

# Las infracomunidades de parásitos de dos especies de *Scartichthys* (Pisces: Blenniidae) en localidades cercanas del norte de Chile

Parasite infracommunities of two blennid species, *Scartichthys* (Pisces: Blenniidae), at nearby localities off northern Chile

KAREN FLORES<sup>1</sup> & MARIO GEORGE-NASCIMENTO<sup>2,\*</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Ciencias del Mar, Universidad Arturo Prat, Casilla 2120, Iquique, Chile

<sup>2</sup> Departamento Ecología Costera, Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Casilla 297, Concepción, Chile

\*e-mail para correspondencia: mgeorgen@ucsc.cl

## RESUMEN

Se comparan las infracomunidades de parásitos de dos especies congénéricas y simpátricas de peces marinos: *Scartichthys viridis* (Valenciennes 1836) y *Scartichthys gigas* (Steindachner 1876) (Pisces: Blenniidae), en tres localidades del intermareal rocoso de Iquique (20°32' S, 70°11' O), norte de Chile, separadas por no más de 6 km, con muestras recolectadas entre agosto y septiembre de 2005. El objetivo fue evaluar la variabilidad de la riqueza, abundancia, diversidad, dominancia y composición en una escala espacial y temporal reducida. En total, se recolectaron 2.110 individuos parásitos en los 134 hospedadores examinados, los que pertenecían a 14 taxa. Se encontró una gran similitud en la composición y en las propiedades agregadas de las infracomunidades, tanto entre especies de hospedadores como entre sitios de estudio. Se interpreta que las condiciones ambientales, los factores ecológicos como el uso del hábitat y de los recursos alimentarios, y los factores evolutivos como el alto grado de parentesco de estas especies de *Scartichthys*, son las principales influencias en la alta similitud parasitaria encontrada.

**Palabras clave:** infracomunidades de parásitos, *Scartichthys viridis*, *Scartichthys gigas*, Chile.

## ABSTRACT

The infracommunities of metazoan parasites in two congeneric and sympatric marine fish species, *Scartichthys viridis* (Valenciennes 1836) and *Scartichthys gigas* (Steindachner 1876), were studied and compared between three localities of the intertidal rocky shore off the coast of northern Chile, near Iquique (20°32' S, 70°11' W), which were separated by no more than 6 km. Samples were collected between August and September 2005. The goal of this study was to assess the variability in richness, abundance, diversity, dominance and parasite composition between close localities sampled within a short period. In all, 2,110 parasite individuals were collected from the 134 hosts examined, and 14 parasite taxa were identified. There was great similarity in the aggregated and compositional properties of the infracommunities, both between host species, as well as among study sites. We interpret these results as indicating that ecological factors such as habitat use and dietary composition, and evolutionary factors, such as the close relatedness between *Scartichthys* species are the main causes influencing the high similarity found in parasite communities of these fish species.

**Key words:** parasite infracommunities, *Scartichthys viridis*, *Scartichthys gigas*, Chile.

## INTRODUCCIÓN

Las comunidades biológicas compuestas por organismos de modo de vida parasitario consideran tres niveles de estudio, en orden creciente de inclusividad: la infracomunidad, la comunidad componente y la comunidad

compuesta (Holmes & Price 1986). Este estudio está enmarcado en el nivel infracomunitario, ya que las mediciones contemplan a todos los individuos de las distintas especies parásitas que habitan en los individuos hospedadores. La mayoría de los estudios en estos sistemas biológicos consisten en la interpretación de

patrones de distribución y abundancia de los taxa parasitarios según variables propias de los hospedadores tales como su estado ontogenético, con muestras tomadas usualmente en una única oportunidad (Ferrer-Castelló et al. 2007). Por esto, se conoce poco acerca de la magnitud de las variaciones de las infracomunidades en muestras tomadas en lugares geográficamente vecinos en un corto tiempo.

En este estudio se compara la variabilidad de la riqueza, abundancia, diversidad, dominancia (propiedades agregadas, sensu Micheli et al. 1999), y de la composición de las infracomunidades de parásitos en dos especies de hospedadores que viven en simpatria, y contrastamos estas variables entre lugares geográficamente cercanos. Los hospedadores objeto de este estudio son peces marinos de dos especies congénéricas: *Scartichthys viridis* (Valenciennes 1836) y *Scartichthys gigas* (Steindachner 1876) (Pisces: Blenniidae). Las especies de este género constituyen un grupo monofilético, endémico del Pacífico Sur-Oriental (Oyarzún & Pequeño 1989), y son abundantes en ambientes intermareales (Mann 1954, Muñoz & Ojeda 1997, 2000, Ojeda & Muñoz 1999). La especie *S. viridis* se distribuye desde Bahía Independencia, Perú, hasta el sur de Valparaíso, Chile (Chirichigno 1974, Muñoz & Ojeda 2000). En cambio, *S. gigas* se distribuye desde Guayaquil, Ecuador hasta Valdivia, Chile (Chirichigno 1974). Estas especies tienen una gran similitud en dieta (Berríos & Vargas 2004). No hay registros parasitarios para *S. gigas* en Chile. No obstante, los hay en el Perú (Farfán et al. 1993, Tantaleán & Huiza 1994), y para *S. viridis* en Chile (Díaz & George-Nascimento 2002). En general, el conocimiento sobre el parasitismo de peces intermareales en Chile es de reciente data (i.e., Aldana et al. 2002, Díaz & George-Nascimento 2002, Muñoz et al. 2002). La variabilidad espacial o temporal en las infracomunidades parasitarias ha sido evaluada a través de la similitud en la composición, diversidad u otros índices comunitarios entre sitios de estudio (Bush & Holmes 1986, Kennedy et al. 1986, Balboa & George-Nascimento 1998, Garcías et al. 2001, Díaz & George-Nascimento 2002, Timi & Poulin 2003, González & Poulin 2005). Estos estudios sugieren una variabilidad composicional relativamente alta y una baja variabilidad en las

propiedades agregadas en las comunidades de parásitos en peces (Garcías et al. 2001, Díaz & George-Nascimento 2002).

En general, la composición de las comunidades de parásitos se considera que refleja la ecología actual, rasgos fisiológicos e historia evolutiva (filogenia) de los hospedadores (Vickery & Poulin 1998). En peces marinos existen numerosos estudios donde se examina el papel del tamaño del cuerpo del hospedador (longitud total) como un predictor relevante de las variaciones en la riqueza, abundancia, diversidad y composición de las infracomunidades de parásitos (i.e., Poulin & Rohde 1997, Grutter & Poulin 1998, Díaz & George-Nascimento 2002). Diversos otros estudios han examinado el papel de la dieta del hospedador (Muñoz et al. 2001, Aldana et al. 2002, Muñoz et al. 2002, Pardo-Gandarillas et al. 2004), hábitat (Grutter & Poulin 1998, Aldana et al. 2002), y distribución (Kennedy & Bush 1994, Cribb et al. 2002, González & Poulin 2005), para explicar las variaciones en composición de las comunidades de parásitos en peces. A pesar de esta variedad de antecedentes, son escasos los estudios que han evaluado las variaciones en las infracomunidades entre localidades espacialmente cercanas (Chávez et al. 2007), y por ende, su eventual efecto en su utilidad en la identificación de unidades poblacionales de hospedadores, las que tradicionalmente se han evaluado puntualmente y a escala geográfica. En términos generales, se espera que el alto grado de parentesco de los hospedadores y la cercanía de los sitios de estudio den como resultado una alta similitud entre las comunidades parasitarias.

#### MATERIALES Y MÉTODOS

Entre agosto y septiembre del año 2005, fueron recolectados un total de 134 ejemplares de *Scartichthys* spp. (88 ejemplares de *S. viridis* y 46 de *S. gigas*), mediante caña de pescar y carnada (lapa, pulpo y erizo), desde tres localidades localizadas al sur de Iquique, en la costa norte de Chile. Las localidades de muestreo más distantes entre sí estaban separadas por no más de 6 km lineales de costa, y fueron las localidades de Piedra Bonita (20°22' S), Los Verdes (20°23'46'' S) y Las

Pizarras (20°24'00'' S). Una vez capturados, cada ejemplar fue depositado individualmente en bolsas plásticas previamente rotuladas y llevados al laboratorio donde se preservaron a -20 °C hasta el censo de cada infracomunidad.

Una vez que los peces fueron descongelados, se les determinó su longitud total (cm). Para la recolección de parásitos se revisaron visualmente, a ojo desnudo, bajo lupa y microscopio, la piel, aletas, cavidad bucal y cámara branquial para la búsqueda de ectoparásitos. La inspección de endoparásitos se llevó a cabo mediante la disección de la masa visceral de cada individuo. Mediante un corte ventral se separó el tracto digestivo, y luego se tamizó el contenido de cada órgano interno, bajo la acción de agua a presión en un cilindro plástico con una malla de 0,350 mm de luz en el fondo. El material retenido en el tamiz se examinó bajo lupa para recolectar los parásitos, los que fueron fijados en formalina al 5% para su posterior determinación taxonómica, al nivel más bajo posible. Luego de la determinación taxonómica y conteo de los parásitos, la magnitud de las parasitosis en las muestras fue descrita mediante la prevalencia (porcentaje de individuos huéspedes parasitados, Margolis et al. 1982), para cada especie hospedadora por separado. En cada infracomunidad se calculó la abundancia total como la suma de individuos parásitos de todos los taxa, y la riqueza como el número de taxa parásitos (Holmes & Price 1986). Para calcular el índice de diversidad se utilizó el coeficiente de Brillouin porque es el índice apropiado para circunstancias en la que se ha efectuado un censo comunitario. La dominancia fue calculada con el índice de Berger-Parker porque es de fácil interpretación y de uso común en ecología parasitaria (Magurran 1988). La composición fue evaluada como un vector de abundancias relativas expresadas como porcentaje del total de individuos parásitos que cada taxon aportaba en cada infracomunidad. Luego se realizó un análisis de correspondencia (AC) mediante el método de promediación recíproca, que permitió ordenar las infracomunidades en una dimensión. La composición de las infracomunidades se representa a través de los puntajes de los taxa en el eje de la ordenación, cuyas unidades son desviaciones estándar ( $\times 100$ ) de la tasa de reemplazo de los taxa a lo largo del gradiente

(Jongman et al. 1995, Legendre & Legendre 1998). Para realizar los AC se excluyó a dos taxa (*Lacistorhynchus* sp. y *Neobenedenia* sp., Tabla 1), debido a que este tipo de análisis es sensible a especies raras y escasas, y porque dichas especies modifican en demasía los puntajes de la ordenación (Jongman et al. 1995). La determinación taxonómica de los hospedadores siguió los criterios de Oyarzún & Pequeño (1989) y Williams (1990).

Se evaluó si había diferencias en la longitud total de los peces entre las localidades, a través de análisis de la varianza de una vía para cada especie hospedadora (Sokal & Rohlf 1981). En cada localidad de estudio se comparó la prevalencia de cada parasitosis entre especies de hospedadores en los taxa más prevalentes y abundantes, a través de tablas de contingencia de  $2 \times 2$  y su significancia fue evaluada mediante la prueba de Chi-cuadrado o con la prueba exacta de Fisher (Zar 1996). La posible influencia de la longitud corporal de los hospedadores en las variaciones en las propiedades agregadas de las infracomunidades (abundancia total, riqueza de especies, diversidad y dominancia) se evaluó primero mediante el coeficiente de correlación de Spearman. Luego, se efectuaron análisis de varianza de la longitud total y de los descriptores comunitarios, donde la especie de hospedador era el factor principal y considerado un efecto fijo, y la localidad un efecto aleatorio. Por esto, el modelo de ANDEVA es mixto, y las pruebas de F aplicadas consideran la metodología propuesta en Zar (1996).

## RESULTADOS

La longitud total de *S. viridis* en las muestras fluctuó entre 103 y 272 mm, y entre 70 y 250 mm en *S. gigas* (Tabla 2). Los ejemplares muestreados de *S. viridis* en el conjunto de las tres localidades poseían en promedio mayor longitud total que *S. gigas* ( $F_{1,132} = 20,9$ ;  $P < 0,01$ ). No hubo variaciones significativas de la longitud total de los peces entre las localidades ( $F_{2,2} = 6,75$ ;  $P = 0,87$ ; Tabla 1).

De los 134 huéspedes examinados, 133 estaban parasitados. En ellos se recolectaron 14 taxa, de los cuales siete eran endoparásitos y siete ectoparásitos, con un total de 2.110



TABLA 2

Promedio (desviación estándar) de la abundancia, riqueza, diversidad, dominancia y composición de las infracomunidades de parásitos (puntajes de la ordenación por AC), longitud total, y coeficiente de correlación de Spearman con la longitud total (mm) para *S. viridis* y *S. gigas*. n = número de observaciones

Localidad	Piedra bonita	Los Verdes	Las Pizarras	r <sub>s</sub>	Valor de P	Piedra bonita			r <sub>s</sub>	Valor de P
						Los Verdes	Las Pizarras	Los Verdes		
Especie	<i>S. viridis</i>									
										<i>S. gigas</i>
n	31	32	24	87		17	17	12	46	
Abundancia	13,5 (9,8)	15,4 (10,2)	12,8 (11,2)	0,54	<0,001	13,6 (12,9)	26,6 (27,9)	15,8 (15,9)	0,16	0,298
Riqueza	2,4 (0,9)	2,9 (1,4)	2,5 (1,2)	0,32	0,002	2,6 (0,9)	3,7 (2,3)	2,8 (1,2)	0,21	0,169
Diversidad	0,6 (0,4)	0,8 (0,5)	0,6 (0,5)	0,25	0,017	0,7 (0,4)	0,9 (0,4)	0,6 (0,4)	0,20	0,177
Dominancia	0,4 (0,3)	0,4 (0,3)	0,5 (0,4)	-0,03	0,758	0,4 (0,3)	0,3 (0,3)	0,5 (0,3)	-0,12	0,414
Composición	75,1 (68,7)	75,0 (47,9)	59,3 (42,2)	0,20	0,058	105,6 (83,8)	47,3 (20,9)	41,5 (13,1)	-0,08	0,590
Longitud Total	205 (37)	226 (38)	226 (22)			162 (45)	194 (48)	208 (32)		

individuos ( $\bar{x} = 15,8$ ; DE = 14,9; n = 134; Tabla 2). En *S. viridis* se encontraron 1.237 parásitos pertenecientes a 13 taxa, de los cuales seis eran ectoparásitos y siete endoparásitos, mientras que en *S. gigas* se encontraron 873 parásitos pertenecientes a 13 taxa. De ellos, siete eran ectoparásitos y seis endoparásitos (Tabla 2).

Las comunidades componentes de parásitos de ambas especies de *Scartichthys* mostraron una gran similitud ya que el 85,7 % de los 14 taxa eran compartidos. Al comparar la prevalencia entre especies de hospedadores se observó que *S. gigas* presentó mayor prevalencia de *Proctoeces* sp. ( $\chi^2 = 4,51$ ; g.l.= 1; P = 0,0337), de *Acanthochondria* sp. ( $\chi^2 = 6,10$ ; g.l.= 1; P = 0,0135), de *Corynosoma* sp. ( $\chi^2 = 26,09$ ; g.l.= 1; P < 0,0001) y de *Johnstonmawsonia* sp. ( $\chi^2 = 10,94$ ; g.l.= 1; P = 0,0009). En *S. viridis*, *Lepidauchen* sp. era más

prevalente que en *S. gigas* ( $\chi^2 = 9,86$ ; g.l.= 1; P = 0,0017). Al comparar entre especies de hospedador para cada localidad, se encontró que en Los Verdes había mayor prevalencia de *Corynosoma* sp. en *S. gigas* ( $\chi^2 = 12,50$ ; g.l.= 1; P = 0,0004) y de *Lepidauchen* sp. en *S. viridis* ( $\chi^2 = 10,04$ ; g.l.= 1; P = 0,0015). En Las Pizarras, *S. gigas* presentó mayor prevalencia de *Corynosoma* sp. que en *S. viridis* ( $\chi^2 = 10,48$ ; g.l.= 1; P = 0,0012), y de *Johnstonmawsonia* sp. ( $\chi^2 = 11,39$ ; g.l.= 1; P = 0,0007). En Piedra Bonita no se registraron diferencias en prevalencia entre especies de hospedadores en los taxa más frecuentes (ver Tabla 2).

La correspondencia de los taxa parasitarios y de los hospedadores mostró un valor propio de 0,76 y una extensión de 2,8 desviaciones estándar, lo que indica que gran parte de las infracomunidades están distribuidas en un estrecho rango de valores (Fig. 1).

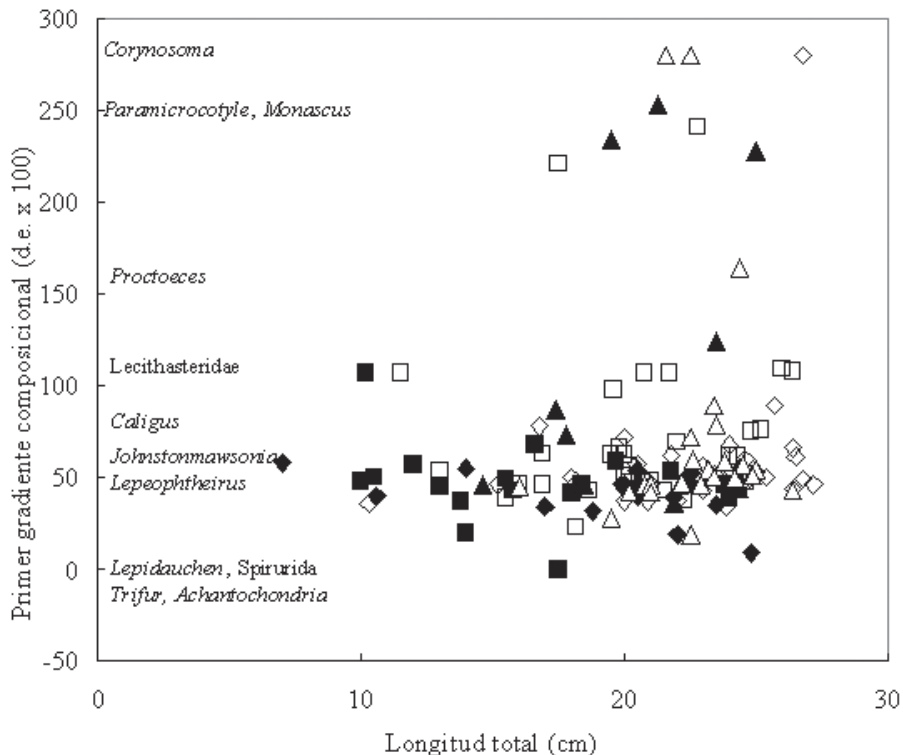


Fig. 1: Relación entre el primer gradiente composicional (expresado en unidades de desviación estándar x 100) del Análisis de Correspondencia (AC) de las infracomunidades de parásitos de *S. viridis* (símbolos negros) y *S. gigas* (símbolos blancos), y la longitud total de los hospedadores (cm), según localidad de muestreo. Piedra bonita (triángulos), Los Verdes (círculos) y Las Pizarras (cuadrados).

Relationship between the first compositional gradient (expressed in standard deviation units x 100) from Correspondence Analysis (CA) of the parasite infracomunidades in *S. viridis* (black symbols), and *S. gigas* (white symbols), and the host body length (cm) according to sampling locality. Piedra bonita (triangles), Los Verdes (circles), and Las Pizarras (squares).



La abundancia, la riqueza y la diversidad estuvieron correlacionadas positivamente con la longitud total en *S. viridis* (Tabla 2). En cambio, ninguno de los descriptores infracomunitarios reveló estar significativamente correlacionado con la longitud total en *S. gigas*.

No se observaron diferencias significativas entre especies de hospedadores en ninguno de los descriptores infracomunitarios (abundancia  $F_{1,128} = 3,45$ ,  $P = 0,0654$ ; riqueza:  $F_{1,128} = 3,54$ ,  $P = 0,0622$ ; diversidad  $F_{1,128} = 0,32$ ;  $P = 0,5722$ ; dominancia  $F_{1,128} = 0,22$ ;  $P = 0,6428$ ; composición  $F_{1,127} = 0,95$ ;  $P = 0,3326$ ). No se observaron variaciones significativas de los descriptores infracomunitarios entre localidades (abundancia  $F_{2,2} = 1,36$ ;  $P = 0,4233$ ; riqueza:  $F_{2,2} = 6,68$ ;  $P = 0,1301$ ; diversidad  $F_{2,2} = 7,37$ ;  $P = 0,1195$ ; dominancia  $F_{2,2} = 4,24$ ;  $P = 0,1907$ ; composición  $F_{2,2} = 1,24$ ;  $P = 0,4468$ ).

#### DISCUSIÓN

La alta similitud observada en las comunidades parasitarias, tanto entre localidades como entre especies de hospedadores, sugiere que las condiciones ecológicas de las localidades y la biología de ambas especies de peces son muy similares. En parte, este resultado no debe sorprender ya que es usual que los hospedadores cercanamente emparentados presenten faunas parasitarias similares no solo porque la composición de las comunidades de parásitos frecuentemente está asociada a los eventos filogenéticos del linaje de hospedadores (Thoney 1991, Luque et al. 1996, Takemoto et al. 1996), sino que además, no es inusual que las especies congénéricas posean un grado importante de similitud ecológica. Por ejemplo, la presencia de endoparásitos comunes a ambas especies de hospedadores se podría deber a que poseen dietas similares, aunque los datos no fueron analizados en ese sentido. En todo caso, el único registro de la dieta de estas especies señala una muy alta similitud en la misma zona de este estudio (Berríos & Vargas 2004). Al respecto, Muñoz et al. (2002) evaluaron la dieta de *Bovichthys chilensis* Regan 1914, en diferentes localidades, donde los peces presentaron dietas similares y no tenían parasitofaunas similares. De hecho, Aldana et al. (2002) y Pardo-Gandarillas et al. (2004) señalan una escasa y compleja relación cuantitativa entre la composición de la dieta y del

parasitismo en los peces intermareales *Girella laevis* (Tschudi 1846), *Graus nigra* Philippi 1887 y *Gobiesox marmoratus* Jenyns 1842. En consecuencia, no es aconsejable generalizar acerca de la relación entre la dieta y el parasitismo transmitido tróficamente. Otros estudios indican que la presencia de ciertas especies parásitas ocurre en determinados estados ontogenéticos del hospedador (Polyanski 1961, Williams & Jones 1994), y que aparentemente los juveniles presentan grandes variaciones en su parasitofauna, aun cuando se comparan grupos de peces de localidades muy cercanas y que además presentan dietas similares (Muñoz et al. 2001). A pesar de la alta similitud de los patrones encontrados en ambas especies de hospedadores, se destaca la diferencia en la correlación entre la longitud total y los descriptores de las infracomunidades (a excepción de la dominancia, ver Tabla 2). Estas diferencias podrían ser el reflejo de que en *S. viridis*, habría variaciones ontogenéticas más marcadas de la dieta y del uso del hábitat que en *S. gigas*. Sin embargo, esta hipótesis requiere de evaluaciones conjuntas de dichos aspectos.

Las variaciones de las infracomunidades parasitarias entre localidades cercanas han sido tema de estudio solo recientemente: en el pez pelágico *Engraulis ringens* Jenyns 1842 en Chile y en el pez bentónico *Mullus surmuletus* Linnaeus 1758 en España (Chávez et al. 2007, Ferrer-Castelló et al. 2007). Con resultados contrapuestos y métodos distintos, ambos estudios someten a prueba la hipótesis que las muestras de hospedadores están compuestas de individuos que han estado expuestos a condiciones de pequeña escala (en el rango de a lo más, unos pocos kilómetros), en que la transmisión de los parásitos no varía significativamente. De hecho, el problema es que en general no se conoce cuál es la escala espacial relevante para estudiar la variación de estos sistemas biológicos. Menos se sabe si dicha escala es o no similar entre el ambiente intermareal, el pelágico, el submareal o el batial. En consecuencia, los resultados de este estudio indican que sitios similares separados por pocos kilómetros forman parte de una misma unidad hospedador-parásito, al menos en el caso de *Scartichthys* en el intermareal, así como en el caso de *E. ringens* en el ecosistema pelágico del sistema de la corriente de Humboldt del norte de Chile (Chávez et al. 2007).

La alta aunque menor similitud parasitaria con *S. viridis* provenientes de la costa de Chile central puede ser entendida por la mayor distancia entre los sitios de estudio (Oliva & González 2005). Allí se registraron ocho taxa de metazoarios parásitos, cinco de los cuales son compartidos con los hallados en este estudio, por ejemplo: *Paramicrocotyle moyanoi* Villalba & Fernández 1986, *Neobenedenia* sp., *Lepeophtheirus* sp., Lecithasteridae gen. sp. (llamado Digeneo 1 en Díaz & George-Nascimento 2002), entre otros. Además, como en este estudio, la longitud total del hospedador fue un predictor relevante de las variaciones en riqueza, abundancia y diversidad de las infracomunidades, y de *Lepeophtheirus* sp. Sin embargo, hay diferencias notables en la prevalencia del hirudíneo *Oceanobdella* sp., y en que la abundancia de ningún otro taxon estuvo correlacionada con la longitud total de *S. viridis* (ver Jenyns 184 Díaz & George-Nascimento 2002).

Los resultados sugieren que futuros estudios en esta u otras unidades análogas podrían ver mejorada su interpretación al enmarcarse en un contexto coevolutivo, por lo cual, debieran contemplar mediciones locales de las condiciones ecológicas que rodean a los hospedadores y parásitos, con lo cual se podría evaluar la estructura del mosaico geográfico de la especialización (Thompson 1994). En forma similar, si en este caso se hubiese tenido antecedentes acerca de las relaciones filogenéticas de los hospedadores, más que de su afinidad taxonómica, se podría haber evaluado de mejor forma el efecto potencial de las diferencias de pequeña escala que afectan al sistema en estudio.

#### AGRADECIMIENTOS

A Gabriela Muñoz, a Karen González y a las observaciones realizadas por los evaluadores, que permitieron mejorar sustantivamente este manuscrito. Al financiamiento parcial del proyecto FONDECYT 150528.

#### LITERATURA CITADA

- ALDANA M, J PULGAR, F OGALDE & F P OJEDA (2002) Morphometric and parasitological evidence for ontogenetic and geographical dietary shifts in intertidal fishes. *Bulletin of Marine Science* 70: 55-74.
- BALBOA L & M GEORGE-NASCIMENTO (1998) Variaciones ontogenéticas y entre años de las infracomunidades de parásitos metazoos de dos especies de peces marinos de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 27-37.
- BERRÍOS V & M VARGAS (2004) Estructura trófica de la asociación de peces intermareales de la costa rocosa del norte de Chile. *Revista de Biología Tropical* 52: 201-212.
- BUSH A & JC HOLMES (1986) Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Canadian Journal of Zoology* 64: 132-141.
- CHÁVEZ RA, IM VALDIVIA & ME OLIVA (2007) Local variability in metazoan parasites of the pelagic fish species, *Engraulis ringens*: implications for fish stock assessment using parasites as biological tags. *Journal of Helminthology* 81: 113-116.
- CHIRICHIGNO N (1974) Clave para identificar los peces marinos del Perú. Instituto del Mar del Perú (Perú) 44: 1-387.
- CRIBB T, R BRAY, T WRIGHT & S PICHELIN (2002) The trematodes of groupers (Serranidae: Epinephelinae): knowledge, nature and evolution. *Journal of Parasitology* 78: 630-640.
- DÍAZ F & M GEORGE-NASCIMENTO (2002) Estabilidad temporal de las infracomunidades de parásitos en la borrachilla *Scartichthys viridis* (Valenciennes, 1836) (Pisces: Blenniidae) en la costa central de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 641-649.
- FARFÁN C, J LUQUE, L LLICÁN & L TERÁN (1993) Una aproximación a la ecología parasitaria de *Acanthochoondria sicyasis* (Kroyer, 1863) en *Scartichthys gigas* (Pisces: Blenniidae). *Boletín de Lima (Perú)* 89: 16-22.
- FERRER-CASTELLÓ E, JA RAGA & FJ AZNAR (2007) Parasites as fish population tags and pseudoreplication problems: the case of striped red mullet *Mullus surmuletus* in the Spanish Mediterranean. *Journal of Helminthology* 81: 169-178.
- GARCÍAS F, R MENDOZA & M GEORGE-NASCIMENTO (2001) Variaciones entre años en composición y diversidad de las infracomunidades de parásitos metazoos de la corvina *Cilus gilberti* (Pisces: Sciaenidae) en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 833-840.
- GONZÁLEZ MT & R POULIN (2005) Spatial and temporal predictability of the parasite community structure of a benthic marine fish along its distributional range. *International Journal for Parasitology* 35: 1369-77.
- GRUTTER A & R POULIN (1998) Intraspecific and interspecific relationships between host size and the abundance of parasitic larval gnathiid isopods on coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* 164: 263-271.
- HOLMES JC & PW PRICE (1986) Communities of parasites. En: Anderson DJ & J Kikkawa (eds) *Community ecology: patterns and processes*: 187-213. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.
- JONGMAN R, C TER BRAAK & O VAN TONGEREN (1995) *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, New York, New York. 299 pp.



- KENNEDY CR, A BUSH & J AHO (1986) Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? *Parasitology* 93: 205-215.
- KENNEDY CR & A BUSH (1994) The relation between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. *Parasitology* 109: 187-196.
- LEGENDRE P & L LEGENDRE (1998) Numerical ecology. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands. 853 pp.
- LUQUE J, J AMATO & R TAKEMOTO (1996) Comparative analysis of the communities of metazoan parasites of *Orthopristis ruber* and *Haemulon steindachneri* (Osteichthyes: Haemulidae) from the southeastern Brazilian littoral. I. Structure and influence of the size and sex of the hosts. *Revista Brasileira de Biologia* 56: 279-292.
- MAGURRAN E (1988) Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 175 pp.
- MANN G (1954) Vida de los peces en aguas chilenas. Ministerio de Agricultura, Gobierno de Chile, Santiago, Chile. 342 pp.
- MARGOLIS L, W ESCH, JC HOLMES, AM KURIS & A 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.
- MICHELI F, KL COTTINGHAM, J BASCOMPTE, ON BJORNSTAD, GL ECKERT, JM FISCHER, TH KEITH, BE KENDALL, JL KLUG & JA RUSAK (1999) The dual nature of community variability. *Oikos* 85: 161-169.
- MUÑOZ A & FP OJEDA (1997) Feeding guild structure of a rocky intertidal fish assemblage in central Chile. *Environmental Biology of Fishes* 49: 471-479.
- MUÑOZ A & FP OJEDA (2000) Ontogenetic changes in the diet of the herbivorous *Scartichthys viridis* in a rocky intertidal zone in central Chile. *Journal of Fish Biology* 56: 986-998.
- MUÑOZ G, F GARCÍAS, V VALDEBENITO & M GEORGE-NASCIMENTO (2001) Parasitofauna y alimentación de *Notothenia c.f. angustata* Hutton, 1875 (Pisces: Nototheniidae) del intermareal de dos localidades del Golfo de Arauco, Chile. *Boletín Chileno de Parasitología (Chile)* 56: 29-33.
- MUÑOZ G, V VALDEBENITO & M GEORGE-NASCIMENTO (2002) La dieta y la fauna de parásitos metazoos del torito *Bovichthys chilensis* Regan 1914 (Pisces: Bovichthyidae) en la costa de Chile centro-sur: variaciones geográficas y ontogenéticas. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 661-671.
- OJEDA FP & A MUÑOZ (1999) Feeding selectivity of the herbivorous fish *Scartichthys viridis*: effects on macroalgal community structure in a temperate rocky intertidal coastal zone. *Marine Ecology Progress Series* 184: 219-229.
- OLIVA ME & MT GONZÁLEZ (2005) The decay of similarity over geographical distance in parasite communities of marine fishes. *Journal of Biogeography* 32: 1327-1332.
- OYARZÚN F & G PEQUEÑO (1989) Sinopsis de Blenniidae de Chile (Osteichthyes: Perciformes). *Gayana Zoológica (Chile)* 53: 3-40.
- PARDO-GANDARILLAS MC, F GARCÍAS & M GEORGE-NASCIMENTO (2004) La dieta y la fauna de endoparásitos del pejesapo *Gobiesox marmoratus* Jenyns, 1842 (Pisces: Gobiesocidae) en el litoral central de Chile están conectadas pero no correlacionadas. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 627-637.
- POLYANSKI YuI (1961) Ecology of parasites of marine fishes. En: Dogiel VA, GK Petrushevski & YuI Polyanski (eds) *Parasitology of fishes*: 48-83. Oliver & Boyd, Edinburgh, United Kingdom.
- POULIN R & K ROHDE (1997) Comparing the richness of metazoan ectoparasite communities of marine fishes: controlling for host phylogeny. *Oecologia* 110: 278-283.
- SOKAL R & J ROHLF (1981) *Biometry*. Second edition. W.H. Freeman & Company, San Francisco, California, USA. 859 pp.
- TAKEMOTO R, J AMATO & J LUQUE (1996) Comparative analysis of the metazoan parasite communities of leatherjackets, *Oligoplites palometa*, *O. saurus* and *O. saliens* (Osteichthyes: Carangidae) from Sepetiba bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biología* 56: 639-650.
- TANTALEÁN M & A HUIZA (1994) Sinopsis de los parásitos de peces marinos de la costa peruana. *Biotempo (Perú)* 1: 53-101.
- THOMPSON JN (1994) *The coevolutionary process*. Chicago University Press, Chicago, Illinois, USA. 376 pp.
- THONEY D (1991) Population dynamics and community analysis of the parasite fauna of juvenile spot *Leiostomus xanthurus* (Lacepede), and Atlantic croaker *Micropogonias undulatus* (Linnaeus), (Sciaenidae) in two estuaries along the middle Atlantic coast of the United States. *Journal of Fish Biology* 39: 515-534.
- TIMI JT & R POULIN (2003) Parasite community structure within and across host populations of a marine pelagic fish: how repeatable is it? *International Journal for Parasitology* 33: 1353-1362.
- VICKERY W & R POULIN (1998) Parasite extinction and colonization and the evolution of parasite communities: a simulation study. *International Journal for Parasitology* 28: 727-737.
- WILLIAMS J (1990) Phylogenetic relationships and revision of the blennioid fish genus *Scartichthys*. *Smithsonian Contributions to Zoology* 492: 1-30.
- WILLIAMS H & A JONES (1994) *Parasitic worms of fish*. Taylor & Francis Ltd., London, United Kingdom. 593 pp.
- ZAR H (1996) *Biostatistical analysis*. Third edition. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, USA. 662 pp.

