

# El gremio de larvas de Digenea en el caracol del sur de Chile *Chilina dombeyana*: ¿qué indica la tasa metabólica de los hospedadores parasitados?

The guild of digenean larvae in the southern Chilean snail *Chilina dombeyana*: what does the metabolic rate of parasitized hosts indicate?

VIVIANA OLMOS y MARIO GEORGE-NASCIMENTO

Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Casilla 297, Concepción, Chile

## RESUMEN

En los sistemas Gastropoda-Digenea, la energía disponible para sustentar las infrapoblaciones es limitada, ya que hay una proliferación asexual de los parásitos que invade y destruye la gónada y glándula digestiva del hospedador. Esto podría ayudar a explicar que en los gremios de larvas de Digenea que parasitan a moluscos ocurran menos infecciones multiespecíficas que las esperadas por azar. En relación a esta hipótesis, se examinó el gremio de larvas de Digenea en 475 especímenes del caracol pulmonado *Chilina dombeyana* (Bruguière, 1789) (Basommatophora) que fueron recolectados desde la laguna La Posada, en la zona centro-sur de Chile, durante un período de 9 meses. En ellos se evaluaron los patrones cuantitativos del gremio de parásitos y la tasa metabólica de caracoles no parasitados y parasitados, y entre estos últimos, la de los que albergaban taxa que fueron categorizados en una jerarquía competitiva. De un 27% del total de caracoles emergieron cercarias de 4 tipos, aunque sólo de un tipo a la vez por hospedador. La ausencia de infecciones multiespecíficas, aunque se las esperaba por azar, sugiere la existencia de interacciones antagónicas entre dos de los taxa. La prevalencia total de las parasitosis aumentó a través de la ontogenia del hospedador y durante el verano. Tres tipos de evidencia señalan que estos parásitos imponen una alta demanda metabólica a los caracoles. (1) La castración del hospedador resultó ser una característica común para todas las parasitosis. (2) La correlación entre el peso de los caracoles y la longitud de la concha, así como la pendiente de dicha relación, era menor en los hospedadores parasitados. (3) Hubo un mayor consumo de oxígeno en los caracoles parasitados. Los caracoles parasitados con los taxa considerados de similar habilidad competitiva poseían similares tasas de consumo de oxígeno. Se sugiere que se utilice este tipo de aproximaciones para develar si existe alguna relación entre la magnitud del incremento de la tasa de consumo de oxígeno de los hospedadores parasitados y la habilidad de invadir los tejidos del hospedador de las especies que conforman los gremios de larvas de Digenea en Gastropoda.

**Palabras clave:** *Chilina dombeyana*, larvas de Digenea, tasa metabólica, estructura comunitaria, jerarquía competitiva.

## ABSTRACT

The energy available to support trematode infracommunities in Gastropoda-Digenea systems becomes most likely limited due to the asexual proliferation of the parasite that attack and destroy the gonad and digestive gland of the host. This characteristic could help to explain the fact that fewer multispecific infections than expected occur in guilds of digenean larvae parasitizing molluscs. In relation with these hypotheses, we examined the guild of digenean larvae in 475 pulmonate snails *Chilina dombeyana* (Bruguière, 1789) (Basommatophora), in samples taken at La Posada lagoon, in central South Chile, over a 9-mo period. We assess the quantitative patterns in the guild of parasites and the metabolic rate of non-parasitized and parasitized snails, and amongst these latter, those that harbored taxa that were classified in a competitive hierarchy. Cercariae of 4 types emerged from 27% the total snails. Multispecific infections were not found, although they were expected by chance. This suggests the occurrence of antagonistic interactions between two of the 4 taxa in the guild. The total prevalence increased along the host ontogeny and during the summer. Three kinds of evidence indicate that these parasites demand a large proportion of the host energetic requirements. (1) Parasitic castration showed to be a common feature of all infections. (2) The correlation between the body weight and shell length, as well as the slope of the regression between these variables was lower in parasitized snails. (3) There was a higher metabolic rate in infected snails than in uninfected ones. There was a similar rate of oxygen consumption among hosts infected by taxa of similar competitive ability. We suggest this type of approach to assess the importance of the relationship between the increase of the rate of oxygen consumption in infected hosts and the invasive ability of parasites in the host tissues.

**Key words:** *Chilina dombeyana*, larval Digenea, metabolic rate, community structure, competitive hierarchy.

## INTRODUCCION

En contraste a la mayoría de los sistemas hospedador-parásito en que se sostiene que los hospedadores proveen de superabundancia de recursos a los parásitos (Price 1980, Rohde 1994), en los sistemas Gastro-poda-Digenea la energía disponible para sustentar las infrapoblaciones es limitada, ya que hay una proliferación asexual de los parásitos que invade y destruye la gónada y glándula digestiva del hospedador (Noble & Noble 1965), lo que afecta su fecundidad (Sousa 1983, Minchella et al. 1985, Forbes 1993), así como el crecimiento, sobrevivencia (Sluiter et al. 1980, Wilson & Dennison 1980, Minchella 1985, Rothschild 1936, 1941) y metabolismo (Vernberg & Vernberg 1967).

Dichas características de alta invasividad podrían explicar que en los gremios de larvas de Digenea que parasitan a moluscos ocurran menos infecciones multiespecíficas que las esperadas por azar, ya que podría haber competencia interespecífica entre los digeneos, por los recursos que los hospedadores les proveen (Kuris & Lafferty 1994). Sin embargo, la ausencia de infecciones multiespecíficas también podría deberse tanto a la heterogeneidad espacial o temporal en el reclutamiento de los estados infectantes (Esch & Fernández 1994, véase a Kuris & Lafferty 1994, Lafferty et al. 1994 para una opinión contraria), como a la distribución diferencial de las especies parásitas entre los hospedadores (Sousa 1983), o bien a que los hospedadores con infecciones multiespecíficas tienen una tasa de mortalidad mayor que la de los con infecciones mono-específicas (Lie 1967, Lim & Heyneman 1978).

En este estudio evaluamos primero aquellos aspectos de la ecología de un gremio de larvas de Digenea (sensu Root 1973) en el caracol de hábitos límnicos *Chilina dombeyana* (Bruguière, 1789) que podrían ser de relevancia para entender las variaciones de su distribución y prevalencia entre los hospedadores. Para esto, se analizan los patrones temporales y ontogenéticos de la prevalencia total y de los distintos taxa encontrados, así como las frecuencias de infecciones dobles, que consideramos

evidencia indirecta de la existencia o no de interacciones antagónicas interespecíficas (Kuris 1990, Lafferty et al. 1994). Luego se indaga acerca del efecto del parasitismo en la fisiología del hospedador, comparando la relación entre el peso y la longitud de la concha, la fecundidad, y la tasa metabólica de caracoles no parasitados y parasitados, y en particular, en este último caso, la de los con distintas parasitosis. El objeto de evaluar estos aspectos fisiológicos es indagar si existe evidencia en este sistema de que los parásitos imponen una alta demanda metabólica a sus hospedadores, y a la vez, compararlas entre las parasitosis, ya que sus diferencias podrían reflejar su habilidad de invadir los tejidos del hospedador.

La especie hospedadora en este estudio, *Chilina dombeyana*, pertenece a un primitivo género de caracoles de hábitos límnicos, endémico del cono sur de América (Stuardo 1961, Brace 1983). Es un caracol hermafrodita simultáneo, de escaso desplazamiento, gran abundancia local, de fácil captura y mantención (Bisol et al. 1994). No hay antecedentes de parasitismo para esta especie, aunque los hay para especies congénicas en Argentina, que indican la emergencia de diversos tipos de cercarias (Ostrowski de Núñez 1992).

## MATERIALES Y METODOS

Se recolectaron 475 caracoles desde un mismo sector ribereño de la laguna La Posada (36° 56'S; 73° 10'W), Chile. La elección de un mismo sitio de muestreo tuvo por objeto minimizar las eventuales variaciones espaciales del parasitismo. Las muestras fueron obtenidas manualmente a una profundidad entre 0,2 y 0,3 m, y trasladadas al laboratorio en frascos plásticos. La longitud máxima de la concha de los caracoles fue determinada utilizando un vernier de  $\pm 0,1$  mm de precisión. Luego, los caracoles fueron categorizados en seis clases de tamaño.

La magnitud del parasitismo se determinó a través de la prevalencia de emergencia de cercarias (sensu Margolis et al. 1982). Para esto, los caracoles fueron colocados individualmente en vasos plásticos con agua de la laguna aireada y filtrada (0,22

$\mu\text{m}$ ). Luego, el contenido de los vasos fue examinado bajo estereomicroscopio durante una semana, a intervalos de dos días, registrando la presencia y tipo de cercarias. Posteriormente, los caracoles de los que no emergieron cercarias fueron disecados, para verificar la presencia de redias o esporoquistes (Curtis & Hubbard 1992). Para la identificación de los tipos de cercarias se siguió a Schell (1970) y Ostrowski de Núñez (1992).

La coocurrencia de distintos taxa parasitarios fue analizada mediante la evaluación de la significancia estadística de las diferencias entre las frecuencias observadas y esperadas de infecciones dobles, con la prueba de la probabilidad exacta de Fisher. Las frecuencias esperadas de infecciones dobles fueron calculadas bajo el procedimiento tradicional y según el escenario uno de Lafferty et al. (1994). El procedimiento tradicional consiste en estimar las infecciones dobles esperadas por azar a partir de la multiplicación de las prevalencias observadas, en tanto que el escenario uno de Lafferty et al. (1994) consiste en estimar cuántas de las infecciones dobles iniciales se han convertido en infecciones simples, por pérdida del taxon de menor habilidad competitiva. De hecho, un análisis extensivo de la evidencia de interacciones competitivas entre larvas de Digenea señaló que un 10% de las infecciones mixtas estarían subestimadas por la pérdida de los taxa subordinados (Kuris & Lafferty 1994). Es decir, se supone que la probabilidad de reclutamiento es independiente de que el hospedador esté parasitado y que una de las parasitosis es dominante sobre la otra.

Las parasitosis cuyas cercarias se originan de redias (monostoma, megalora y echinostoma), fueron consideradas alternativamente como competidores dominantes sobre las demás, mientras que la que se origina de esporoquistes (furcocerca), siempre fue considerada como grupo subordinado. El fundamento de este criterio es que las cercarias que se originan de redias usualmente depredan sobre los esporoquistes, aunque también puede haber una jerarquía competitiva entre las que se originan de redias (Sousa 1993). En definitiva, la especie subordinada es eliminada del hospedador,

generando una diferencia entre las prevalencias pre y postinteractivas. Nosotros usamos los criterios descritos por Kuris (1990), quien resume los que se basan en evidencias indirectas para postular relaciones de dominancia en los gremios de larvas de Digenea.

Las variaciones de la distribución temporal de la prevalencia total y por cada taxon se evaluaron mediante análisis de tablas de contingencia de  $2 \times 4$  y la significancia estadística mediante la prueba de Chi cuadrado (Zar 1984).

La distribución de las infecciones según la ontogenia del hospedador se evaluó a través de la comparación de la longitud de la concha de caracoles parasitados y no parasitados, para lo cual se aplicó la prueba de Wilcoxon. Un análisis de la varianza de la longitud de la concha de los caracoles con distintas parasitosis permitió evaluar si los taxa parasitarios ocupaban a hospedadores de distinto tamaño (Zar 1984).

Para indagar si había alguna relación entre la fecundidad de los caracoles y la condición de estar parasitado, se registró la presencia de ovipostura de 302 caracoles en los vasos donde se los aisló por al menos una semana, durante primavera y verano. En ellos se evaluó la significancia estadística de las diferencias en la frecuencia con que los caracoles con y sin parásitos presentaban o no oviposturas, mediante la prueba de la probabilidad exacta de Fisher (Zar 1984).

Se consideró que otra evidencia que podría indicar la magnitud de la demanda metabólica impuesta por los parásitos a su hospedador era la relación entre el peso y el largo de los hospedadores parasitados y no parasitados, ya que la reproducción asexual de los parásitos y la posterior emergencia de las cercarias podrían modificarla. En consecuencia, se comparó la relación entre el peso seco (mg) y la longitud de la concha (mm) de los caracoles parasitados y no parasitados mediante un análisis de la covarianza (Sokal & Rohlf 1981). Los datos de ambas variables fueron transformados al  $\log_{10}$  con el fin de mejorar la bondad del ajuste de las regresiones lineales. El peso seco se determinó en una balanza de precisión (0,1 mg) para lo cual previa-

mente se congeló a los ejemplares para retirar las partes blandas de cada caracol. Luego fueron secados en una estufa a 50°C durante 48 horas.

La significancia estadística de las diferencias en el metabolismo de caracoles parasitados y no parasitados fue evaluada mediante un análisis de la covarianza de la tasa de consumo de oxígeno en función del peso seco, con ambas variables transformadas al  $\log_{10}$ . La tasa de consumo de oxígeno se midió utilizando una cámara de vidrio con una capacidad aproximada de 100 ml, diseñada para alojar un electrodo polarográfico y permitir la agitación mecánica del agua, además de mantener la temperatura constante mediante unión a un baño termostático. El agua de la laguna fue filtrada a 0,45  $\mu\text{m}$  y saturada con oxígeno mediante burbujeo a temperatura constante. Todas las mediciones fueron realizadas a  $20 \pm 0,1^\circ\text{C}$  (por ser esta la temperatura aproximada del agua en el sitio de estudio al momento de recolectar los caracoles), y finalizadas después de una hora. El contenido inicial de oxígeno en el volumen de la cámara fue determinado utilizando las tablas de Green & Carrit (1967). Previo a la medición del consumo de oxígeno, los caracoles permanecieron 2 días sin ingerir alimento y a una temperatura aproximada de 20° C. También se removieron las microalgas y perifiton adherido a la concha de los caracoles para disminuir su posible efecto en las mediciones.

Finalmente se comparó la tasa de consumo de oxígeno de los caracoles parasi-

dos por los dos taxa más prevalentes, mediante una prueba de Wilcoxon, ya que eran de similar peso seco (Sokal & Rohlf 1981, Zar 1984).

## RESULTADOS

La longitud máxima de la concha de los caracoles fluctuaba entre 18 y 29 mm. Los ejemplares de mayor tamaño fueron recolectados en primavera, en tanto que los más pequeños fueron recolectados desde fines de primavera a comienzos de otoño (Tabla 1).

De un 27% de los caracoles emergieron cercarias. Entre ellas se distinguieron 4 tipos: monostoma, megalora, echinostoma y furcocerca. Las cercarias de tipo monostoma, megalora y echinostoma podrían ser miembros de las familias Notocotylidae, Psilostomatidae y Echinostomatidae, respectivamente (Schell 1970). Las cercarias furcocercas podrían ser de las familias Schistosomatidae o Spirorchiidae, que son muy similares (Ostrowski de Núñez 1992).

De los 129 caracoles parasitados, un 41% liberó cercarias monostoma, un 39% cercarias megalora, un 10% cercarias echinostoma y un 10% cercarias furcocerca. Los caracoles de los que no emergieron cercarias tampoco albergaban redias o esporoquistes, es decir, no estaban parasitados.

De los caracoles parasitados emergieron cercarias de uno u otro tipo, pero nunca de más de un tipo. Por esto, las frecuencias observadas de infecciones multiespecíficas

TABLA 1

Epoca de muestreo y número de ejemplares de *Chilina dombeyana* recolectadas para cada clase de longitud máxima de la concha.

Season and sample size of snails *Chilina dombeyana*, according to maximum shell length classes.

Estación	Longitud Máxima de la Concha (mm)						N
	<18	19	21	23	25	>26	
Invierno	0	5	18	26	7	1	57
Primavera	35	9	32	38	23	12	149
Verano	17	13	47	47	18	5	147
Otoño	42	8	35	27	9	1	122
Totales	94	35	132	138	57	19	475

fueron significativamente menores a las esperadas (Prueba exacta de Fisher,  $P=0,00085$ ), se supongan o no jerarquías competitivas, es decir, ya sea que se calculen según el procedimiento propuesto según Lafferty et al. (1994), o según el procedimiento tradicional, respectivamente (Tabla 2). La ausencia de infecciones dobles indica que habría competencia interespecífica entre las reñas que dan origen a las cercarias tipo monostoma y tipo megalora. Como consecuencia de la similar prevalencia de monostoma y megalora, ambos taxa habrían perdido similar número de infecciones por la competencia. Por consiguiente, en lo sucesivo se las consideró como de similar habilidad competitiva.

Hubo variaciones estacionales significativas de la prevalencia total ( $\chi^2=13,79$ , g.l.= 3,  $P=0,003$ ), que no pueden adjudicarse a las variaciones del tamaño de los hospedadores, ya que también las hubo en la prevalencia de ejemplares de similar tamaño (entre 20 y 24 mm de longitud de concha,  $\chi^2=29,99$ , g.l.= 3,  $P<0,0001$ ). La prevalencia era mínima en invierno, aumentaba en primavera y verano, para finalmente decaer en otoño (Fig. 1). Sin embargo, no hubo diferencias estacionales significativas entre las prevalencias de las larvas monostoma y megalora ( $\chi^2=6,47$ ,

g.l.= 3,  $P=0,09$ ). Las prevalencias del parasitismo por los otros dos tipos de cercarias no fueron sometidas a análisis debido a sus bajos valores (Fig. 1).

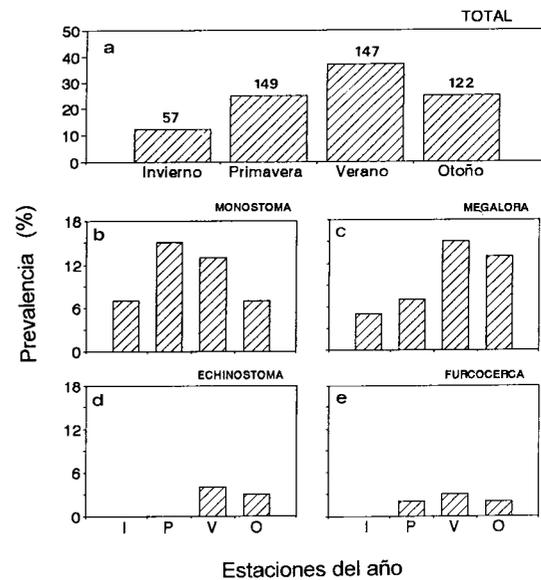


Fig. 1: Prevalencia general y según especie de Digenea por estaciones del año: a) total, b) monostoma, c) megalora, d) echinostoma y e) furcocerca.

Total prevalence and by cercarial types, according to seasons of sampling: a) Total, b) monostome, c) megalurous, d) echinostome and e) furcocercous.

TABLA 2

Frecuencias observadas y esperadas de las infecciones dobles por larvas de distintas especies de Digenea, según el escenario 1 de dominancia (Lafferty et al. 1994) y a través del procedimiento tradicional.

Expected and observed frequencies of double infections with digenean larvae, according to the scenario 1 of dominance (Lafferty et al. 1994) and using the general random model.

Cercarias Tipo dominante + subordinada	Esperadas Lafferty et al. (1994)	Combinaciones dobles	
		Tradicional	Observadas
Mo + Me	7,45 ***	6,23 ***	0
+ Ech	1,53	1,17	0
+ Fu	1,53	1,17	0
Me + Mo	7,38 ***	6,23 ***	0
+ Ech	1,44	1,17	0
+ Fu	1,44	1,17	0
Ech + Mo	1,14	1,11	0
+ Me	1,20	1,18	0
+ Fu	0,21	0,21	0

Mo: Monostoma, Me: Megalora, Ech: Echinostoma, Fu: Furcocerca y \*\*\*: significativamente distinto de lo observado ( $p<0,0001$ ).

La longitud de la concha de los caracoles parasitados era mayor que la de los no parasitados (Prueba de Wilcoxon para dos muestras,  $Z = -5,20$ ,  $p < 0,0001$ ). En efecto, la prevalencia total aumentaba con la longitud de la concha (Fig. 2). Sin embargo, no había diferencias en la longitud de la concha de los caracoles parasitados por cada tipo de parásito ( $F_{(3, 125)} = 0,45$ ,  $P = 0,71$ , Fig. 2).

Hay tres tipos de evidencia que indican que estos parásitos imponen una alta demanda metabólica a sus hospedadores. Primero, ninguno de las caracoles parasitados mostró oviposturas (Prueba de la probabilidad exacta de Fisher,  $P = 3,67 \times 10^{-8}$ , Tabla 3). Segundo, la variabilidad de la relación entre el peso y la longitud de la concha fue notablemente mayor en los caracoles parasitados que en los no parasitados (parasitados:  $r = 0,54$ ,  $n = 32$ ,  $P < 0,001$ , no parasitados:  $r = 0,96$ ,  $n = 30$ ,  $P < 0,001$ ). Además, la pendiente de la relación entre el peso seco y la longitud de la concha fue mayor para los caracoles no parasitados ( $F_{(1, 58)} = 4,75$ ,  $P = 0,03$ , Fig. 3, Tabla 4). Tercero, la tasa de consumo de oxígeno peso específico

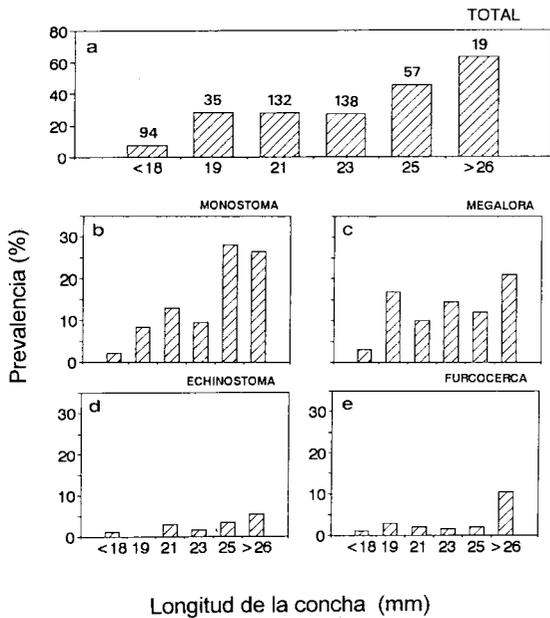


Fig. 2: Prevalencia general y según especie de Digenea por clases de longitud de concha: a) total, b) monostoma, c) megalora, d) echinostoma y e) furcocerca.

Total prevalence and by cercarial types, as a function of maximum shell length classes: a) Total, b) monostome, c) megalourous, d) echinostome and e) furcocercous.

TABLA 3  
Número de caracoles *Chilina dombeyana* parasitados y no parasitados que mostraron o no oviposturas

Number of parasitized and unparasitized snails <i>Chilina dombeyana</i> with or without oviposition			
	Oviposturas presentes	Oviposturas ausentes	Totales
Parasitados	0	105	105
No Parasitados	37	160	197
Totales	37	265	302

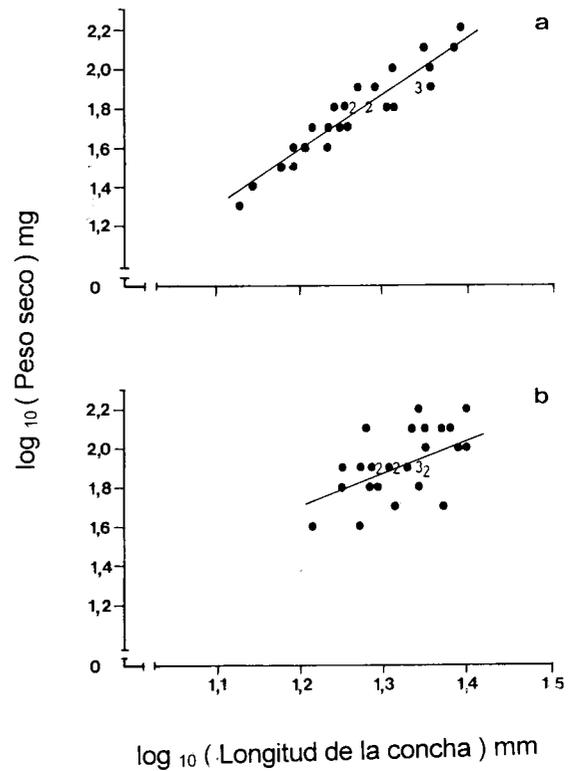


Fig. 3: Relación entre el  $\log_{10}$  del peso seco (mg) y el  $\log_{10}$  de la longitud de la concha (mm) de caracoles parasitados y no parasitados. a) no parasitados y b) parasitados. Los números indican frecuencias.

Relationship between  $\log_{10}$  dry weight (mg) and  $\log_{10}$  shell length (mm) of infected and uninfected snails. a) uninfected, and b) infected. Numbers indicate frequencies.

TABLA 4

Resumen del análisis de covarianza del peso seco de *Chilina dombeyana* en el que el tamaño corporal es la covariable y la condición de estar parasitado es el factor. Bajo la tabla se indican los valores de cada regresión. F= valor calculado del estadístico "F" de Fisher, g.l.= grados de libertad, P= probabilidad, SS= suma de cuadrados, MS= sumas de cuadrados medios.

Summary of the ANCOVA of the dry weight according to the shell length (covariable) and the condition of being parasitized or not (factor). Below, values of common regression. F= statistic, g.l.= degrees of freedom, P= probability, SS= sum of squares, MS= mean squares.

ANCOVA					
Fuente de Variación	g.l.	SS	MS	F	P
Diferencia entre Pendientes	1	0,0458	0,0458	4,75	0,03
Error	58	0,5599	0,0096		
Total Corregido	61	2,0163			
		Intercepto		Pendiente	
Parasitados		-0,388		1,736	
No Parasitados		-1,720		2,756	

disminuía con el peso seco sólo en los caracoles no parasitados ( $r = -0,64$ ,  $n = 30$ ,  $P < 0,0001$ ), en tanto que la pendiente de tal relación no era distinta de cero en los caracoles parasitados ( $t = -0,56$ ,  $P = 0,58$ , Fig. 4, Tabla 5). Esto resulta en que los caracoles parasitados de mayor peso seco consumían más oxígeno que los no parasitados.

No se encontraron diferencias significativas en la tasa de consumo de oxígeno de 11 caracoles de los que emergieron cercarias tipo monostoma y de 17 caracoles de los que emergieron cercarias tipo megalora (Prueba de Wilcoxon,  $Z = 1,15$ ,  $P = 0,12$ , Fig. 5).

DISCUSION

Una sinopsis de los resultados señala que el parasitismo por larvas de Digenea en *Ch. dombeyana* sufre variaciones estacionales y ontogenéticas de la prevalencia (Figs. 1 y 2) y ocasiona la castración del hospedador (Tabla 3). Estos resultados son similares a los de otros estudios (Lie 1967, Lim & Heyneman 1972, Brown 1978, Lauckner 1980, Sluiters et al. 1980, Wilson & Dennison 1980, Sousa 1983, 1993, 1994, Minchella 1985, Minchella et al. 1985, Kuris 1990, Esch & Fernández 1994, Kuris & Lafferty 1994, Lafferty et al. 1994). Otros resultados para los que desconocemos la existencia de antecedentes son que el parasitismo

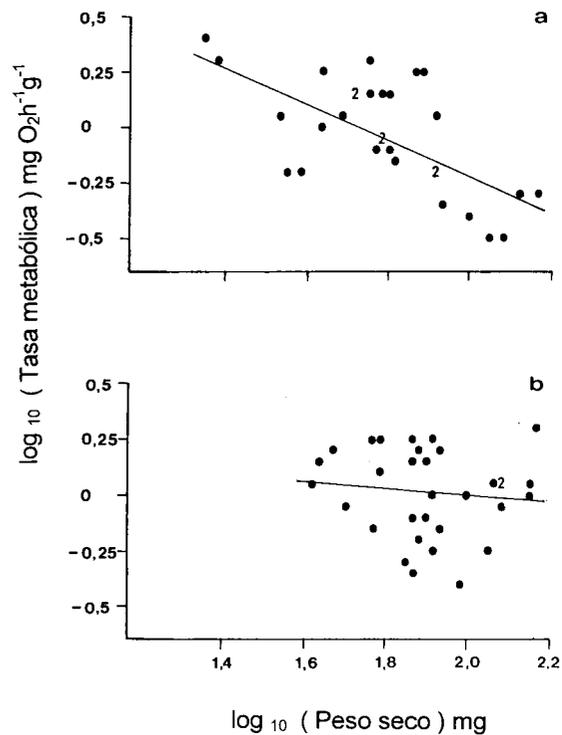


Fig. 4: Relación entre el  $\log_{10}$  de la tasa de consumo de oxígeno ( $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ ) y el  $\log_{10}$  del peso seco ( $\text{mg}$ ) de caracoles: a) no parasitados y b) parasitados. Los números indican frecuencias.

Relationship between  $\log_{10}$  metabolic rate ( $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ ) and  $\log_{10}$  dry weight ( $\text{mg}$ ) of infected and uninfected snails. a) uninfected, and b) infected. Numbers indicate frequencies.

TABLA 5

Resumen del análisis de covarianza de la tasa de consumo de oxígeno de *Chilina dombeyana* en el que el peso seco es la covariable, y la condición de estar parasitado es el factor. Bajo la tabla se indica los valores de las regresiones. F= valor calculado del estadístico "F" de Fisher, g.l.= grados de libertad, P= significancia de la probabilidad, SS= suma de cuadrados, MS= sumas de cuadrados medios.

Summary of the ANCOVA of the metabolic rate according to the dry weight (covariable) and the condition of being parasitized or not (factor). Below, values of regressions for the infected and uninfected hosts. F= statistic, g.l.= degrees of freedom, P= probability, SS= sum of squares, MS= mean squares.

ANCOVA						
Fuente de Variación	g.l.	SS	MS	F	P	
Diferencia entre Pendientes	1	0,2016	0,2016	5,36	0,02	
Desvariación de los Grupos	58	2,1836	0,0376			
		Intercepto		Pendiente		
Parasitados		0,2604		-0,1315		
No Parasitados		1,4425		-0,8243		

modifica la relación peso seco-largo de la concha (Fig. 3), y aumenta la tasa metabólica de sus hospedadores (Fig. 4).

Diversas observaciones indican que existen interacciones antagónicas entre al menos dos de los taxa del gremio (monostoma y megalora). Primero, las frecuencias observadas de infecciones dobles fueron significativamente menores a las esperadas (Tabla 2), por lo que las infecciones dobles estarían subestimadas en un 15% por tal efecto. Segundo, a diferencia de lo registrado en otros sistemas Gastropoda-Digenea (Sousa 1983), *Ch. dombeyana* es susceptible a los cuatro tipos de Digenea encontrados en un similar rango de longitudes de la concha (Fig. 2). Esto aumentaría aún más la probabilidad de encuentro entre larvas de distintos taxa en un mismo hospedador (Sousa 1983, Kuris 1990, Esch & Fernández 1994). Tercero, el incremento concomitante de la prevalencia de megalora y monostoma durante las estaciones más cálidas habría hecho más probable observar infecciones multiespecíficas (Fig. 1).

Aunque lo anterior apunta a fundamentar la existencia de competencia interespecífica, existen otras interpretaciones que no la incluyen como explicación de la ausencia de infecciones multiespecíficas. Las variaciones estacionales de la prevalencia total y para cada tipo de parásito (Fig. 1) pueden deberse a las

variaciones estacionales en la composición de tamaños de los hospedadores, resultantes del reclutamiento de juveniles (Tabla 1). Sin embargo, nuestros resultados indican que las variaciones estacionales de la prevalencia son independientes de la dinámica del reclutamiento en la población de hospedadores, ya que las diferencias persisten incluso cuando se comparan caracoles de similar tamaño.

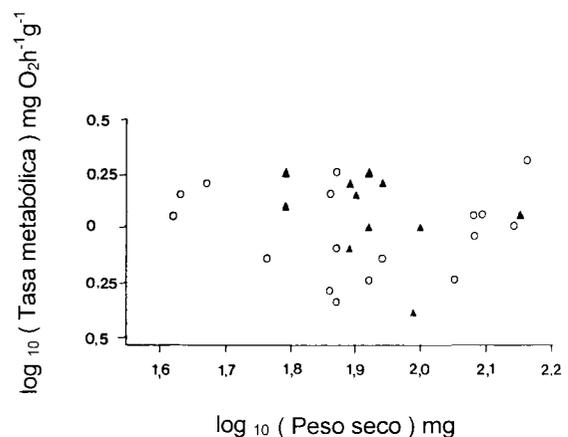


Fig. 5: Relación entre el  $\log_{10}$  de la tasa de consumo de oxígeno ( $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ ) y el  $\log_{10}$  del peso seco (mg) de caracoles parasitados por larvas monostoma y megalora. Círculos: monostoma, triángulos: megalora.

Relationship between  $\log_{10}$  metabolic rate ( $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ ) and  $\log_{10}$  dry weight (mg) of snails infected with monostome and megalorus larvae. Circles: monostome, triangles: megalorus.

Otra explicación para el aumento estacional de la prevalencia puede ser que el reclutamiento de huevos o miracidios (estados infectantes en el medio que habita el hospedador) esté asociado al aumento de la temperatura y/o fotoperíodo, propio de las estaciones de primavera y verano. La conducta migratoria de hospedadores definitivos, o bien el incremento estacional de la actividad de hospedadores definitivos residentes, también aportarían a la heterogeneidad temporal y espacial de la disponibilidad de huevos o miracidios de *Digenea* en el ambiente, y más tarde a la abundancia y distribución de las cercarias que emergen de los caracoles. A lo anterior se suma el probable incremento en la actividad metabólica de los caracoles en las estaciones más cálidas, lo que conllevaría un aumento de su movilidad (Price 1990), y por ende de la ingestión de alimentos, y de una mayor probabilidad de encuentro con los estados infectantes en las estaciones más cálidas del año.

Finalmente, el aumento de la prevalencia con la longitud de la concha de los caracoles (Fig. 2) podría ser una consecuencia de un mayor tiempo de exposición a las infecciones a través de la ontogenia, o estar asociado a un fenómeno descrito como gigantismo (Rothschild 1936, 1941, Minchella 1985).

La mayor tasa metabólica de los caracoles parasitados (Fig. 4) puede estar asociada a un consumo de oxígeno adicional por parte de los parásitos, ya que hay antecedentes de respiración aeróbica por parte de las larvas de *Digenea* (Hunter & Vernberg 1955, Vernberg & Hunter 1961). Sin embargo, desconocemos si la tasa de consumo de oxígeno de los caracoles parasitados es sólo el resultado de la suma del consumo del hospedador y de los parásitos, o si hay algún efecto sinérgico. En todo caso, este incremento en el consumo de oxígeno podría ser mayor en los taxa de mayor capacidad de invasión de tejidos o actividad reproductiva. Por consiguiente, dicho incremento podría indicar la habilidad competitiva del parásito, y su secuencia ordinal, su posición en la jerarquía competitiva.

En este sistema, las cercarias más prevalentes fueron las monostoma y megalora,

que son producidas por reñas y poseen similares dimensiones (entre 550 y 750  $\mu\text{m}$  de longitud máxima, respectivamente), lo que en parte refuerza que las hayamos considerado de similar posición en la jerarquía competitiva. Se agrega a esto el no haber encontrado diferencias entre la tasa de consumo de oxígeno de hospedadores que albergaron ambos tipos de parásitos (Fig. 5), por lo que impondrían una similar demanda metabólica al hospedador. De modo similar, futuros estudios pueden abordar las preguntas de las interacciones antagonistas entre los parásitos a través de evaluaciones energéticas en estos sistemas hospedador-parásito.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo está basado en la tesis de Licenciatura en Biología de la primera autora. Los autores agradecen a Juan Cancino y a María Cristina Orellana por facilitar y capacitar en el uso de los equipos respirométricos. La primera autora agradece a José Pulgar su ayuda prestada en terreno, a Sandra Marín, Marcela Aldana, Mauricio Lima por referencias y consejos prestados, y a Claudio Valdovinos por su colaboración como especialista en la sistemática y biología de *Chilina dombeyana*. Finalmente se agradece a Forestal Mininco el acceso a la Laguna La Posada. Este trabajo fue financiado parcialmente por el proyecto FONDECYT 1950060.

#### LITERATURA CITADA

- BISOL PM, F ALAY, JF GAVILAN, F GONZALEZ & J CABELLO (1994) Influencias del ambiente sobre la estructura genética de dos poblaciones de *Chilina dombeyana* (Bruguière, 1789) (Mollusca: Pulmonata) del río Biobío. Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción (Chile) 65: 181-185.
- BRACE RC (1983) Observations on the morphology and behaviour of *Chilina dombeyana* Gray (Chiliniidae) with a discussion on the early evolution of pulmonate gastropods. Philosophical Transactions of the Royal Society London B300: 463-491.
- BROWN DS (1978) Pulmonate molluscs as intermediate hosts for digenetic trematodes. En: Fretter V & J Peake (eds) Pulmonates, systematics, evolution and ecology 2A: 278-333. Academic Press, N.Y.
- CURTIS LA & KM HUBBARD (1992) Trematode infections in a gastropod host misrepresented by observing shed cercariae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 143: 131-137.

- ESCH GW & JC FERNANDEZ (1994) Snail-trematode interactions and parasite community dynamics in aquatic systems: a review. *American Midland Naturalist* 131: 209-237
- FORBES MRL (1993) Parasitism and host reproductive effort. *Oikos* 67: 444-450.
- GREEN EJ & DE CARRIT (1967) New tables for oxygen saturation of sea water. *Journal of Marine Research* 25: 356-358.
- HUNTER WS & WB VERNBERG (1955) Studies on oxygen consumption in digenetic trematodes. II. *Experimental Parasitology* 4: 427-434.
- KURIS AM (1990) Guild structure of larval trematodes in molluscan hosts: prevalence, dominance and significance of competition. En: Esch GW, AO Bush & JM Aho (eds) *Parasite communities: patterns and processes*: 69-100. Chapman & Hall, London, England.
- KURIS AM & KD LAFFERTY (1994) Community structure: larval trematodes in snail hosts. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 189-217.
- LAFFERTY KD, DT SAMMOND & AM KURIS (1994) Analysis of trematode communities. *Ecology* 75: 2275-2285.
- LAUCKNER G (1980) Diseases of Mollusca: Gastropoda. En: Kinne O (ed) *Diseases of marine animals*, Vol. I: General aspects, Protozoa to Gastropoda: 311-424. John Wiley & Sons, New York.
- LIE KJ (1967) Antagonism of *Paryphostomum segregatum* rediae to *Schistosoma mansoni* sporocysts in the snail *Biomphalaria glabrata*. *Journal of Parasitology* 53: 969-976.
- LIM KJ & D HEYNEMAN (1978) Intramolluscan inter-trematode antagonism: A review of factors influencing the host parasite system and its possible role in biological control. *Advances in Parasitology* 10: 191-268.
- MARGOLIS L, G ESCH, J HOLMES, A KURIS & G SCHAD (1982) The use of the ecological terms in parasitology. *Journal of Parasitology* 68: 131-133.
- MINCHELLA DJ (1985) Host life-history variation in response to parasitism. *Parasitology* 90: 205-216.
- MINCHELLA DJ, B LEATHERS, K BROWN & J McNAIR (1985) Host and parasite counteradaptations: an example from a freshwater snail. *American Naturalist* 126: 843-854.
- NOBLE E & B NOBLE (1965) *Parasitología. Biología de los parásitos animales*. Editorial Interamericana S. A., México. 675 pp.
- OSTROWSKI DE NUÑEZ M (1992) Fauna de agua dulce de la República Argentina. FECIC, Buenos Aires, Argentina. 9 *Trematoda (1 Furcocercaria)*: 5-55.
- PRICE PW (1980) *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA. 237 pp.
- PRICE PW (1990) Host populations as resources defining parasite community organization. En: Esch GW, AO Bush & JM Aho (eds) *Parasite communities: patterns and processes*: 21-40. Chapman and Hall, London, England.
- ROHDE K (1994) Niche restriction in parasites: proximate and ultimate causes. *Parasitology* 109: S69-S84.
- ROOT RB (1973) Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43: 95-124.
- ROTHSCHILD M (1938) Gigantism and variation in *Peringia ulvae* (Pennant 1777), caused by infection with larval trematodes. *Journal of the Marine Biological Association, United Kingdom* 20: 537-546.
- ROTHSCHILD M (1941) The effect of trematode parasites on the growth of *Littorina neritoides* (L.). *Journal of the Marine Biological Association, United Kingdom* 25: 69-80.
- SCHELL SC (1970) How to know the Trematodes. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa, U.S.A. 355 pp.
- SLUITERS JF, CM BRUSSAARD-WUST & EA MEULEMAN (1980) The relationship between miracidial dose, production of cercariae, and reproductive activity of the host in the combination *Trichobilharzia ocellata* and *Lymnaea stagnalis*. *Zeitschrift fur Parasitenkunde* 63: 13-26.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. Second edition. Freeman WH & Company, USA. 859 pp.
- SOUSA WP (1983) Host life history and the effect of parasitic castration on growth: a field study of *Cerithidea californica* Haldeman (Gastropoda: Prosobranchia) and its trematode parasites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 73: 273-296.
- SOUSA WP (1993) Interspecific antagonism and species coexistence in a diverse guild of larval trematode parasites. *Ecological Monographs* 63: 103-128.
- SOUSA WP (1994) Patterns and processes in communities of helminth parasites. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 52-57.
- STUARDO J (1961) Contribución a un catálogo de los moluscos gasterópodos chilenos de agua dulce. *Gayana Zoología (Chile)* 1: 1-31.
- VERNBERG WB (1963) Respiration of digenetic trematodes. *Annals of the New York Academy of Science* 113: 261-271.
- VERNBERG WB & WS HUNTER (1961) Studies on oxygen consumption in digenetic trematodes. V. The influence of temperature on three species of adult trematodes. *Experimental Parasitology* 11: 34-38.
- VERNBERG WB & FJ VERNBERG (1968) Interrelationships between parasites and their hosts. IV. Cytochrome c oxidase thermal-acclimation patterns in a larval trematode and its host. *Experimental Parasitology* 20: 225-231.
- WILSON FA & J DENNISON (1980) The parasitic castration and gigantism of *Lymnaea trunculata* infected with the larval stages of *Fasciola hepatica*. *Zeitschrift fur Parasitenkunde* 61: 109-119.
- ZAR JH (1984) *Biostatistical analysis*. Second edition. Prentice-Hall Inc, Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 718 pp.