

Las lapas *Fissurella* spp. (Mollusca: Archaeogastropoda) y el pejesapo *Sicyases sanguineus* (Pisces: Gobiesocidae) son huéspedes secuenciales de *Proctoeces lintoni* (Digenea: Fellodistomidae) en Chile

The key-hole limpets *Fissurella* spp. (Mollusca: Archaeogastropoda) and the clingfish *Sicyases sanguineus* (Pisces: Gobiesocidae) are sequential hosts of *Proctoeces lintoni* (Digenea: Fellodistomidae) in Chile

MARIO GEORGE-NASCIMENTO¹, LUIS BALBOA,
MARCELA ALDANA y VIVIANA OLMOS

Universidad Católica de la Santísima Concepción, Facultad de Ciencias, casilla 297, Concepción, Chile
E-mail: ¹mgeorge@cmet.net

RESUMEN

El estado adulto del parásito *Proctoeces lintoni* ha sido registrado en Chile en la gónada de varias especies de lapas *Fissurella* spp. y en el tubo digestivo del pejesapo *Sicyases sanguineus*. En este estudio se evalúa si el estado de desarrollo alcanzado por el parásito en huéspedes invertebrados es el mismo que en vertebrados, con el objeto de resolver si son huéspedes requeridos en forma secuencial o si son huéspedes alternativos. Para esto, se censaron las infrapoblaciones de parásitos de 49 lapas y de 37 pejesapos, recolectados cerca de Talcahuano, Chile, y se compararon la prevalencia, abundancia, morfometría, estado reproductivo, fecundidad, diámetro del útero y tamaño de los huevos del digeneo entre tipos de huéspedes. El tamaño y estado de desarrollo de los huevos fueron comparados entre parásitos obtenidos de infrapoblaciones naturales y experimentales. Se encontró que no había diferencias significativas ni en la prevalencia ni en la abundancia de *P. lintoni* entre lapas y pejesapos, las que se interpretan como resultantes de una baja tasa de transmisión y alto tiempo de residencia en las lapas, y una alta tasa de transmisión y bajo tiempo de residencia en los pejesapos, es decir, dinámicas poblacionales distintas. En cuanto a la reproducción del parásito, éstos estaban más frecuentemente llenos de huevos en los pejesapos. El diámetro del útero, su fecundidad, y el tamaño y desarrollo de los huevos del parásito también eran mayores en los pejesapos infectados, tanto natural como experimentalmente. Esta evidencia refuerza la hipótesis que el estado de desarrollo de *P. lintoni* en las lapas correspondería al de una metacercaria progenética, y que los pejesapos serían los verdaderos huéspedes definitivos del parásito.

Palabras clave: parásito, lapas, pejesapos, metacercaria, huéspedes secuenciales.

ABSTRACT

The adult stage of the parasitic digenean *Proctoeces lintoni* has been reported along the Chilean coast in the gonad of several key-hole limpets *Fissurella* species and in the gastrointestinal tract of the clingfish *Sicyases sanguineus*. We assessed if the developmental stage attained by the parasite in invertebrate hosts is the same to that attained in vertebrate hosts, in order to ascertain whether they are sequential or alternative host species. Parasite infrapopulations in 49 key-hole limpets and 37 clingfish were collected near Talcahuano, Chile. The prevalence, abundance, reproductive stage, fecundity, uterus diameter and egg size of the digeneans were compared between hosts species, in samples taken from natural and experimental infrapopulations. Absence of differences in the prevalence and abundance of *P. lintoni* between clingfish and limpets are interpreted as resulting from different population dynamics: low transmission rates and long residence times in limpets as opposed to clingfish, with high transmission rates and short residence times. The uterus of parasites similar in body size was more frequently found full of eggs in clingfish than in limpets. The uterus diameter and fecundity were also larger in the parasites collected from clingfish than in those from limpets. Finally, the eggs of the digenean were larger, wider and contained a more fully developed embryo in naturally and experimentally infected clingfish than in naturally infected limpets. These observations support the contention that the parasite in the limpets corresponds to a progenetic unencysted metacercariae and that the clingfish is the actual definitive host of the parasite.

Key words: parasite, limpets, clingfish, maturity, metacercariae, sequential hosts.

INTRODUCCION

Las especies de *Proctoeces* Odhner, 1911 (Plathyhelminthes: Digenea) maduran principalmente en peces de la familia Labridae y Sparidae. Sin embargo, también se han encontrado formas ovígeras en diversas especies de moluscos gastrópodos, lamelibranchios y poliquetos, en los que tendrían un ciclo de vida abreviado (Bray & Gibson 1980, Wardle 1980, Williams & Jones 1994). Su ciclo vital incluye a un mitílido como primer huésped intermediario, del que emergerían cercarias capaces de colonizar a otros invertebrados, donde se transformarían en metacercarias. Al respecto, se debate si las formas ovígeras encontradas en los invertebrados son metacercarias progenéticas no enquistadas o verdaderos adultos (Uzmann 1953, Stunkard & Uzmann 1959, Freeman & Lewellyn 1958, Dollfus 1964, Martínez 1974, Aitken-Ander & Levin 1985). Esta capacidad para alcanzar la madurez precozmente podría eliminar la necesidad del teleosteo como huésped definitivo, lo que provocaría escenarios radicalmente distintos al momento de interpretar la dinámica poblacional del parásito.

No existe un protocolo tradicional para evaluar cuándo dos huéspedes son requeridos en forma secuencial o si son alternativos. Sin embargo, dos condiciones sugieren secuencialidad, y sus opuestas, alternatividad. Primero, que el estado ontogenético alcanzado por el parásito sea más temprano en un huésped que en el otro, y segundo, que ese huésped sea presa del putativo consecutivo, o bien que exista un modo de transmisión no transitivo (p. ej.: presa-predador).

En Chile se ha registrado como huéspedes definitivos de *Proctoeces lintoni* (syn. *P. humboldti*) Siddiqui et Cable 1960 (Digenea: Fellodistomidae) a varias especies de lapas *Fissurella* spp. Bruguière 1789 (Mollusca: Archaeogastropoda) y al pejesapo *Sicyases sanguineus* Müller & Troschel 1843 (Pisces: Gobiesocidae) (ver Bretos 1982, George-Nascimento & Quiroga 1983, Oliva 1984, 1992, 1993, Oliva & Zegers

1988, Osorio et al. 1986). Sin embargo, la depredación que ejercen los pejesapos sobre las lapas (Cancino & Castilla 1988) sugiere que ambos tipos de huéspedes pueden ser requeridos en forma secuencial para completar el ciclo de vida del parásito. Lapas y pejesapos han sido considerados huéspedes alternativos de *P. lintoni*, y las diferencias en la morfometría serían el resultado de que cada huésped constituye un ambiente distinto para el parásito, lo que se fundamentaría en la similitud del diámetro de los huevos y del acetábulo de los digeneos (Oliva y Zegers 1988).

Nosotros consideramos insuficiente la evidencia que hay disponible para discernir si son huéspedes secuenciales o alternativos, porque no se ha comparado sino unas pocas variables e infrapoblaciones. En consecuencia, se compara la magnitud de la parasitosis (prevalencia, abundancia), la morfometría y el estado reproductivo del parásito (fecundidad, diámetro del útero, tamaño de los huevos y grado de repleción del útero con huevos), en varias infrapoblaciones provenientes de ambos tipos de huéspedes.

MATERIALES Y METODOS

Se recolectaron manualmente 49 lapas *Fissurella* spp. (15 *F. picta*, 15 *F. costata*, 8 *F. maxima*, 6 *F. latimarginata*, 3 *F. cummingsi* y 2 *F. crassa*), y 37 pejesapos *Sicyases sanguineus*, cerca de Talcahuano (36°39' S; 73°01' W), VIII Región, Chile. Los análisis parasitarios se realizaron sobre el conjunto de especies de lapas, como consecuencia del bajo número de ejemplares recolectado para cada una. Las diferencias en el parasitismo por *Proctoeces lintoni* en diversas especies de lapas son materia de otra publicación (Balboa et al., datos no publicados).

El tamaño corporal de los huéspedes (en mm) fue registrado en los pejesapos como la longitud total, y en las lapas como el largo de la concha. Para la búsqueda de los digeneos, se extrajeron la gónada en las lapas y el tracto digestivo en los pejesapos,

ya que son los órganos donde habitan (Bretos 1982, George-Nascimento & Quiroga 1983, Oliva 1984, 1992, 1993, Oliva & Zegers 1988, Osorio et al. 1986). El material retenido en un tamiz cuya malla de 0,5 mm de luz fue examinado mediante estereomicroscopio para la búsqueda y recolección de los digeneos. Los parásitos de cada individuo huésped fueron examinados en fresco y luego fijados en formalina al 10%.

Se describe la magnitud de la parasitosis a través de calcular la prevalencia y la abundancia parasitaria (ver Margolis et al. 1982). Para evaluar el efecto de ambos tipos de huéspedes sobre la reproducción del parásito, se comparó la longitud total, fecundidad, diámetro del útero, tamaño de los huevos y grado de repleción del útero con huevos. Para la determinación de la longitud total y del grado de repleción del útero del parásito, se utilizaron 163 digeneos recolectados de 33 lapas y 177 parásitos de 21 pejesapos. La longitud total del parásito (en mm) se midió mediante un ocular graduado acoplado a un microscopio estereoscópico. Previamente, los parásitos fueron puestos en placas Petri, transparentados por inmersión en lactofenol, aplastados con un portaobjeto y luego observados bajo lupa con luz transmitida. Se consideraron cuatro categorías de repleción del útero: útero sin huevos (0%), útero medio-lleno (<50%), útero más de medio-lleno (>50%) y útero lleno de huevos (100%).

Para estimar la fecundidad, diámetro del útero y tamaño de los huevos de los digeneos se seleccionaron entre uno y dos parásitos por infrapoblación (37 digeneos de 33 infrapoblaciones provenientes de lapas y 30 de 21 infrapoblaciones obtenidas de pejesapos). En la estimación de la fecundidad se utilizó una técnica similar a la descrita por McClelland (1980): se extrajo el útero de cada ejemplar, y luego de disgregarlo mecánicamente, se obtuvieron todos los huevos que fueron diluidos en 40 ml de agua destilada. La solución fue homogenizada utilizando un agitador magnético, y de ella se obtuvieron diez alícuotas

de 0,1 ml, para posteriormente realizar el conteo de huevos en cada una de ellas. De estos conteos se calculó el promedio y mediante una relación simple se estimó la cantidad de huevos en el volumen total. El diámetro del útero (en mm) se determinó a partir del promedio de 6 medidas tomadas a través de un ocular graduado acoplado a un microscopio estereoscópico. El tamaño de los huevos de *P. lintoni* se obtuvo de 22 digeneos de 16 lapas y 13 de 6 pejesapos. Se midió el largo y ancho máximos (en μm) de 6 huevos de cada digeneo.

La prevalencia y el grado de repleción del útero de *P. lintoni* fueron comparados entre tipos de huéspedes, por categoría de tamaño, mediante tablas de contingencia, y su significancia estadística fue evaluada mediante el estadístico Chi-cuadrado o G. Para esto, los digeneos se clasificaron en chicos (menores a 3,0 mm de longitud total), medianos (entre 3,0 y 6,0 mm) y grandes (mayores a 6,0 mm). La significancia del efecto del tipo de huésped sobre la abundancia y el diámetro del útero de *P. lintoni* fue evaluada mediante la prueba de Wilcoxon (Siegel & Castellan 1988).

Las relaciones entre el ancho máximo y la longitud total, y entre la fecundidad y la longitud total de los parásitos fueron comparadas entre tipos de huéspedes mediante análisis de covarianza (Sokal & Rohlf 1995). El largo y el ancho máximo de los huevos del parásito fueron comparados entre tipos de huéspedes mediante análisis de varianza de una vía (Zar 1996).

Los cambios en el tamaño y estado de desarrollo de los huevos de los parásitos al pasar de presas a predadores fueron evaluados a través de realizar infecciones experimentales de 3 pejesapos a los que se les administraron entre 10 a 20 digeneos obtenidos de gónadas de lapas, por una vez. Antes de la infección experimental, los pejesapos fueron desparasitados con una dosis de 50 mg/kg de Praziquantel, aunque la efectividad de este procedimiento no fue evaluada. De un total de 43 parásitos administrados en el alimento, se obtuvo 1 dige-

neo al cabo de 6 días y otros 5 al cabo de \pm 45 días, en los que se midieron 30 y 59 huevos respectivamente, con el objeto de compararlos con los provenientes de infecciones naturales.

RESULTADOS

La prevalencia y la abundancia de *P. lintoni* fueron similares entre los tipos de huéspedes ($\chi^2 = 0,61$, g.l. = 1, $p = 0,44$; $Z = -1,19$, $p = 0,24$, respectivamente). El 67,3% de las lapas y el 56,8% de los pejesapos estaban parasitados y la abundancia en las lapas fluctuó entre 0 y 41 ($5,3 \pm 8,5$; media \pm desviación estándar), mientras que en los pejesapos fluctuó entre 0 y 84 ($6,2 \pm 15,6$).

La pendiente de la regresión entre el ancho máximo y la longitud total de los digeneos era mayor en los pejesapos que en las lapas (Tabla 1). El útero de los parásitos de menor longitud total frecuentemente no contenía huevos, en ambos tipos de huéspedes (Fig. 1). Sin embargo, el diámetro del útero de los digeneos era mayor en los pejesapos que en las lapas ($Z = 4,70$; $p = 0,0001$; Tabla 2), y había una mayor pro-

porción de digeneos con el útero lleno de huevos en pejesapos que en lapas, en especial en los parásitos de tamaño mediano y grande (medianos: $\chi^2 = 59,8$; g. l. = 3; $p < 0,0001$; grandes: $\chi^2 = 13,5$; g. l. = 3; $p < 0,05$, Fig. 1). La pendiente de la regresión entre la fecundidad y la longitud total de los digeneos era mayor en pejesapos ($F_{(1, 63)} = 4,66$, $p < 0,05$), y no era distinta de cero en lapas (Fig. 2).

Los huevos eran más largos y más anchos en los digeneos provenientes de pejesapos tanto natural como experimentalmente infectados, que en los de lapas (Largo: $F_{(2, 296)} = 77,3$, $p < 0,0001$; Ancho: $F_{(2, 296)} = 13,5$, $p < 0,001$; Tabla 3). Los huevos de digeneos provenientes de lapas contenían un embrión que ocupaba alrededor de un tercio del huevo mientras que en los provenientes de pejesapos el miracidio en formación ocupaba todo el huevo (Tabla 3, Fig. 3a, b, c).

DISCUSION

Todos los resultados indican que *P. lintoni* está en un estado de desarrollo más temprano en las lapas que en los pejesapos. En los

TABLA 1

Resumen del análisis de la covarianza del ancho máximo de *P. lintoni* en el que el largo es la covariable y el tipo de huésped el factor. Se indican los valores de los parámetros de cada regresión. Estadístico = F, g.l. = grados de libertad, p = probabilidad, SC = suma de cuadrados, SM = suma de cuadrados medios.

Summary of the ANCOVA of the maximum body width of *P. lintoni* according to the length (covariable) and host taxon (factor). Below, parameter values estimated for each regression. F= statistic, g.l.= degrees of freedom, p= probability, SC= sum of squares, SM= mean squares.

Fuente de variación	g.l.	SC	SM	F	p
Entre pendientes	1	2,12	2,12	30,70	0,0001
Error	336	23,18	0,06		
Total corregido	339	212,98			
Tipo de huésped	Intercepto	Pendiente			
Lapas	0,31	0,34			
Pejesapo	-0,08	0,44			

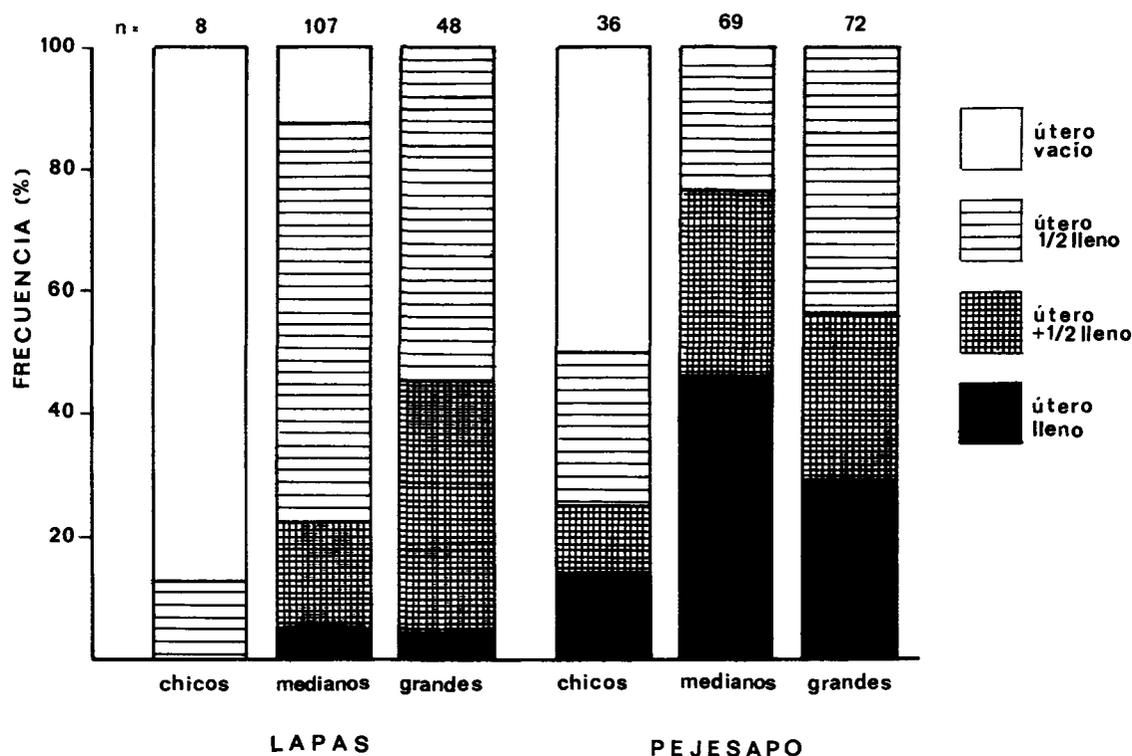


Fig. 1: Proporción de individuos de *P. lintoni* según categorías de tamaño corporal (chicos, medianos y grandes) en distintos estados reproductivos, extraídos de ejemplares de lapa y pejesapo naturalmente parasitados.

Proportion of *P. lintoni* individuals categorized according to body size (small, intermediate and large) with different degrees of replenishment of the uterus with eggs, obtained from naturally infected key-hole limpets and clingfishes.

TABLA 2

Diámetro del útero (mm) de *P. lintoni* en ambos tipos de huéspedes (número de parásitos = n, mínimo = Mín, máximo = Máx, promedio aritmético = X y desviación estándar = de).

Uterus diameter (mm) of *P. lintoni* in two host species (number of worms = n, minimum = Mín, maximum = Máx, mean = X, standard deviation = de).

Tipo de huésped	n	Mín	Máx	X	de
Lapas	22	0,065	0,115	0,096	0,014
Pejesapo	13	0,108	0,160	0,131	0,018

pejesapos los digeneos son más largos, el diámetro del útero es mayor, tienen más huevos (Tabla 1 y 2, Figs. 1 y 2), los que a su vez son más grandes (Tabla 3), y contienen un embrión más desarrollado (Fig. 3a, b, c). La evidencia relacionada al diámetro del

útero, al número de huevos y al estado desarrollo del embrión son nuevas ya que otros autores han discutido acerca de las variaciones en el tamaño del cuerpo y de los huevos de *Proctoeces* en huéspedes invertebrados y vertebrados (Uzmann 1953, Freeman &

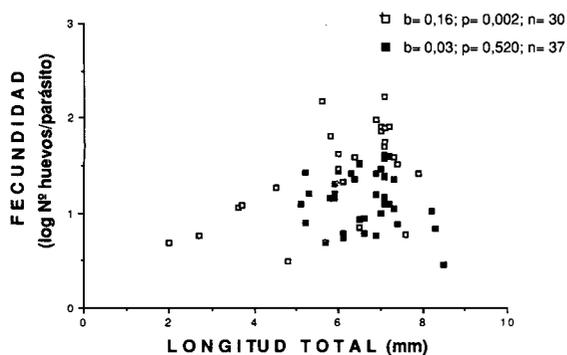


Fig. 2: Relación entre la longitud total (en mm) y la fecundidad de *Proctoeces lintoni* (número de huevos por parásito) recolectados de lapas *Fissurella* spp. (símbolos negros), y de pejesapos *Sicyases sanguineus* (símbolos blancos). Se indica la pendiente (b), la probabilidad de ser distinta de cero (p), y el número de datos (n), para la regresión lineal de cada tipo de huésped.

Relationship between total body length (in mm) and fecundity of *Proctoeces lintoni* (number of eggs per worm) in key-hole limpets *Fissurella* spp. (black symbols), and in clingfish *Sicyases sanguineus* (white symbols). The slope (b), the probability of being different from zero (p), and the number of data (n) for the linear regressions on each host type are indicated.

Lewellyn 1958, Stunkard & Uzmann 1959, Dollfus 1965, Prevot 1965, Martínez 1974, Aitken-Ander & Levin 1985).

Se ha propuesto que las especies de *Proctoeces* muestran elevados estados de progénesis en latitudes altas debido a bajas abun-

dancias del huésped definitivo o a bajas temperaturas que afectarían de diversas maneras la transmisión del parásito (Prevot 1965, Bray 1983, Oliva & Zegers 1988). Sin embargo, recientemente se ha documentado que no hay una asociación clara entre la latitud y el estado de desarrollo de los Digenea de peces marinos (Poulin 1997).

La similitud en la prevalencia y en la abundancia de *P. lintoni* entre huéspedes puede originarse de una combinación de distintas tasas de colonización y supervivencia en cada tipo de huésped (Lotz et al. 1995). Al respecto, se desconocen las tasas de colonización a ambos tipos de huéspedes. Sin embargo, en las lapas el parásito habita en la gónada, donde perduraría por más tiempo que en el corto intestino de los pejesapos. La sobrevida de *Proctoeces* en el tracto digestivo de peces mantenidos en condiciones experimentales estaría limitada a alrededor de un mes (Williams & Jones 1994). De hecho, la evidencia de nuestros experimentos lo sugiere ya que se encontraron sólo 6 de 43 parásitos al cabo de 45 días. Por consiguiente, una explicación plausible para la similitud en prevalencia y abundancia del parásito en ambos tipos de huéspedes puede darse si las tasas de colo-

TABLA 3

Largo y ancho de los huevos de *P. lintoni* (en μm) provenientes de lapas y pejesapos.
Desviación estándar (de), n = número de huevos.

Length and width of the eggs of *P. lintoni* (in μm) collected from key-hole limpets and clingfish.
Standard deviation (de), n = number of eggs.

Tipo de huésped	n	Largo (de)	Ancho (de)
Lapa	132	39,08 (7,67)	22,13 (3,75)
Pejesapo natural	78	47,18 (6,61)	26,18 (7,53)
Pejesapo experimental			
(+ 6 días)	30	41,00 (8,03)	22,29 (3,48)
(+ 45 días)	59	59,87 (5,52)	27,67 (6,79)
(Total)	89	53,51 (11,03)	24,10 (5,60)

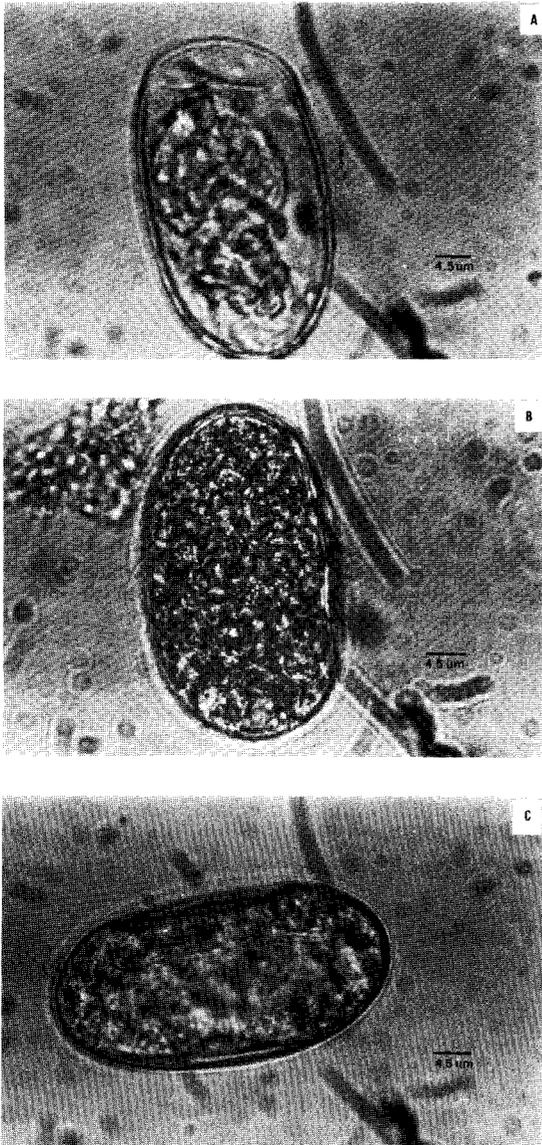


Fig. 3: Huevos de *Proctoeces lintoni* obtenidos de (a) lapa naturalmente infectada, (b) pejesapo naturalmente infectado, (c) pejesapo experimentalmente infectado.

Eggs of *Proctoeces lintoni* obtained from (a) naturally infected key-hole limpet, (b) naturally infected clingfish, (c) experimentally infected clingfish.

nización son mayores en los pejesapos que en las lapas. Esto es razonable ya que los pejesapos tienen mayores requerimientos energéticos que las lapas (V. Olmos, datos no publicados).

Futuros estudios deberían considerar que la especificidad de este parásito puede

ser distinta incluso entre especies congénéricas de huéspedes ya que, por ejemplo, *Proctoeces maculatus* la exhibe entre dos especies sintópicas de *Crepidula* (Aitken-Ander & Levin 1985). Además, ha de contemplarse la posibilidad de que la única otra especie de pejesapo que habita la costa de Chile (*Gobiesox marmoratus* Jenyns 1842) sea un huésped definitivo alternativo del parásito ya que en su dieta están incluidas las lapas (Varas & Ojeda 1990).

En conclusión, nosotros interpretamos que los pejesapos son necesarios para que el parásito complete su ciclo de vida, y por lo tanto son verdaderos huéspedes definitivos. Ellos actuarían como agente productor de los propágulos, en cambio las lapas serían un refugio temporal de metacercarias. La presencia en las lapas de parásitos conteniendo huevos con un incipiente desarrollo del embrión indican que se trata de una metacercaria progenética, no enquistada, y que los parásitos llegarían casi maduros a los pejesapos. Por esto, las lapas que habitan en localidades o en zonas geográficas en las que los pejesapos estén ausentes pueden tener pocos parásitos. Alternativamente, una escasa o ausente presión de depredación por parte de los pejesapos podría conducir a que los digeneos mostrasen una progénesis más notoria (Bush & Kennedy 1994).

AGRADECIMIENTOS

A Cecilia Pardo y José Pulgar por la ayuda en terreno. La ejecución de este estudio fue financiado, por el proyecto FONDECYT 1950060 y su publicación parcialmente por FONDAP Oceanografía y Biología Marina, Programa 3 "Ecología y Conservación".

LITERATURA CITADA

AITKEN-ANDER P & NL LEVIN (1985) Occurrence of adult and developmental stages of *Proctoeces maculatus* (Trematoda: Digenea) in the gastropod *Crepidula convexa*. Transactions of the American Microscopical Society 104: 250-260.

- BRAY RA (1983) On the fellodistomid genus *Proctoeces* Odhner, 1911 (Digenea), with brief comments on two other fellodistomid genera. *Journal of Natural History* 17: 321-339.
- BRAY RA & D GIBSON (1980) The Fellodistomidae (Digenea) of fishes from the northeast Atlantic. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 37: 199-293.
- BRETOS M (1982) Biología de *Fissurella maxima* Sowerby (Mollusca: Archaeogastropoda) en el norte de Chile. 1. Características generales, edad y crecimiento. *Cahiers de Biologie Marine* 23: 159-170.
- BUSH A & CR KENNEDY (1994) Host fragmentation and helminth parasites: Hedging your bets against extinction. *International Journal for Parasitology* 24: 1333-1343.
- CANCINO JM & JC CASTILLA (1988) Emersion behaviour and foraging ecology of the common Chilean clingfish *Sicyases sanguineus* (Pisces: Gobiessocidae). *Journal of Natural History* 37: 435-457.
- DOLLFUS R (1965) Metacercaria: *Proctoeces progeneticus* (Trematoda: Digenea) chez une *Gibbula* (Gastropoda Prosobranchiata) de la côte atlantique du Maroc. Observations sur la famille Fellodistomatidae. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 39: 755-774.
- FREEMAN RFH & J LEWELLYN (1958) An adult digenetic trematode from an invertebrate host: *Proctoeces subtenuis* (Linton) from the lamellibranch *Scrobicularia plana* (Da Costa). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 37: 435-457.
- GEORGE-NASCIMENTO MA & G QUIROGA (1983) Descripción de una nueva especie de trematodo *Proctoeces humboldti* n. sp. (Fellodistomidae) parásito de las lapas *Fissurella* spp. Brugière, 1789 (Mollusca: Archaeogastropoda). *Parasitología al Día (Chile)* 7: 100-103.
- LOTZ MJ, AO BUSH & WF FONT (1995) Recruitment driven, spatially discontinuous communities: a null model for transferred patterns in target communities of intestinal helminths. *Journal of Parasitology* 81: 12-24.
- MARGOLIS L, G ESCH, J HOLMES, A KURIS & G SCHAD (1982) The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* 68: 131-133.
- MARTINEZ JC (1972) La progénèse dans le cycle évolutif de *Proctoeces maculatus* (Looss 1901) Odhner 1911 (Trematoda, Fellodistomatidae). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord* 64: 39-46.
- McCLELLAND G (1980) *Phocanema decipiens*: Growth, reproduction and survival in seals. *Experimental Parasitology* 49: 175-187.
- OLIVA ME (1984) *Proctoeces chilensis*, nueva especie (Trematoda, Strigeatoidea, Fellodistomidae), parásito en *Sicyases sanguineus* Müller & Troschel, 1843 (Pisces: Teleostei). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, (Chile)* 55: 87-92.
- OLIVA M (1992) Parasitic castration in *Fissurella crassa* (Archaeogastropoda) due to an adult digenean, *Proctoeces lintoni* (Fellodistomidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 87: 37-42.
- OLIVA M (1993) Effect of an adult trematode, *Proctoeces lintoni* (Fellodistomidae), on the gonadosomatic index of *Fissurella limbata* (Archaeogastropoda). *Acta Parasitologica* 38: 155-156.
- OLIVA ME & LJ ZEGERS (1988) Variaciones intraespecíficas del adulto *Proctoeces lintoni* Siddiqui et Cable, 1960 (Trematoda: Fellodistomidae) en hospedadores vertebrados e invertebrados. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 23: 189-195.
- OSORIO C, H DIAZ & M RIOS (1986) Prevalencia de *Proctoeces humboldti* George-Nascimento & Quiroga 1983 (Digenea, Fellodistomidae) en la población de *Fissurella maxima* Sowerby 1835 (Mollusca, Gastropoda) de Los Vilos, Chile. *Revista de Biología Marina, Valparaíso (Chile)* 22: 157-168.
- PEQUENO G (1989) Peces de Chile. Lista sistemática revisada y comentada. *Revista de Biología Marina, Valparaíso (Chile)* 24: 1-132.
- POULIN R (1997) Egg production in adult trematodes: adaptation or constraint? *Parasitology* 114: 195-204.
- PREVOT G (1965) Complément a la connaissance de *Proctoeces maculatus* (Looss, 1901) Odhner, 1911 (syn. *P. erythraeus*) Odhner, 1911 et *P. subtenuis* (Linton, 1907; Hanson 1950) (Trematoda, Digenea, Fellodistomatidae). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 90: 175-179.
- SIEGEL S & NJ CASTELLAN (1988) Nonparametric statistics for the behavioral sciences. Second Edition. McGraw-Hill Book Company. 391 pp.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1995) *Biometry, the principles and practice of statistics in biological research*. Third Edition. W.H. Freeman and Company, New York, USA. 843 pp.
- STUNKARD HW & JR UZMANN (1959) The life cycle of the digenetic trematode, *Proctoeces maculatus* (Looss 1901) Odhner 1911 (syn. *P. subtenuis* (Linton 1907) Hanson 1950), and a description of *Cercaria adranocerca* sp. nov. *Biological Bulletin* 116: 184-193.
- UZMANN JR (1953) *Cercaria milfordensis* nov. sp., a microcercous trematode larva from a marine bivalve, *Mytilus edulis* L., with special reference to its effect on the host. *Journal of Parasitology* 39: 445-451.
- VARAS E & FP OJEDA (1990) Intertidal fish assemblages of the central Chilean coast: diversity, abundance and trophic patterns. *Revista de Biología Marina, Valparaíso (Chile)* 25: 59-70.
- WARDLE WJ (1980) On the life cycle stages of *Proctoeces maculatus* (Digenea: Fellodistomidae) in mussels and fishes from Galveston Bay, Texas. *Bulletin of Marine Science* 30: 737-743.
- WILLIAMS H & A JONES (1994) *Parasitic worms of fish*. Francis & Taylor, London. 593 pp.
- ZAR JH (1996) *Biostatistical analysis*. Third Edition. Prentice-Hall, New Jersey, USA. 697 pp.