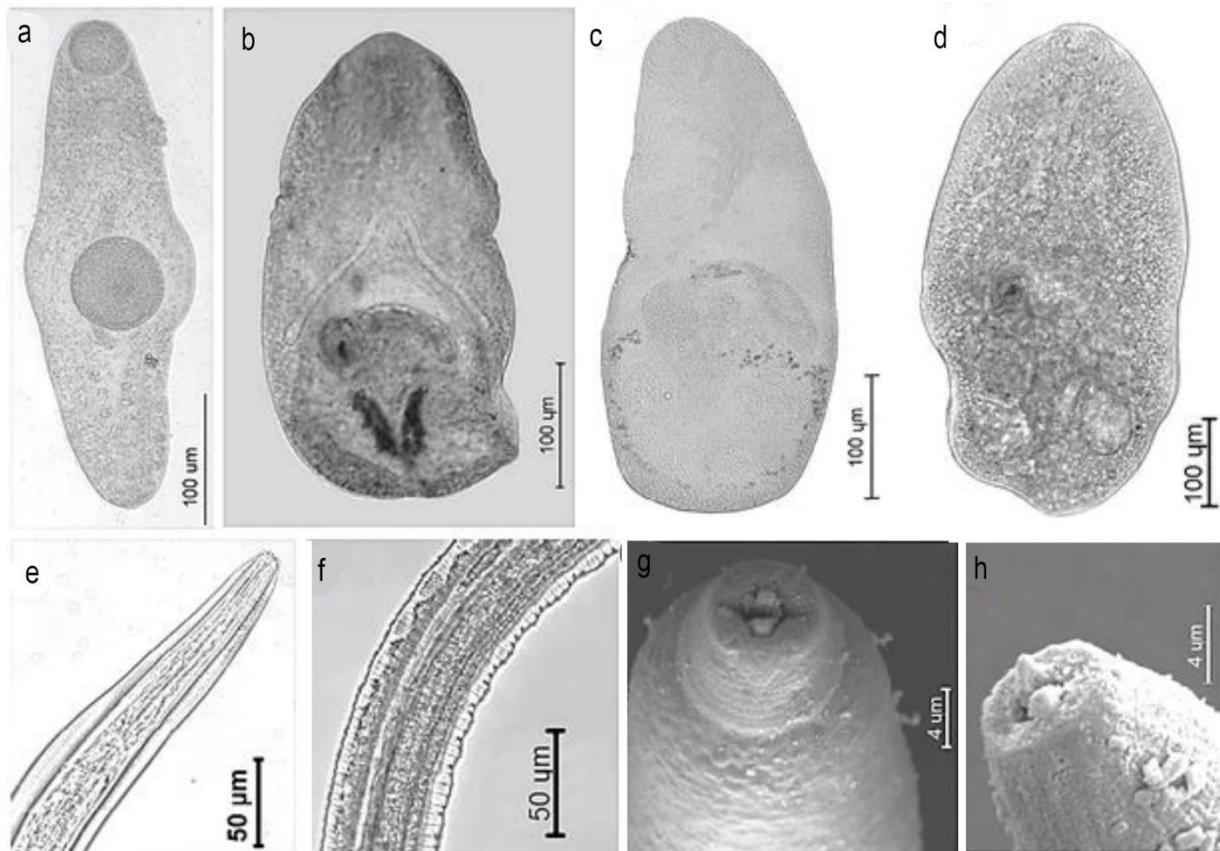
Se encontraron correlaciones entre la abundancia y prevalencia de parásitos de crustáceos, tanto en LC ( $r_s = 0,920$ ;  $P < 0,05$ ) como en MO ( $r_s = 0,891$ ;  $P < 0,05$ ), y por cada taxa parasitario ( $r_s = 0,929$  en Microphallidae,  $r_s = 0,942$  en Opecoelidae y  $r_s = 0,816$  en Cystidicolidae,  $P < 0,05$ ). En general, la prevalencia de parásitos se correlacionó positivamente con la LCT de

los hospedadores, aunque solo en LC y para los taxa parasitarios de Microphallidae y Cystidicolidae, se obtuvo correlaciones significativas (Fig. 3).

Los crustáceos *P. tuberculatus* y *Allopetrolisthes punctatus*, de LC y MO respectivamente, mostraron la mayor prevalencia de metacercarias de Microphallidae, mientras que *P. tuberculatus* y *P. laevigatus* presentaron la mayor abundancia de estos digeneos (Tabla 2). La mayor prevalencia de metacercarias de Opecoelidae se encontraron en *A. punctatus*, *P. tuberculatus* y *P. tuberculatus* de ambas localidades (LC y MO), siendo estas últimas dos especies las que tenían la mayor abundancia (Tabla 2). Los nemátodos se encontraron en tres especies de crustáceos (Tabla 2), todos con baja abundancia, entre 0,05 y 0,12 parásitos/ crustáceo, y máxima prevalencia de 8,3% en *Petrolisthes granulatus*. Las infecciones múltiples ocurrieron en el 18,5% del total de crustáceos. No hubo diferencias en la prevalencia de co-ocurrencia de parásitos entre localidades (Microphallidae-Opecoelidae: *P* exacta de Fisher = 0,393), (Opecoelidae-Cystidicolidae, *P* exacta de Fisher = 1), mientras que la concurrencia de los tres taxa parasitarios se observó sólo en cuatro especímenes de crustáceos.

Las cargas parasitarias entre los crustáceos de LC fueron diferentes a los de MO; la abundancia de metacercarias de Opecoelidae (prueba de Mann-Whitney,  $U = 14.829$ ;  $P < 0,001$ ) y la de Microphallidae ( $U = 17.724$ ;  $P = 0,024$ ; Fig. 4) fue mayor en LC, mientras que la abundancia de nemátodos Cystidicolidae no fue diferente entre localidades ( $U = 0,496$ ;  $P = 0,619$ ). En cuanto a la prevalencia de parásitos, las metacercarias de Microphallidae fueron más prevalentes en LC ( $\chi^2 = 8,38$ ;  $gl = 1$ ,  $P = 0,038$ ), en cambio, las metacercarias de Opecoelidae ( $\chi^2 = 0,83$ ;  $gl = 1$ ;  $P = 0,361$ ) y nemátodos de Cystidicolidae ( $\chi^2 = 0,01$ ;  $gl = 1$ ;  $P = 0,874$ ) tuvieron similares prevalencias entre ambas localidades.

Al comparar las cargas parasitarias de las especies de crustáceos más abundantes y parasitadas (*A. angulosus*, *A. punctatus*, *P. tuberculatus* y *P. tuberculatus*) presentes en LC y MO, se encontró que la prevalencia de Opecoelidae y Microphallidae (analizadas por separado para cada especie de crustáceo), no mostró diferencias significativas entre localidades ( $P > 0,06$  en pruebas de Chi-cuadrado con corrección de Yates o *P* exacta de Fisher). La abundancia de metacercarias de Opecoelidae fue significativamente mayor en *A. angulosus* ( $U = 1.294$ ;  $P < 0,001$ ), y *A. punctatus* ( $U = 20,5$ ;  $P < 0,013$ ) de MO, mientras que la abundancia de metacercarias de Microphallidae fue significativamente mayor en *A. angulosus* de LC ( $U = 2.348$ ;  $P < 0,001$ ). Otra diferencia importante fue que el crustáceo *P. violaceus* solo se encontró en MO con un 96,8% de



**Figura 2.** Digeneos y nemátodos encontrados en crustáceos decápodos intermareales de Chile central. a) embrión libre de una metacercaria de Opecoelidae, b-d) embriones libres de metacercarias de Microphallidae, e) zona apical anterior, f) estriaciones cuticulares, g-h) región cefálica de nemátodos larvales de Cystidicolidae.

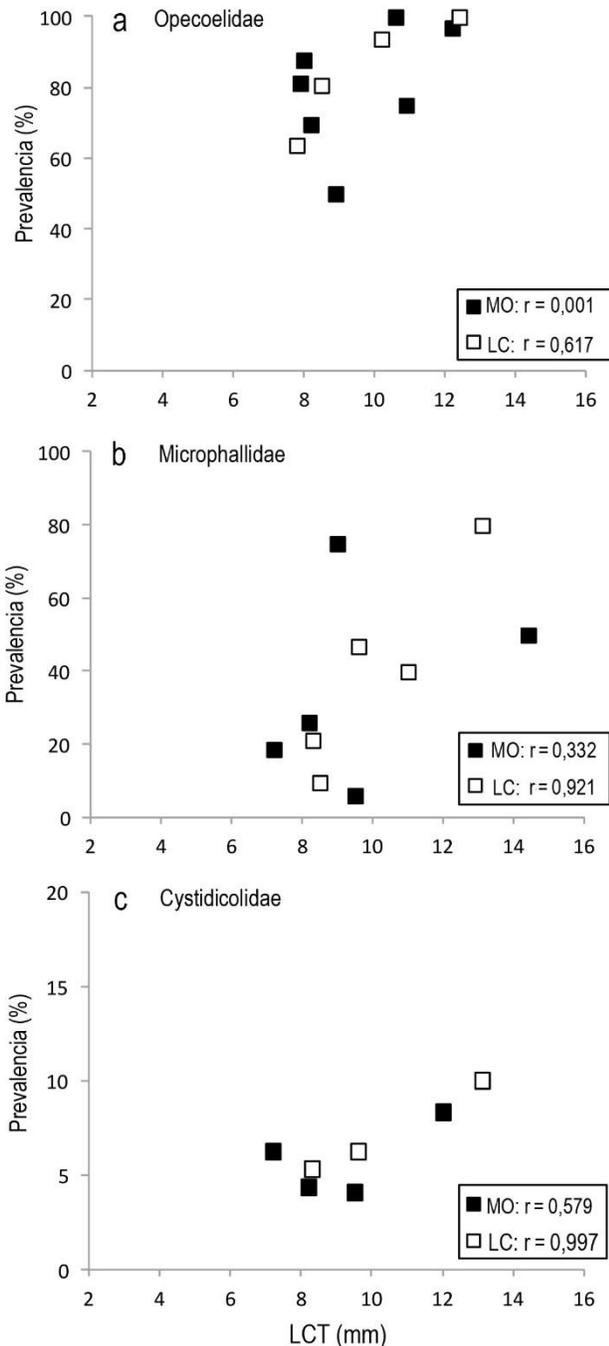
prevalencia y  $13,6 \pm 17,5$  de abundancia promedio (parásitos/crustáceo). Las abundancias de nemátodos Cystidicolidae no fueron comparadas dado al bajo número por especies de crustáceos y por localidad.

La prevalencia y abundancia promedio de cada taxa parasitario no se correlacionó con la abundancia de crustáceos ( $0,098 < r_s < 0,8$ ;  $P > 0,05$ ), excepto la abundancia de metacercarias de Microphallidae que se correlacionó negativamente con la abundancia de crustáceos de MO ( $r_s = -0,90$ ;  $P < 0,05$ ).

La diversidad de peces intermareales fue mayor en LC que en MO, con 10 y 4 especies, respectivamente. En LC, las especies más abundantes fueron *Girella laevifrons*, *Scartichthys viridis* y *Helcogrammoides* spp., mientras que en MO fueron *G. laevifrons* y *S. viridis* (Tabla 3). En cuanto a las aves costeras, se registraron 10 especies en cada localidad, ocho especies fueron comunes entre ellas (Tabla 3). Considerando los tres muestreos y cuatro eventos de conteo de aves (de 15 min cada uno) se registraron 81 avistamientos en total en LC y 241 en MO, lo cual mostró diferencias

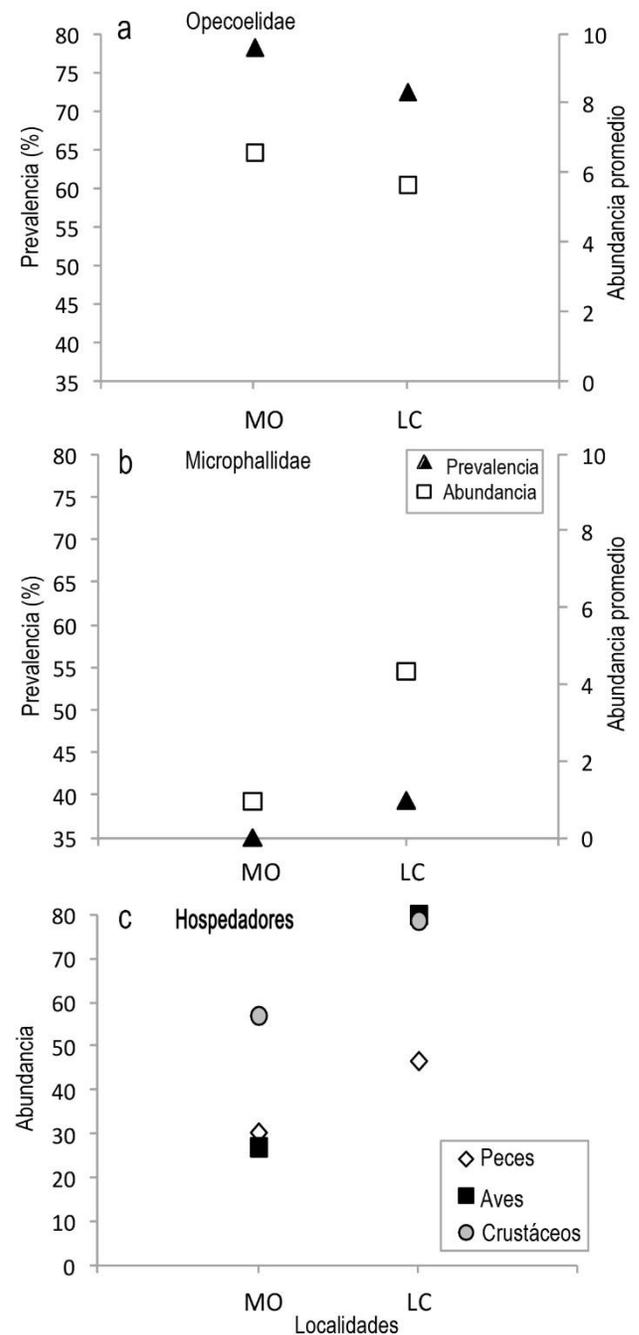
significativas entre localidades ( $\chi^2 = 42,37$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,001$ ). Las aves con mayor abundancia relativa fueron *Larus dominicanus* y *Phalacrocorax brasilianus* (Tabla 3), pero con diferencias en frecuencia notorias entre localidad; 10 avistamientos  $h^{-1}$  para *L. dominicanus* en LC, y 28 y 32 avistamientos  $h^{-1}$  para *L. dominicanus* y *P. brasilianus*, respectivamente, en MO.

No se encontró una asociación entre la abundancia de hospedadores definitivos con la abundancia de parásitos en crustáceos. La frecuencia de peces en pozas intermareales fue mayor en LC ( $\chi^2 = 5,24$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,022$ ), sin embargo, la mayor abundancia y prevalencia de metacercarias de Opecoelidae, que maduran en peces, se obtuvo en MO (Fig. 4a). De igual manera, a pesar que la frecuencia de aves fue significativamente mayor en MO ( $\chi^2 = 42,37$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,001$ ), la mayor prevalencia y abundancia de metacercarias de Microphallidae, que maduran en aves, se observó en crustáceos de LC (Figs. 4b-4c), encontrándose además un mayor número de crustáceos en esta localidad ( $\chi^2 = 5,08$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,029$ , Figs. 4b-4c).



**Figura 3.** Relación entre la prevalencia y la LCT promedio de distintas especies de crustáceos parasitados con alguno de los tres taxa parasitarios. a) Opecoelidae, b) Microphallidae y c) Cystidicolidae, en Las Cruces (LC) y Montemar (MO).  $r$  = coeficiente de correlación de Pearson.

Sin embargo, no se encontró correlación entre la abundancia de metacercarias de Microphallidae con la abundancia de aves, entre los meses de muestreo en ambas localidades (LC:  $P = 0,899$ ; MO:  $P = 0,467$ ).



**Figura 4.** Variación en la abundancia de hospedadores (promedio peces y crustáceos por poza, número de aves observadas por hora) y prevalencia y abundancia promedio de dos taxa de digeneos en respecto a Las Cruces (LC) y Montemar (MO).

Tampoco se encontró correlación entre la abundancia de metacercarias de Opecoelidae y la abundancia de peces intermareales en la localidad de LC ( $P = 0,796$ ); MO no fue considerado ya que los muestreos de peces fueron realizados en meses distintos a los de crustáceos.

**Tabla 3.** Promedio de abundancia numérica (AN)  $\pm$  desviación estándar (DE) y abundancia relativa (AR, %) de peces del intermareal y aves costeras obtenidas en tres muestreos efectuados en Las Cruces y Montemar.

Especies	Las Cruces		Montemar	
	AN $\pm$ DE	AR	AN $\pm$ DE	AR
Peces intermareales				
<i>Girella laevisfrons</i>	8,33 $\pm$ 14,43	17,9	28 $\pm$ 15,13	86,6
<i>Auchenionchus</i> spp.	2,67 $\pm$ 3,06	5,7	0,67 $\pm$ 1,15	2,1
<i>Calliclinus geniguttatus</i>	0,33 $\pm$ 0,58	0,7		
<i>Scartichthys viridis</i>	13,33 $\pm$ 12,58	28,6	2,33 $\pm$ 4,04	7,2
<i>Graus nigra</i>			1,33 $\pm$ 2,31	4,1
<i>Aphos porosus</i>	0,33 $\pm$ 0,58	0,7		
<i>Gobiesox marmoratus</i>	2,67 $\pm$ 4,62	5,7		
<i>Helcogrammoides</i> spp.	13,67 $\pm$ 14,57	29,3		
<i>Hypsoblennius sordidus</i>	0,33 $\pm$ 0,58	0,7		
<i>Ophiogobius jenynsi</i>	3,33 $\pm$ 5,77	7,1		
<i>Myxodes</i> spp.	1,67 $\pm$ 2,89	3,6		
Aves costeras				
<i>Haemotopus palliatus</i>	4,33 $\pm$ 4,04	16,0	0,67 $\pm$ 0,58	0,8
<i>Larus dominicanus</i>	10,33 $\pm$ 3,51	38,3	28,33 $\pm$ 3,06	35,3
<i>Numenius phaeopus</i>	2,67 $\pm$ 2,31	9,9	2,33 $\pm$ 3,21	2,9
<i>Haemotopus ater</i>	0,67 $\pm$ 1,15	2,5	2,5 $\pm$ 3,54	2,1
<i>Pelecanus thagus</i>	0,33 $\pm$ 0,58	1,2	2,33 $\pm$ 3,21	2,9
<i>Leucophaeus modestus</i>	0,67 $\pm$ 1,15	2,5	5,33 $\pm$ 3,79	6,6
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	0,67 $\pm$ 0,58	2,5	32,67 $\pm$ 5,13	40,7
<i>Muscisaxicola maclovianus</i>			2,67 $\pm$ 2,31	3,3
<i>Egretta thula</i>	3,33 $\pm$ 4,16	12,3	3,67 $\pm$ 6,35	4,6
<i>Aphriza virgata</i>	3,67 $\pm$ 4,73	13,6		
<i>Lessonia rufa</i>	0,33 $\pm$ 0,58	1,2		
<i>Cinclodes</i> sp.			0,67 $\pm$ 1,15	0,8

De los peces recolectados en la zona intermareal y que fueron revisados sus parásitos, sólo cinco especies tenían alguno de los taxa parasitarios encontrados en crustáceos (Tabla 4). Los digeneos opecoélidos, estuvieron representados por *Helicometrina* c.f. *nimia*, y se encontraron principalmente en *Calliclinus geniguttatus* y *Auchenionchus microcirrhis*, mientras que Cystidicolidae se encontró en *G. nigra* y *G. laevisfrons* (Tabla 4). De las cuatro especies de aves disectadas, solo la gaviota *L. dominicanus* tenía digeneos Microphallidae en baja abundancia y prevalencia (Tabla 4).

## DISCUSIÓN

Este estudio ha revelado que los crustáceos decápodos del intermareal de Chile central albergan a digeneos (Opecoelidae y Microphallidae) y nemátodos (Cystidicolidae) larvales, lo que indicaría que son hospedadores intermediarios de estos parásitos. La abundancia de parásitos en crustáceos estuvo asociada a cada especie de crustáceo, la LCT y localidad. Sin embargo, se encontró escasa asociación con la

abundancia de sus hospedadores intermediarios y definitivos.

Los crustáceos decápodos pueden acumular parásitos a medida que crecen, es decir a mayor LCT, ya que tanto las metacercarias como las larvas de nemátodos no pueden salir del crustáceo hospedador ni continuar un desarrollo más avanzado y necesariamente requieren de otra especie de hospedador para completar su ciclo de vida. La alta abundancia de parásitos en LC, especialmente de metacercarias, no estuvo relacionada con la abundancia de hospedadores definitivos, por lo tanto podría estar relacionada con la composición de especies de los hospedadores intermediarios primarios, como por ejemplo gasterópodos (Hechinger & Lafferty, 2005; Hansen & Poulin, 2006; Santiago-Bass & Weis, 2008; Levakin *et al.*, 2013). Es posible que en LC exista mayor diversidad de gasterópodos y que a su vez estén más parasitados con digeneos, de este modo habría larvas cercarias parasitando constantemente a los crustáceos. Sin embargo, las condiciones del ambiente tienen un rol importante en la transmisión de cercarias, ya que son dependientes de la

temperatura, luminosidad, salinidad y desecación (e.g., Lowenberger & Rau, 1994; Kumar, 1999; Poulin, 2005; Lei & Poulin, 2011), todas condiciones muy variables en el ambiente intermareal.

En este estudio, no se efectuaron mediciones de temperatura en las pozas intermareales muestreadas, pero se tiene datos tomados en la Estación Meteorológica de Montemar, Bahía de Valparaíso (<http://cienciasdelmar.cl/weather/>), a 400 m de la costa en los primeros 6 m de profundidad. La temperatura en ese lugar varió de 11,64 a 13,32°C entre julio y septiembre de 2013, meses en que se realizó los muestreos de crustáceos. Algunos análisis previos (no mostrados en este estudio), indicaron que las prevalencias de metacercarias son similares entre los meses de muestreo, pero la abundancia de metacercarias de Opecoelidae tienden a aumentar entre julio y septiembre, mientras que las de Microphallidae tienden a disminuir. Estas observaciones se podrían asociar al aumento de temperatura en primavera, que podría afectar positiva o negativamente la liberación de cercarias y por lo tanto, afectar la infección en los crustáceos (Poulin, 2005).

Para determinar la transmisión de parásitos a través de la dieta, desde los hospedadores intermediarios (presas) hacia los definitivos (depredadores), es trascendental que exista un enlace trófico entre ellos. Esto se determinó entre los grupos de hospedadores considerados en este estudio, específicamente en aquellos vertebrados que eran hospedadores definitivos de los tres taxa parasitarios utilizados. Los peces *Auchenionchus* spp. y *Gobiesox marmoratus* son los que consumen un mayor porcentaje de crustáceos decápodos (Muñoz & Ojeda, 1998; Quijada & Cáceres, 2000), y son estos hospedadores los que tienen mayor abundancia o prevalencia de digeneos Opecoelidae (particularmente *Helicometrina* c.f. *nimia*). Los crustáceos decápodos, *P. tuberculosus*, *P. tuberculatus* y *P. violaceus*, forman parte de la dieta de estos peces, y además presentaron las mayores abundancias y prevalencias de metacercarias de Opecoelidae, lo que indica que estos crustáceos serían hospedadores intermediarios para esta familia de digeneos.

En el caso de Microphallidae, es posible que exista cierta especificidad de las cercarias por sus hospedadores intermediarios, dada la relación indirecta entre abundancia de las especies de crustáceos con la carga parasitaria de estas metacercarias. Los crustáceos *P. tuberculosus*, *P. tuberculatus*, *P. laevigatus* y *P. barbiger*, tuvieron la mayor abundancia y prevalencia de metacercarias de Microphallidae, lo que indicaría que actúan como segundos hospedadores intermediarios para esta familia de digeneos. Además, varias especies de crustáceos son depredadas por aves marinas

comunes de la costa de Chile central como la gaviota común *L. dominicanus*, en la cual varias especies de *Petrolisthes* conforman parte de su dieta (Bahamondes & Castilla, 1986). La gaviota común además presenta digeneos Microphallidae (*Maritrema* y *Microphallus*) en estado adulto (Cremonte & Martorelli, 1998; González-Acuña *et al.*, 2009), lo cual también fue corroborado en el presente estudio (Tabla 4). Igualmente, en la costa de Buenos Aires (Argentina) se ha registrado digeneos de la familia Microphallidae en la gaviota cahuil, *Larus maculipennis* (Etchegoin & Martorelli, 1997). Sin embargo, en Chile esta gaviota no presenta registros de digeneos microfálidos, lo que se debería a que los estudios parasitológicos han sido realizados exclusivamente en ambientes dulceacuícolas y estuarinos.

A pesar que estos antecedentes señalan a los crustáceos decápodos como hospedadores intermediarios de digeneos y nemátodos, las prevalencias y abundancias de estos parásitos no estuvieron asociadas a las abundancias de sus hospedadores definitivos (peces y aves). Esto demuestra que altas cargas de parásitos en sus hospedadores intermediarios no implica que estén en lugares con altas abundancias de hospedadores definitivos, especialmente al relacionarlos con hospedadores secundarios (e.g., digeneos en crustáceos). Existen algunos estudios, que han encontrado relaciones significativas entre la abundancia de hospedadores definitivos y la prevalencia o abundancia de parásitos en hospedadores intermediarios (e.g., Fredensborg *et al.*, 2006; Zambrano & George-Nascimento, 2010), pero esto depende del ciclo de vida de los parásitos y de su transmisión. Por ejemplo, las aves que tienen digeneos adultos pueden liberar los huevos del parásito en las heces, en zonas intermareales donde se encuentran los hospedadores intermediarios, es decir gasterópodos que son directamente infectados con larvas miracidios de digeneos que eclosionan de los huevos. En este caso, la abundancia de aves se relacionaría significativamente con la prevalencia de digeneos (estado de esporoquistos) presentes en los gasterópodos (Fredensborg *et al.*, 2006). Otros estudios en cambio, relacionan las abundancias del primer y segundo hospedador intermediario en relación al nivel del parasitismo de digeneos (Hansen & Poulin, 2006), pero solo con uno de los hospedadores suele haber relaciones positivas, mientras que en otros la abundancia o densidad de los hospedadores no se relaciona con las cargas parasitarias. Además, los niveles de parasitismo pueden cambiar en el espacio aun cuando se trate de pocos metros o muchos kilómetros de distancia (Smith, 2001). Lo mismo ocurre en el tiempo, lo que indica que la transmisión de parásitos si bien es dependiente de la presencia de sus hospedadores, estos

**Tabla 4.** Número de especímenes recolectados (n), prevalencia (PRE, %) y abundancia (ABU) promedio de parásitos en hospedadores muestreados en Las Cruces y Montemar, presente estudio y datos de otras fuentes bibliográficas. \* Digeneos registrados, pero sin datos numéricos.

	Las Cruces			Montemar			Otras fuentes			Referencias
	n	PRE	ABU	n	PRE	ABU	n	PRE	ABU	
Opecoelidae en peces										
<i>A. crinitus</i>	3	0	0				26	61,5	3,6	Muñoz & Castro (2012)
<i>A. microcirrhis</i>	5	60	8,8	1	100	5	141	53,2	5,7	Muñoz & Castro (2012)
<i>A. porosus</i>	1	0	0							
<i>C. geniguttatus</i>	1	100	2				7	14,3	0,4	Muñoz & Castro (2012)
<i>G. laevifrons</i>	25	0	0	28	0	0	500	0,2	0,01	Muñoz & Delorme (2011)
<i>G. marmoratus</i>	8	0	0				260	17,7	2,07	Muñoz (2014)
<i>H. chilensis</i>	10	10	0,1				826	0,1	0,01	Muñoz & Delorme (2011)
<i>H. cunninghami</i>	2	0	0							
<i>H. sordidus</i>	1	0	0							
<i>M. viridis</i>	2	0	0							
<i>M. cristatus</i>	3	0	0							
<i>O. jenyntsi</i>	10	0	0							
<i>S. viridis</i>	40	0	0	7	0	0	56	1,4	0,02	Muñoz-Muga & Muñoz (2010)
Cystidicolidae en peces										
<i>G. laevifrons</i>	25	0	0	28	3,6	0,04	40	43	1	Muñoz <i>et al.</i> (2004)
<i>G. nigra</i>				4	25	1,8	23	30	1,1	Muñoz <i>et al.</i> (2004)
<i>B. chilensis</i>							14	86	15	Muñoz <i>et al.</i> (2004)
Microphallidae en aves										
<i>P. thagus</i>				2	0	0				
<i>L. dominicanus</i>				4	25	0,25	90	*	*	González-Acuña <i>et al.</i> (2009)
<i>S. variegata</i>				1	0	0				
<i>P. brasiliensis</i>				1	0	0				

no son el factor principal para el éxito de su transmisión en la zona intermareal de Chile central, sino que dependen de una combinación de múltiples factores; varios de ellos serían factores estocásticos del ambiente y clima. De hecho, el ambiente intermareal se caracteriza por ser muy variable, en cuanto a temperatura, lluvias y oleaje. Más aún, la transmisión de parásitos larvales desde los hospedadores intermediarios a los definitivos es pasiva, a través de la depredación, lo cual también está sujeto al azar.

El espectro trófico del hospedador definitivo también sería un factor relevante para comprender la relación entre lo que come y su carga parasitaria. Por ejemplo, la gaviota *L. dominicanus* depreda sobre una amplia diversidad de presas, como moluscos, crustáceos, peces y otros (Bahamondes & Castilla, 1986), siendo una especie generalista y oportunista (Yorio & Bertellotti, 2002). Al alimentarse de una amplia gama de organismos, la depredación de crustáceos dependerá de la abundancia de estos con respecto a otros ítems dietarios y de la facilidad de capturarlos. Por lo tanto, la posibilidad de depredar sobre una presa parasitada disminuye si hay mayor variedad de alimento, lo cual disminuiría la transmisión de sus parásitos a hospedadores definitivos. Conse-

cientemente, si bien *L. dominicanus* es uno de los hospedadores definitivos de Microphallidae, la infección de parásitos no necesariamente se relaciona con la abundancia de sus hospedadores definitivos.

En suma, las especies de crustáceos decápodos del intermareal rocoso de Chile central albergan endoparásitos; digeneos de la familia Opecoelidae y Microphallidae, y nemátodos de la familia Cystidicolidae. Sus hospedadores definitivos son vertebrados, peces y aves, que habitan comúnmente la zona del intermareal. A pesar que es lógico pensar que existe una relación entre las abundancias de sus hospedadores definitivos con la abundancia de hospedadores intermediarios y sus cargas parasitarias, tales relaciones no fueron evidenciadas en este estudio. Es decir, la transmisión de parásitos está regulada por numerosos factores abióticos, por lo tanto encontrar los factores determinantes implica enfocarse en las características del hábitat o cambios del clima. Futuras investigaciones podrían dirigirse a determinar los ciclos de vida de cada uno de los taxa parasitarios registrados en el presente estudio, lo cual resulta esencial para entender la dinámica de transmisión de parásitos en un ambiente tan dinámico y variado como es el intermareal rocoso.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece el financiamiento del proyecto FONDECYT REGULAR 1130304 adjudicado por MG-N.

## REFERENCIAS

- Araya, B.M. & G. Millie. 1998. Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria, Santiago de Chile, 410 pp.
- Bahamondes, I. & J.C. Castilla. 1986. Predation of marine invertebrates by the kelp gull *Larus dominicanus* in an undisturbed intertidal rocky shore of central Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 59: 65-72.
- Cremonte, S.R. & B.L. Martorelli. 1998. Description of a new species of *Maritrema* (Digenea: Microphallidae) from *Larus dominicanus* (Aves: Laridae) in Buenos Aires coast, Argentina. *Folia Parasit.*, 45: 230-232.
- Cribb, T.H. 2005a. Digenea (endoparasitic flukes). In: R. Klaus (ed.). *Marine parasitology*. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 76-86.
- Cribb, T.H. 2005b. Family Opecoelidae. In: A. Jones, R.A. Bray & D.I. Gibson (eds.). *Keys to the Trematoda*. CABI Publishing, London, pp. 443-532.
- Deblock, S. 2008. Family Microphallidae Ward, 1901. In: R.A. Bray, D.I. Gibson & A. Jones (eds.). *Keys to the Trematoda*. CABI Publishing, London, pp. 451-492.
- Etchegoin, J.A. & S.R. Martorelli. 1997. Description of a new species of *Maritrema* (Digenea: Microphallidae) from Mar Chiquita Coastal Lagoon (Buenos Aires, Argentina) with notes on its life cycle. *J. Parasitol.*, 83(4): 709-713.
- Fredensborg, B.L., K.N. Mouritsen & R. Poulin. 2006. Relating bird host distribution and spatial heterogeneity in trematode infections in an intertidal snail from small to large scale. *Mar. Biol.*, 149: 275-283.
- González-Acuña, D., F. Cerda, J. López, R. Ortega, C. Mathieu & M. Kinsella. 2009. Checklist of the helminths of the kelp gull, *Larus dominicanus* (Aves: Laridae), with new records from Chile. *Zootaxa*, 2297: 27-43.
- Hansen, E.K. & R. Poulin. 2006. Spatial covariation between infection levels and intermediate host densities in two trematode species. *J. Helminthol.*, 80: 255-259.
- Hechinger, R.F. & K.D. Lafferty. 2005. Host diversity begets parasite diversity: bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts. *Proc. Biol. Sci.*, 272: 1059-1066.
- Hinojosa-Sáez, A. & D. González-Acuña. 2005. Estado actual del conocimiento de helmintos en aves silvestres de Chile. *Gayana*, 69(2): 241-253.
- Jaramillo, A. 2005. *Aves de Chile*. Lynx Ediciones, Barcelona, 240 pp.
- Kumar, V. 1999. *Trematode infections and diseases of man and animals*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 356 pp.
- Latham, A.D.M. & R. Poulin. 2003. Spatio-temporal heterogeneity in recruitment of larval parasites to shore crab intermediate hosts: the influence of shorebird definitive hosts. *Can. J. Zool.*, 81: 1282-1291.
- Lei, F. & R. Poulin. 2011. Effects of salinity of multiplication and transmission of an intertidal trematode parasite. *Mar. Biol.*, 15: 995-1003.
- Levakin, I.A., K.E. Nikolaev & K.V. Galaktionov. 2013. Long-term variation in trematode (Trematoda, Digenea) component communities associated with intertidal gastropods is linked to abundance of final hosts. *Hydrobiologia*, 706: 103-118.
- Lowenberger, C.A. & M.E. Rau. 1994. *Plagiorchis elegans*: emergence, longevity and infectivity of cercariae, and host behavioral modifications during cercarial emergence. *Parasitology*, 109: 65-72.
- Martorelli, S.R., G.T. Navone & V. Ivanov. 2000. Proposed life cycle of *Ascarophis marina* (Nematoda: Cystidicolidae) in Argentine waters. *J. Parasitol.*, 86(5): 1047-1050.
- Marcogliese, D.J. 1995. The role of the zooplankton in the transmission of helminth parasites to fish. *Rev. Fish. Biol. Fisher.*, 5(3): 336-371.
- Mouritsen, K.N. & R. Poulin. 2002. Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. *Parasitology*, 124(7): 101-117.
- Muñoz, G. 2005. Metacercarias de la familia Microphallidae (Trematoda: Digenea) en el anfípodo *Hyale grandicornis* en la costa de Maule, Chile central. *Parasitol. Latinoam.*, 60: 165-169.
- Muñoz, G. 2010. A new species of *Pseudodelphis* (Dracunculoidea: Guyanemidae) in the intertidal fish *Scartichthys viridis* (Blenniidae) from central Chile. *J. Parasitol.*, 96(1): 152-156.
- Muñoz, G. 2014. Parasites communities in the clingfish *Gobiesox marmoratus* from central Chile. *Acta Parasitol.*, 59(1): 108-114.
- Muñoz, G. & R. Castro. 2012. Comunidades de parásitos eumetazoos de peces labrisómidos de Chile central. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 47(3): 565-571.
- 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. & N. Delorme. 2011. Variaciones temporales de las comunidades de parásitos en peces intermareales de Chile central: hospedadores residentes vs temporales. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 46(3): 313-327.
- Muñoz, G. & M. George-Nascimento. 2007. Two new species of *Ascarophis* (Nematoda: Cystidicolidae) in marine fishes from Chile. *J. Parasitol.*, 93(5): 1178-1188.
- Muñoz, A.A. & F.P. Ojeda. 1998. Guild structure of carnivorous intertidal fishes of the Chilean coast: implications of ontogenetic dietary shifts. *Oecologia*, 114(4): 563-573.
- Muñoz, G. & V. Olmos. 2008. Revisión bibliográfica de especies endoparásitas y hospedadoras de sistemas acuáticos de Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 43(2): 173-245.
- Muñoz, G., M.T. González & M. George-Nascimento. 2004. *Similascarophis* gen. spp. (Nematoda: Cystidicolidae) parasitizing marine fishes off the Chilean coast. *J. Parasitol.*, 90(4): 823-834.
- Muñoz, G., V. Valdebenito & M. George-Nascimento. 2002. La dieta y la fauna de parásitos metazoos del torito *Bovichthys chilensis* Reagan, 1914 (Pisces: Bovichthyidae) en la costa de Chile centro-sur: variaciones geográficas y ontogenéticas. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 75: 661-671.
- Oliva, M.E., I. Barrios, S. Thatje & J. Laudien. 2008. Changes in prevalence and intensity of infection of *Profilicollis altmani* (Perry, 1942) cystacanth (Acanthocephala) parasitizing the mole crab *Emerita analoga* (Stimpson, 1857): an El Niño cascade effect? *Helgoland Mar. Res.*, 62: 57-62.
- Olsen, O.W. 1974. Animal parasites: their life cycles and ecology. Dover Publications, New York, 346 pp.
- Poulin, R. 2005. Global warming and temperature-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites. *Parasitology*, 132: 143-151.
- Quijada, P.A. & C.W. Cáceres. 2000. Patrones de abundancia, composición trófica y distribución espacial del ensamble de peces intermareales de la zona centro-sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 73(4): 739-747.
- Retamal, M.A. 1981. Catálogo ilustrado de los crustáceos decápodos de Chile. *Gayana Zool.*, 44: 1-110.
- Rhode, K. 2005. Definitions, adaptations to a parasitic way of life. In: K. Rhode (ed.). *Marine parasitology*. CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 1-6.
- Saldanha, I., T.L.F. Leung & R. Poulin. 2009. Causes of intraspecific variation in body size among trematode metacercariae. *J. Helminthol.*, 83: 289-293.
- Santiago-Bass, C. & J.S. Weis. 2008. Increased abundance of snails and trematode parasites of *Fundulus heteroclitus* (L.) in restored New Jersey wetlands. *Wetlands Ecol. Manage.*, 16: 173-182.
- Smith, N.F. 2001. Spatial heterogeneity in recruitment of larval trematodes to snail intermediate hosts. *Oecologia*, 127: 115-122.
- Smith, N.F. 2007. Associations between shorebird abundance and parasites in the sand crab, *Emerita analoga*, along the California coast. *J. Parasitol.*, 93(2): 265-273.
- Viviani, C.A. 1969. Los Porcellanidae (Crustacea Anomura) chilenos: distribución geográfica, y algunas observaciones biocenóticas sobre los porcelánidos en la bahía de Mehuín. *Stud. Neotrop. Fauna.*, 6(1): 40-56.
- Yorio, P. & M. Bertellotti. 2002. Espectro trófico de la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*) en tres áreas protegidas de Chubut, Argentina. *Hornero*, 17(2): 91-95.
- Zambrano, D. & M. George-Nascimento. 2010. El parasitismo por *Profilicollis bullocki* (Acanthocephala: Polymorphidae) en *Emerita analoga* (Anomura: Hippidae) según condiciones contrastantes de abundancia de hospedadores definitivos en Chile. *Rev. Biol. Mar.*, 45(2): 277-283.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey, 663 pp.
- Zúñiga, O. 2002. *Crustáceos. Guía de biodiversidad N°2. Macrofauna y algas marinas*. Centro Regional de Estudios y Educación Ambiental, Antofagasta, 76 pp.

Received: 27 October 2014; Accepted: 17 June 2015