

## COMUNIDADES DE PARASITOS EN ROEDORES: UNA COMPARACION ENTRE OCTODONTIDOS Y CRICETIDOS

PEDRO E. CATTAN\*, HERMAN NÚÑEZ\*\* y JOSÉ YÁÑEZ\*\*

\*Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile; Casilla 2 Correo 15, Santiago. Chile.

\*\*Sección Zoología, Museo Nacional de Historia Natural. Casilla 787, Santiago. Chile

### RESUMEN

Para someter a prueba la hipótesis que el parentesco entre hospederos de una misma familia genera estructuras comunitarias de parásitos diferenciables (tanto en características numéricas como en composición de especies) de las de otra familia del mismo orden, con la cual comparten numerosos hábitats, se estudiaron comparativamente las helmintofaunas de representantes de octodóntidos y cricétidos frecuentes en la zona central de Chile. Se encontraron diferencias entre algunas magnitudes de las helmintofaunas de los hospederos de ambas familias. La prevalencia, la diversidad y el promedio de especies parásitas por individuo, fueron mayores en octodóntidos, lo que no ocurrió con la abundancia media de parásitos y la replicabilidad media (predictibilidad) de las infracomunidades. También los octodóntidos mostraron una asociación positiva y significativa entre el peso individual y la abundancia media de parásitos ( $r = 0,52$   $P < 0,001$ ). El análisis discriminante dentro de cada familia, utilizando las especies de helmintos como variables, tuvo valor predictivo para octodóntidos, pero no para cricétidos. Los resultados permiten concluir que: 1) para ambas familias existen comunidades distintas en composición y características cuantitativas de parásitos y 2) que las comunidades de ambas caen dentro de las denominadas "comunidades aislacionistas", esto es, con elementos de baja capacidad colonizadora, con baja representación numérica y baja probabilidad de interacciones interespecíficas.

---

Palabras claves: Helmintofaunas, Roedores, Similitud, Octodontidae, Cricetidae, Chile Central.

### ABSTRACT

Hosts that belong to the same family generate a parasite community structure which is differentiable from parasite assemblages that belong to another family in the same Order occurring sympatrically in several habitats. To test this hypothesis, were comparatively studied the helminthfaunas of both, Octodontid and Cricetid rodents,

often found in central Chile. Differences among the magnitudes of the helminthfaunas of both families were found. The prevalence of parasited individual diversity and average number of parasite species by host were bigger in Octodontids. The average abundance of parasites per individual and the predictability of each infracommunity were not different between both families. Also, Octodontids have shown a positive and significant association between individual weight and the average parasite burden ( $r = 0.52$ ;  $P < 0.001$ ). The discriminant analysis for each family, using the helminth species as variables, was predictive for Octodontids only. Results allow to conclude that 1) in both families exist different communities of parasites and 2) both can be considered as isolationist communities.

Keywords: Helminth fauna, Rodents, Similarity, Octodontidae, Cricetidae, Central Chile.

## INTRODUCCION

Se reconoce una jerarquía de tres niveles en los ensambles de parásitos. En el nivel menos inclusivo, se denomina infracomunidad al conjunto de parásitos dentro de un individuo hospedero. El segundo nivel de comunidad componente corresponde al conjunto de infracomunidades de una población del hospedero. El último nivel de mayor inclusividad es la comunidad compuesta y abarca a todas las formas parásitas dentro de un ecosistema (Root, 1967; Holmes & Price, 1986). En este marco, diversos estudios se han realizado para determinar los mecanismos y procesos que generan los patrones de asociación en cada nivel. En relación con estos mecanismos, las interacciones de competencia han sido propuestas como factor de mayor importancia en la estructuración de la riqueza de los ensambles parasitarios en la infracomunidad (Holmes, 1973; Stock & Holmes, 1988). Alternativamente, Brooks (1980) ha propuesto que la causa de las actuales composiciones comunitarias sería la coevolución de las filogenias de hospedero y parásitos. Con estas consideraciones, se ha querido examinar comparativamente las helmintofaunas de octodóntidos y cricétidos con el fin de determinar la existencia de distintos patrones de composición, riqueza y abundancia parasitaria de sus comunidades.

Octodontidae y Cricetidae son dos familias de historia evolutiva muy distinta en Sudamérica. La primera tiene una permanencia de 35 millones de años, mientras que Cricetidae no supera los 3,5 millones de años (Webb & Marshall, 1982; Contreras *et al.*, 1987). Ambas han utilizado hábitats en forma simultánea, en parte de sus respectivos rangos de distribución y por lo tanto ha existido una alta probabilidad de compartir parásitos. Sin embargo, si la hipótesis de coespeciación es correcta, ambas familias deberían presentar helmintofaunas con fuertes similitudes dentro de cada una y netamente separadas entre ellas. Por otra parte, los patrones de uso diferencial del hábitat deberían ser suficientes para encontrar además una expresión distinta de los valores de magnitud para cada ensamble parasitario a nivel de familia. La pregunta central de este trabajo es: dada la actual historia común de estos roedores en Sudamérica, ¿es posible que sus helmintofaunas presenten segregación absoluta, comportándose como verdaderas islas biológicas?. Por otra parte, si la presión del ambiente ha sido similar en los hábitats donde son sintópicos, ¿existirá similitud entre los valores de abundancias parasitarias y diversidad de estas helmintofaunas?

## MATERIAL Y METODO

Se recolectaron especímenes de cuatro especies de roedores: *Octodon degus* (74) y *Spalacopus cyanus* (31) de la familia Octodontidae y *Akodon longipilis* (30) y *Akodon olivaceus* (21) de la familia Cricetidae. Los muestreos se realizaron estacionalmente en tres localidades de Chile central entre mayo de 1989 y diciembre de 1990. Los tres lugares corresponden a: 1) Parque Nacional Fray Jorge, en la costa de la IV Región, 2) Reserva Nacional Las Chinchillas, 12 km al interior de Illapel, IV Región, y 3) Reserva Forestal Peñuelas, 30 km al sudeste de Valparaíso, V Región.

La captura de especímenes se realizó utilizando trampas Sherman, instalando en promedio 500 trampas-noche en cada oportunidad, situándolas en huellas de roedores o accesos de madrigueras. Los parásitos se recolectaron con técnicas clásicas, empleando sistemas de filtración de comprobada eficiencia (Tagle 1965, 1966). La revisión se realizó bajo microscopio binocular estereoscópico (8 o 16x). El intestino delgado se dividió en trozos iguales los que fueron escindidos a lo largo, examinándose el contenido y la mucosa bajo la lupa estereoscópica. Los helmintos se fijaron en AFA (alcohol, formalina, ácido acético en proporciones de 85:10:5) o formalina caliente al 5% por 24 h para ser guardados posteriormente en alcohol de 70°. Para la determinación, los nemátodos fueron diafanizados en lactofenol. Algunos ejemplares de cestodos fueron teñidos en carmín de Semichon y montados en bálsamo del Canadá. Todas las observaciones se realizaron en un microscopio Leitz Orthoplan con objetivos de 10x, 25x y 40x y oculares de 12,5x. Para la determinación genérica de nemátodos se consultaron principalmente las claves de Anderson *et al.* (1989). Para la determinación específica de nemátodos de octodóntidos a Babero y Cattán (1975, 1980), Babero *et al.* (1976a, 1976b) y Quentin (1975). Se consultó a Quentin (1973) y Quentin *et al.* (1979) para los oxyuros, a Babero y Murúa (1987, 1990) para tricocéfalos descritos en Chile y a Durette-Desset *et al.* (1976) para algunos nemátodos de *Akodon* spp. El tratado de Yamaguti (1959) se utilizó para determinar cestodos en general.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con procedimientos no-paramétricos (Siegel y Castellan, 1988), utilizando las dos especies representantes de cada familia, en conjunto. La magnitud del parasitismo se estimó con valores de prevalencia y abundancia parasitaria. Prevalencia corresponde a una fracción o porcentaje de hospederos parasitados y abundancia al número promedio de parásitos por individuo hospedero examinado (Margolis *et al.*, 1982). Para la evaluación de diferencias entre prevalencias se utilizó la prueba de Chi cuadrado. Las diferencias entre abundancias parasitarias se detectaron con una prueba de Kruskal-Wallis (Sokal y Rohlf, 1981). Se transformaron los valores de abundancia a  $\ln(x + 1)$  para correlacionarlos con el peso individual de cada hospedero. La complejidad de las infracomunidades se estimó primero, calculando valores de diversidad con el coeficiente de Brouillín (Pielou, 1969), puesto que con el método de recolección empleado existe la presunción de haber colectado todos los ejemplares parásitos presentes. En segundo término, se calcularon valores de replicabilidad, definida como una proporción entre el número de taxa parasitarios en cada hospedero y el total de taxa encontrados en la comunidad componente. Para probar la existencia de asociaciones, se buscó la evidencia para comprobar la existencia de especies centrales y satélites, según la hipótesis de Hanski (1982). Así, se buscó distribución bimodal de las prevalencias de las especies parásitas y se comprobó si había correlación significativa entre estas prevalencias y las respectivas abundancias, por medio del coeficiente de rangos de Kendall (Hanski, 1982). Con el fin de comprobar si las agrupaciones de parásitos permitían diferenciar dentro de octodóntidos y cricétidos, se realizó un análisis discriminante para cada familia (Manly, 1986) que incluyó todas las infracomunidades encontradas, tomando a los helmintos como variables. La nomenclatura poblacional del parasitismo se ajustó a las recomendaciones de Margolis *et*

al. (1982), la que por extensión se utilizó también para la comunitaria.

En el presente trabajo se usarán las denominaciones de "roedores" y "helmintos" para referirse a especies y "ratones" y "vermes" para individuos.

## RESULTADOS

### 1. Descripción de las helmintofaunas

La helmintofauna de octodóntidos estuvo compuesta de siete especies y la de cricétidos por seis helmintos, destacando dos especies en los octodóntidos, *Graphidioides taglei* y *Longistriata degusi*, por su mayor abundancia (Cuadro 1). Las magnitudes de estos ensambles de parásitos fueron diferentes entre las familias. La prevalencia de parasitados, la diversidad media y el promedio de especies parásitas por individuo, fueron significativamente mayores en los octodóntidos. Los valores de abundancia y replicabilidad de las infracomunidades como los de diversidad no mostraron diferencias entre familias (Cuadro 2). Al relacionar el peso corporal con la abundancia media de parásitos, nuevamente los octodóntidos presentaron una asociación positiva y significativa ( $rs = 0,52$ ;  $P < 0,001$ ).

CUADRO 1

Especies parásitas y sus magnitudes de dos familias de roedores de Chile central.

	N	Abun- dancia	Máximo vermes ind	Loca- lidad	Huésped
Nematoda					
<i>Graphidioides taglei</i>	839	10,7	192	P	ODE
<i>Graphidioides yanezi</i>	125	0,72	22	P	ODE/SCY
<i>Gongylonema</i> sp.	18	0,60	10	FJ	ALO
<i>Heligmosomoides</i> sp.	5	0,16	4	P	ALO
<i>Heteroxynema chiliensis</i>	76	1,02	14	P-A-FJ	ODE
<i>Longistriata degusi</i>	735	9,9	198	P	ODE
<i>Octodonthoxys gigantea</i>	139	1,86	30	A-FJ	ODE/SCY
<i>Protospirura</i> sp	114	3,80	85	P-A-FJ	ALO/AOL
<i>Pterogodermatites</i> sp	12	0,15	5	P	AOL
<i>Syphacia</i> sp	140	2,74	76	P-A-FJ	ALO/AOL
<i>Trichuris bradleyi</i>	8	0,10	4	A-FJ	ODE
Cestoda					
<i>Aprostotandrya octodonensis</i>	5	0,07	2	P-A-FJ	ODE
<i>Hymenolepis</i> sp.B	10	0,33	8	A-FJ	ALO/AOL

N = total recolectado; P = Peñuelas; A = Aucó; FJ = Fray Jorge; ODE = *O. degus*; SCY = *S. cyanus*; ALO = *A. longipilis*; AOL = *A. olivaceus*.

## 2. Asociaciones de helmintos

En primer término, no se observó especies parásitas compartidas por ambas familias. Dentro de cada una, el grado de compartición de parásitos fue diferente. En octodóntidos, *O. degus* y *S. cyanus* compartieron a *G. taglei* con frecuencia y a *O. gigantea* quien apareció en sólo un espécimen de *S. cyanus*. Los *Akodon* compartieron frecuentemente tres de sus seis helmintos (Cuadro 1). Al buscar asociaciones entre helmintos en ambas familias, que permitieran establecer la existencia de grupos de especies centrales y satélites, no se observó en ninguna de las dos helmintofaunas una distribución bimodal de las frecuencias de sus parásitos (Figura 1). La correlación de rangos de Kendall entre las prevalencias de los parásitos y sus abundancias no fue significativa para octodóntidos ( $\tau = 0,29$ ;  $P = 0,22$ ;  $n = 105$ ), pero sí para cricétidos ( $\tau = 0,80$ ;  $P < 0,05$ ;  $n = 51$ ). El análisis discriminante sobre todas las infracomunidades de octodóntidos utilizando a los helmintos como variables, fue significativo ( $\Lambda = 0,809$ ;  $P < 0,001$ ), y asignó correctamente el 96% de las infracomunidades de *O. degus* a su grupo, a diferencia de lo ocurrido con *S. cyanus* donde la predicción falló (Cuadro 3). El mismo análisis entre los *Akodon* demostró que la superposición de especies parásitas, impide discriminar significativamente las especies de roedores dentro del género (Cuadro 4).

CUADRO 2

Comparación de magnitudes entre helmintofaunas de Octodontidae y Cricetidae

Familia	Octodontidae N = 105	Cricetidae N = 51	P
Prevalencia	72 (68%)	27 (53%)	= 0,05*
Abundancia media $\pm$ (DE)	18,3 (51)	6,3 (170)	= 0,06**
Replicabilidad	0,22 (0,10)	0,22 (0,09)	= 0,18**
Diversidad	0,268 (0,36)	0,06 (0,18)	= 0,0004**
$\bar{X}$ de spp/ratón	1,14 (0,93)	0,72 (0,80)	= 0,008**
Máximo de spp/ratón	4	3	
N de helmintos	7	6	
Rango/ratón	321	89	

\* = Chi cuadrado; \*\* = prueba de Kruskal-Wallis.

## DISCUSION

¿Fue importante la afinidad taxonómica entre hospederos para diferenciar en alguna medida las comunidades de cricétidos con las de octodóntidos?. Freeland (1983) y Toft (1986), entre otros, han resaltado la importancia de la especificidad de hospedero como elemento estructurador de ensambles comunitarios de parásitos. Al respecto, Brooks (1979)

## CUADRO 3

Análisis discriminante entre 105 infracomunidades de octodóntidos utilizando sus helmintos como variables

Grupo real	N	Predicciones N, (%)		
		<i>O. degus</i>		<i>S. cyanus</i>
<i>O. degus</i>	74	71 (96,43)		3 ( 3,57)
<i>S. cyanus</i>	31	17 (54,55)		14 (45,45)
lambda		chi cuadrado	g.l.	P
0,809		23,86	05	< 0,001

## CUADRO 4

Análisis discriminante entre 51 infracomunidades de cricétidos utilizando sus helmintos como variables

Grupo real	N	Predicciones N, (%)		
		<i>A. olivaceus</i>		<i>A. longipilis</i>
<i>A. olivaceus</i>	21	15 (71,43)		6 (28,57)
<i>A. longipilis</i>	30	17 (55,17)		13 (44,83)
lambda		chi cuadrado	g.l.	P
0,899		4,8	0,5	0,43

diferencia la co-evolución entre co-acomodación y co-especiación. El primer término se refiere a la adaptación mutua entre una especie parásita y su(s) hospedero(s) a través del tiempo e incluye parámetros tales como patogenicidad, especificidad de hospedero y sincronización de ciclos de vida. En el sentido ecológico, que un parásito sea generalista (muchos hospederos) o especialista (uno o pocos hospederos), depende de su co-acomodación. La co-especiación se refiere a la cladogénesis de un parásito ancestral como resultado de, o concomitante con, la cladogénesis del hospedero (Brooks, 1980). La falta de estudios cladogénicos de los helmintos de roedores chilenos y más aún, las pocas especies clasificadas, son hechos que imposibilitan una definición clara sobre este particular.

De la comparación resalta el no encontrar especies compartidas por ambas familias.

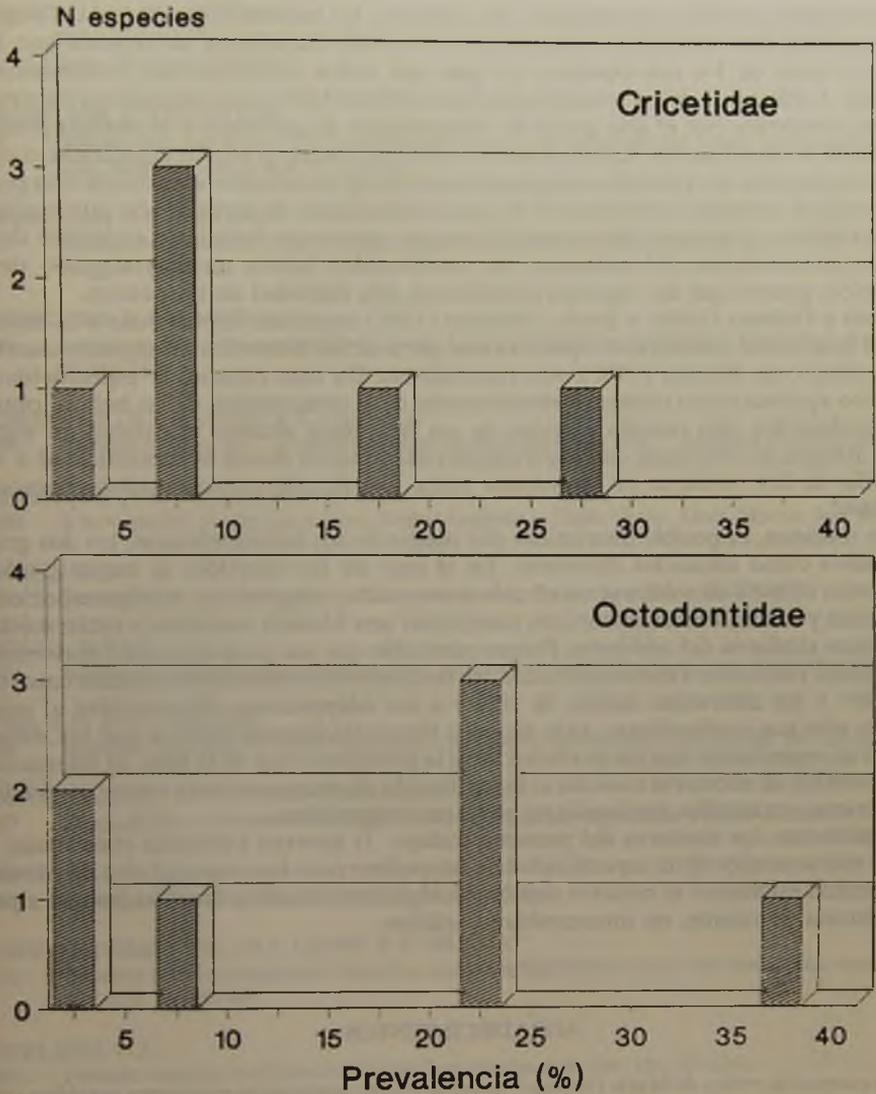


Fig. 1. Prevalencias de helmintos intestinales en dos familias de roedores de Chile central.

Dentro de cada familia, el grado de sobreposición en octodóntidos fue bajo: *O. degus* y *S. cyanus* comparten sólo un helminto en forma clara. La aparición de un oxyuro del degu en un ejemplar de *S. cyanus* en Fray Jorge tiene más bien un carácter de ocasional por ser el único caso. Por el contrario, llaman la atención los cricétidos, quienes aparecieron compartiendo frecuentemente, tres de sus seis helmintos. Como se aprecia al comparar los Cuadros 3 y 4, el análisis discriminante asignó muy bien a los *O. degus* dentro de su propio grupo no ocurriendo lo mismo con *S. cyanus* debido probablemente a que este roedor presenta

sólo una especie parásita característica. En este caso, los hábitos alimentarios del segundo roedor (principalmente bulbos subterráneos y raíces), impedirían su captura por otros vermes propios de los octodóntidos, ya que casi todos necesitan una transmisión vía alimentos. A diferencia de los octodóntidos, los cricétidos fueron mal asignados a sus propias especies justamente por el alto grado de compartición de parásitos y el análisis presentó una función no significativa. Aparentemente existe un menor grado de especificidad en los helmintos parásitos de cricétidos comparativamente con los octodóntidos donde ésta parece ser el principal elemento estructurador de esas comunidades de parásitos. Se puede afirmar que en cricétidos la transmisión cruzada de mayor número de helmintos es indicio de una mayor co-acomodación. Al contrario, en octodóntidos habría un mayor grado de co-especiación, puesto que las especies presentaron alta fidelidad de hospedero.

Bush y Holmes (1986) y Stock y Holmes (1987) conceden importancia a la especificidad de hospedero, encontrando que la mayor parte de las denominadas especies centrales en el concepto de Hanski (1982), son especialistas. En este estudio, la especificidad de hospedero aparece como elemento estructurador de la composición de las helmintofaunas para octodóntidos aún cuando ninguno de sus helmintos alcanzó la calidad de especie central. Resalta la diferencia con los cricétidos examinados donde la especificidad a nivel de familia de los roedores no demuestra tener una función estructuradora para estos ensambles.

En resumen, es posible discriminar por medio de sus helmintofaunas, los dos grupos de roedores como entidades diferentes. En el caso de los cricétidos el mayor grado de intercambio de parásitos debe ser atribuido a su carácter congénico. Ambas especies son simpátridas y muchas veces sintópicas, comparten una historia evolutiva y están sujetas a condiciones similares del ambiente. Parece razonable que sus parásitos estén mayormente compartidos. En cuanto a los octodóntidos, los resultados demuestran diferencias entre ellos atribuibles a sus diferentes modos de vida y a sus adaptaciones diferenciales al medio. También sólo son confamiliares. Más alejados filogenéticamente entre sí que los *Akodon*, la mayor co-especiación con sus parásitos sería la principal causa de la falta de intercambio. En este sentido es necesario considerar la realización de comparaciones entre octodóntidos congénicos y cricétidos confamiliares pero no congénicos.

Finalmente, los roedores del presente trabajo, 1) aportan evidencia consistente con el papel estructurador de la especificidad de hospedero para las comunidades de parásitos y 2) permiten establecer el carácter de islas biológicas para ambas familias las que a pesar de su historia en común, no intercambian parásitos.

#### AGRADECIMIENTOS

La corrección crítica de Mario George-Nascimento y sus sugerencias mejoraron notablemente el manuscrito final. El trabajo se financió con fondos del proyecto FONDECYT 0797/89.

#### REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ANDERSON, R.C., A.G. CHABAUD & J. WILLMOTT  
1989 CIH keys to the nematode parasites of vertebrates N° 1 - 10 CAB International Institute of Parasitology  
Oxon, UK.

BABERO, B.B. & P.E. CATTAN

1975 Helminthofauna de Chile III: Parásitos de *Octodon degus* con la descripción de tres nuevas especies. Bol. Chile. Parasitol. 30: 68-76.

BABERO, B.B. & P.E. CATTAN

1980 Helminthofauna de Chile VIII: *Graphidioides yanezi* n. sp. nemátodo del roedor *Spalacopus cyanus*. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 37: 325-328.

BABERO, B.B. & R.B. MURUA

1987 The helminth fauna of Chile X. A new species of whipworm from a Chilean rodent. Trans. Am. Microsc. Soc. 106: 190-193.

BABERO, B.B. & R.B. MURUA

1990 A new species of whipworm from a South American hystricomorph rodent. Mem. Inst. Oswaldo Cruz 85: 211-213.

BABERO, B.B., P.E. CATTAN & C. CABELLO

1976a *Trichuris bradleyi* sp.n., a whipworm from *Octodon degus* in Chile. J. Parasitol. 61: 1061-1063.

BABERO, B.B., P.E. CATTAN & C. CABELLO

1976b A new species of whipworm from *Akodon longipilis* in Chile. Trans. Amer. Microsc. Soc. 95: 232-235.

BROOKS, D.R.

1979 Testing the context and extent of host-parasite coevolution. Syst. Zool. 28: 299-307.

BROOKS, D.R.

1980 Allopatric speciation and non-interactive parasite community structure. Syst. Zool. 29: 192-203.

BUSH, A.O. & J.C. HOLMES

1986 Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. Can. J. Zool. 64: 132-141.

CONTRERAS, L.C., J.C. TORRES-MURA & J.L. YAÑEZ

1987 Biogeography of Octodontid rodents: an eco-evolutionary hypothesis. Fieldiana Zool. 39: 401-411.

CROLL, N.A.

1966 Ecology of parasites. Harvard Univ. Press. Cambridge.

DURETTE-DESSET, MC., M.A. DENKE & R. MURUA

1976 Présence chez un rongeur du Chile d'un nematode Inglamidinae (sub. fam. nov.). Ann. Parasitol. Hum. & Comp. 51: 453-460.

FREELAND, W.J.

1983 Parasites and the coexistence of animal host species. Am. Nat. 121: 223-236.

HANSKI, I.

1982 Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. Oikos 35: 210-221.

HOLMES, J.C.

1973 Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation and their importance to the development of helminth communities. Can. J. Zool. 51: 333-347.

HOLMES, J.C. & P.W. PRICE

1986 Communities of parasites. En: Anderson D.J. & J. Kikkawa (eds.) Community ecology: pattern and process 187-213. Blackwell Sci. Pub. Oxford.

MANLY, B.F.J.

1986 Multivariate Statistical Methods. A primer. Chapman & Hall, New York.

MARGOLIS, L., G.W. ESCH, J.C. HOLMES, A.M. KURIS & G.A. SCHAD

1982 The use of the ecological terms in parasitology. *J. Parasitol.* 68: 131-133.

PIELOU, E.C.

1969 An introduction to mathematical ecology. Wiley Interscience, New York.

QUENTIN, J.C.

1973 Les oxyurinae de Rongeurs. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 3a Série* 167: 1045-1096.

QUENTIN, J.C.

1975 Essai de classification des oxyures heteroxyneematidae. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. (Paris). Série A* 94: 51-96.

QUENTIN, J.C., B.B. BABERO & P.E. CATTAN

1979 Helminthofaune du Chili. V: *Syphacia (Syphacia) phyllotios* n.sp., nouvel oxyure parasite d'un rongeur Cricetidé au Chili. *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 4a Série* 1: 323-327.

ROOT, R.B.

1967 The niche exploitation pattern of the bluegreen gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.

SIEGEL, S. & N.J. CASTELLAN

1988 Nonparametric statistics for the behavioral sciences. 2nd. edition. McGraw-Hill Book Co., New York.

SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF

1981 Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman Co. Sn. Fco.

STOCK, T.M. & J.C. HOLMES

1987 Host specificity and exchange of intestinal helminths among four species of grebes (Podicipedidae). *Can. J. Zool.* 65: 669-676.

STOCK, T.M. & J.C. HOLMES

1988 Functional relationships and microhabitat distributions of enteric helminths of grebes (Podicipedidae). *J. Parasitol.* 74: 214-227.

TAGLE, I.

1965 Recuento de nemátodos gastrointestinales de ovinos y vacunos (Adaptación del método de Whitlock) *Bol. Chile. Parasitol.* 20: 16-19.

TAGLE, I.

1966 Identificación de los nemátodos del tubo digestivo de los rumiantes. *Rev. Soc. Med. Vet. Chile* 16: 21-23.

TOFT, C.A.

1986 Communities of species with parasitic life styles. En: Case T. & J. Diamond (eds.) *Community ecology*. Harper & Row, New York.

WEBB, S.D. & L.G. MARSHALL

1982 Historical biogeography of recent South America land mammals. En: Mares M.A. & H.H. Genoways (eds.) *Mammalian Biology in South America*. 6 Special Pub. Ser. Pymatuning Lab. Ecol. Univ. Pittsburgh, Pa.

YAMAGUTI, S.

1959 Systema Helminthum: the cestodes of vertebrates. Vol II Interscience Publs. New York.

Contribución recibida: 18.08.92; aceptada: 23.10.92.