



Universidad de Concepción

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas



Co-invasión y *spillover* de ectoparásitos en la comunidad de roedores nativos e invasores del Santuario de la Naturaleza Península Hualpén, sur de Chile

Seminario de Título presentado a la  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Para optar al título de Bióloga

**Victoria Valentina Guajardo Castro**

Concepción, marzo de 2026



Este Seminario de Título ha sido desarrollado en el Departamento de Zoología,  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.



Prof. Guía

Dra. Lucila Moreno Salas

Prof. Co-guía

Dr. Richard Thomas Sánchez

Prof. Evaluadores

Dr. Pablo Oyarzún Ruiz

Dra. Adriana Santodomingo Santodomingo

Prof. Coordinador Seminario de Título

Dr. Víctor Hernández Santander

Concepción, marzo de 2026

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo no es sólo el resultado de horas de estudio, lectura y análisis, sino también del amor, el apoyo y la confianza que me han brindado las personas que me han acompañado en este camino.

Quiero agradecer desde lo más profundo de mi corazón a mis padres, Tatiana y Vladimir. Gracias por haber priorizado desde siempre mi educación y por brindarme las herramientas para poder estudiar en las mejores condiciones posibles. Gracias por cada palabra de aliento, por confiar en mí incluso cuando yo dudaba. Gracias por sostenerme en momentos difíciles, por escucharme en la angustia, por acompañarme en cada pequeño avance y por celebrar cada logro como propio. Gracias por amarme incondicionalmente y por regalarme la hermosa familia que somos. Sin ustedes este logro no hubiese sido posible.

A mi hermana Antonia, por ser mi compañera y cómplice en la vida desde siempre. Tu presencia en mi vida es uno de mis mayores regalos. Gracias por darme tu cariño incondicional a tu manera y por abrazarme cuando las palabras no eran suficiente. Gracias por recordarme que siempre nos tendremos la una a la otra sin importar lo que pase. Gracias por acompañarme a tu manera, por confiar en mí y sentir orgullo de mis logros.

A mi pareja Sebastián, gracias por tu infinita paciencia, por tus abrazos en días de frustración y por escucharme horas hablar sobre pulgas y garrapatas sin perder el interés. Gracias por creer en mí, por tu contención y por cada palabra de ánimo. Gracias por caminar a mi lado, por celebrar cada paso en este proceso y por sostener mis sueños como si fueran tuyos. Tu apoyo y amor día a día fueron un pilar fundamental para poder llegar hasta aquí.

A mis amigos Agustín y Constanza, gracias por brindarme su amistad, por estar presentes, por cada conversación, por sus palabras de aliento, y por aligerar la carga académica recordando que siempre hay un espacio para reír, incluso en medio de la tesis.

Agradezco profundamente al Laboratorio de Ecología de Parásitos. Gracias a mis compañeras y compañeros de laboratorio, por su ayuda en terreno, por sus consejos, por el aprendizaje compartido y por su compañerismo.

A la Dra. Lucila Moreno, quiero agradecer profundamente su guía, su entrega y generosidad a lo largo de mi formación. Gracias por su rigurosidad, por su paciencia y su constante disposición a enseñar. Gracias por orientarme, por confiar en mí y por impulsarme a crecer académica y personalmente. Asimismo, valoro profundamente su cercanía, apoyo y dedicación, los cuales fueron fundamentales para llevar a cabo este trabajo.

Al Dr. Richard Thomas, por su ayuda como mi profesor co-guía, por su constante apoyo a lo largo de este proceso. Destaco especialmente su dedicación y compromiso con mi aprendizaje, procurando siempre que comprendiera en profundidad cada etapa del trabajo. Su vocación por la enseñanza, junto con su disposición, consejos y cordialidad fueron fundamentales para esta investigación y para mi formación académica.

Al Dr. Pablo Oyarzún, agradezco su apoyo, su disposición permanente y sus aportes durante este proceso. Gracias por sus palabras de orientación, por su compromiso con mi formación y por compartir con generosidad sus conocimientos.

Finalmente, también agradezco al proyecto de la Universidad de Concepción por el financiamiento otorgado, el cual hizo posible la realización de este estudio. Asimismo, expreso mi sincero agradecimiento a Don Ricardo León, encargado de la Estación de Biología Terrestre de la Universidad de Concepción, por su valioso apoyo en terreno, su constante buena disposición y amabilidad, que fueron fundamentales durante el desarrollo del trabajo de campo.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	11
<b>ABSTRACT</b> .....	13
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	15
Invasiones biológicas: etapas y procesos ecológicos .....	15
De la invasión a la co-invasión.....	17
Importancia de la especificidad y el parentesco en las invasiones biológicas.....	19
Invasión del género <i>Rattus</i> .....	21
Perturbación antrópica e invasiones biológicas.....	24
<b>HIPÓTESIS</b> .....	27
Hipótesis de trabajo 1: .....	27
Hipótesis de trabajo 2: .....	27
<b>OBJETIVOS</b> .....	28
Objetivo general: .....	28
Objetivos específicos.....	28
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	29
1. Área de estudio .....	29
2. Captura de micromamíferos y recolección de ectoparásitos .....	29
4. Evaluación del grado de especialización trófica.....	32
5. Cálculo de prevalencia, abundancia e intensidad de ectoparásitos .....	33

6.	Evaluación de similitud entre comunidades de ectoparásitos y ocurrencia de co-invasión.....	33
	<b>RESULTADOS</b> .....	36
	Hallazgos generales .....	36
	Identificación de especies de ectoparásitos .....	37
	Evaluación del grado de especialización trófica.....	42
	Prevalencias, abundancias e intensidades medias de ectoparásitos.....	44
	Evaluación de similitud entre comunidades de ectoparásitos .....	50
	<b>DISCUSIÓN</b> .....	57
	Ectoparásitos asociados a roedores nativos e invasores .....	57
	Grado de especialización trófica.....	64
	Prevalencia, abundancia e intensidad de ectoparásitos .....	65
	Similitud entre comunidades de ectoparásitos.....	66
	Limitaciones .....	68
	<b>CONCLUSIÓN</b> .....	69
	<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	71

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Ácaros extraídos desde roedores nativos e invasores en el SNPH. A. *Derrickiella expansus*; B. *Proschoengastia* sp.; C. Linstrophoridae sp. 1; D. Linstrophoridae sp. 2; E. *Quadrasetta* sp. y F. *Hoffmannina* sp. Observaciones bajo microscopio óptico con aumento de 10x. Fuente: elaboración propia..... 38
- Figura 2.** Ácaros extraídos desde roedores nativos e invasores en el SNPH. A. Macrochelidae sp 1; B. *Gigantolaelaps wolffsohni*; C. *Laelaps* ca. *galliarii*; D. *Ornithonyssus* ca. *bacoti* y E. *Androlaelaps fahrenheitzi*. Observaciones bajo microscopio óptico con aumento de 4x. Fuente: elaboración propia..... 39
- Figura 3.** Pulgas nativas extraídas desde roedores nativos e invasores en el SNPH. A. *Ctenoparia jordani*; B. *Ctenoparia inopinata*; C. *Sphinctopsylla ares*; D. *Neotyphloceras crassispina*; E. *Tetrapsyllus rhombus* y F. *Tetrapsyllus tantillus*. Ejemplar A observado con lupa estereoscópica con aumento de 5x. Ejemplares B, C, D, E y F observados bajo microscopio óptico con aumento de 10x. Fuente: elaboración propia. .... 40
- Figura 4.** Piojos extraídos desde roedores nativos e invasores en el SNPH. A. *Polyplax spinulosa*; B. *Hoplopleura andina* y C. *Hoplopleura travassosi*. Observaciones bajo microscopio óptico con aumento de 10x. Fuente: elaboración propia. .... 41
- Figura 5.** Garrapatas *Ixodes sigelos* y sus estadios, extraídas desde roedores nativos e invasores en el SNPH. A. Ninfa; B. Larva; C. Adulto y D. Surco anal convexo característico para identificación taxonómica de la especie. Ejemplar A, C y D observados con lupa estereoscópica con aumentos de 3x, 2,5x y 5x, respectivamente. Ejemplar B observado bajo microscopio óptico con aumento de 10x. Fuente: elaboración propia. .... 42

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Micromamíferos capturados por especie durante las campañas de muestreo en el SNPH entre abril de 2024 y diciembre de 2025. ....	36
<b>Tabla 2.</b> Ectoparásitos recolectados por tipo (ácaros, garrapatas, piojos y pulgas) durante las campañas de muestreo realizadas en el SNPH entre abril de 2024 y diciembre de 2025.....	37
<b>Tabla 3.</b> Índice de especificidad para las especies de ectoparásitos registradas en el SNPH. Se presenta el número de especies hospedadoras utilizadas (N° de especies hospederas) y el índice STD para los taxones de parásitos encontrados. Los valores se muestran agrupados por tipo de ectoparásito (ácaros, garrapatas, piojos y pulgas). Valores más altos de STD indican un mayor grado de amplitud taxonómica en el uso de hospedadores, mientras que valores bajos sugieren mayor especialización. ....	43
<b>Tabla 4.</b> Parámetros generales de prevalencia, abundancia e intensidad medias ( $\pm$ IC 95%, $\alpha=0,05$ ) de ácaros recolectados en el SNPH.....	44
<b>Tabla 5.</b> Prevalencia (%), abundancias e intensidades medias ( $\pm$ IC 95%, $\alpha=0,05$ ) de especies de ácaros recolectadas de roedores nativos e invasores (IC 95%, $\alpha=0,05$ ) en el SNPH. La prevalencia se expresa como el porcentaje de roedores parasitados, la abundancia media como el número promedio de parásitos por roedor examinado y la intensidad media como el número promedio de parásitos por roedor parasitado (P%=Prevalencia; AM= Abundancia media; IM= Intensidad media). ....	46
<b>Tabla 6.</b> Parámetros generales de prevalencia, abundancia e intensidad medias ( $\pm$ IC 95%, $\alpha=0,05$ ) para pulgas recolectadas en el SNPH.....	47
<b>Tabla 7.</b> Prevalencia (%), abundancias e intensidades medias ( $\pm$ IC 95%, $\alpha=0,05$ ) de pulgas recolectadas de roedores nativos e invasores (IC 95%, $\alpha=0,05$ ) en el SNPH. La prevalencia se expresa como el porcentaje de roedores parasitados, la abundancia media como el número promedio de parásitos por roedor examinado y la intensidad media como el número promedio de parásitos por roedor parasitado (P%=Prevalencia; AM= Abundancia media; IM= Intensidad media). ....	48

<b>Tabla 8.</b> Parámetros generales de prevalencia, abundancia e intensidad medias ( $\pm$ IC 95%, $\alpha=0,05$ ) de piojos recolectados en el SNPH. ....	49
<b>Tabla 9.</b> Prevalencia (%), abundancias e intensidades medias ( $\pm$ IC 95%, $\alpha=0,05$ ) de piojos recolectados de roedores nativos e invasores (IC 95%, $\alpha=0,05$ ) en el SNPH. La prevalencia se expresa como el porcentaje de roedores parasitados, la abundancia media como el número promedio de parásitos por roedor examinado y la intensidad media como el número promedio de parásitos por roedor parasitado (P%=Prevalencia; AM= Abundancia media; IM= Intensidad media). ....	49
<b>Tabla 10.</b> Prevalencia (%), abundancias e intensidades medias ( $\pm$ IC 95%, $\alpha=0,05$ ) de garrapatas recolectadas de roedores nativos e invasores (IC 95%, $\alpha=0,05$ ) en el SNPH. La prevalencia se expresa como el porcentaje de roedores parasitados, la abundancia media como el número promedio de parásitos por roedor examinado y la intensidad media como el número promedio de parásitos por roedor parasitado. ....	50
<b>Tabla 11.</b> Resultados del análisis ANOSIM que evalúa las diferencias en la composición entre <i>A. olivacea</i> , <i>O. longicaudatus</i> y <i>Rattus</i> spp. Se muestran el número de permutaciones realizadas (N), el rango medio dentro de los grupos, el rango medio entre grupos, el estadístico <i>R</i> y el valor de significancia de <i>p</i> . ....	51
<b>Tabla 12.</b> Resultados del análisis ANOSIM que evalúa las diferencias en la composición entre los grupos de roedores nativos e invasores. Se muestran el número de permutaciones realizadas (N), el rango medio dentro de los grupos, el rango medio entre grupos, el estadístico <i>R</i> y el valor de significancia de <i>p</i> . ....	51
<b>Tabla 13.</b> Resultado de análisis SIMPER basado en el índice de disimilitud de Bray-Curtis, mostrando las especies de ectoparásitos que contribuyen en mayor medida a la disimilitud entre <i>Oligoryzomys longicaudatus</i> y <i>Rattus</i> spp. en el SNPH. Se indica la contribución porcentual individual y acumulada de cada especie, junto con su abundancia media en cada grupo. ....	53
<b>Tabla 14.</b> Resultado de análisis SIMPER basado en el índice de disimilitud de Bray-Curtis, mostrando las especies de ectoparásitos que contribuyen en mayor medida a la disimilitud	

entre *Abrothrix olivacea* y *Rattus* spp. en el SNPH. Se indica la contribución porcentual individual y acumulada de cada especie, junto con su abundancia media en cada grupo.... 54

**Tabla 15.** Valores de  $p$  obtenidos en pruebas estadísticas de comparación de prevalencia, abundancia media e intensidad media de ácaros, garrapatas, piojos y pulgas entre especies de roedores nativos e invasores en el SNPH. Se presenta una comparación general entre los tres roedores y comparaciones pareadas entre grupos. Valores con negrita y asterisco (\*) indican diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ). Los guiones (-) corresponden a casos donde no fue posible hacer las comparaciones debido a ausencia de registros o valores muy bajos establecidos por el software Quantitative Parasitology..... 56

## RESUMEN

Las invasiones biológicas son una de las principales razones de cambio en la biodiversidad a nivel global, no sólo por el establecimiento de especies invasoras, sino también por la introducción secundaria de sus parásitos y las alteraciones que pueden generar en las redes parásito-hospedero nativas. En este contexto, pueden ocurrir procesos como la co-invasión, que tiene lugar cuando los parásitos introducidos logran establecerse en hospederos nativos, y el *spillover*, fenómeno mediante el cual los parásitos se transmiten entre hospederos, ya sea desde invasores hacia nativos o viceversa. Ambos procesos están modulados por factores como el grado de especificidad de los parásitos, la cercanía filogenética entre los hospederos y las condiciones ambientales. El presente estudio evaluó la ocurrencia de co-invasión y *spillover* de ectoparásitos entre roedores invasores del género *Rattus* (*Rattus rattus* y *Rattus norvegicus*) y roedores nativos (*Oligoryzomys longicaudatus* y *Abrothrix olivacea*) en el Santuario de la Naturaleza de la Península de Hualpén (SNPH), un ecosistema ubicado en una zona de transición entre el clima mediterráneo y el clima templado-frío en la Región del Biobío, Chile. Entre los años 2024 y 2025 se realizaron capturas de roedores mediante trampas Sherman y Tomahawk recolectándose ectoparásitos desde los individuos capturados. En total, se capturaron 171 roedores (47 invasores y 124 nativos), a partir de los cuales se recolectaron 5.191 ectoparásitos pertenecientes a cuatro grupos: ácaros, pulgas, garrapatas y piojos. Parte de los ejemplares fueron identificados taxonómicamente mediante caracteres morfológicos y se calcularon parámetros parasitológicos (prevalencia, abundancia media e intensidad media). Además, se estimó el grado de especificidad de los parásitos utilizando el índice de distancia taxonómica promedio (STD) y se evaluó la similitud en la composición de las comunidades de ectoparásitos mediante análisis multivariados (ANOSIM y SIMPER). Se identificaron 21 taxones, correspondientes a 11 ácaros, una especie de garrapata, seis especies de pulgas y tres especies de piojos. De estos, cuatro taxones se registraron exclusivamente en roedores nativos, uno exclusivamente en *Rattus* spp., y 16 se compartieron entre ambos grupos, evidenciando una dinámica parásito-hospedero compleja con conectividad significativa entre comunidades. Los parámetros parasitológicos mostraron patrones contrastantes entre hospederos, donde *Polyplax spinulosa* presentó altas prevalencias e intensidades exclusivamente en *Rattus* spp., mientras que especies como *G.*

*wolffsohni* presentaron altas prevalencias y abundancias medias sólo en *O. longicaudatus*. Asimismo, la garrapata *Ixodes sigelos* presentó altas prevalencias en *Rattus* spp., lo que sugiere un proceso de *spillover* desde hospederos nativos a invasores. El STD más bajo se registró en *P. spinulosa* (STD=1) lo que indica una alta especificidad hacia *Rattus* spp., mientras que ácaros, pulgas y garrapatas mostraron valores de especificidad intermedios a bajos, lo que sugiere un comportamiento más generalista. Finalmente, el ANOSIM evidenció diferencias significativas en la composición de las comunidades parasitarias entre hospederos nativos e invasores ( $R=0,1937$ ;  $p = 0,0001$ ), aunque sí hubo taxones compartidos, lo que indica conectividad entre los hospederos y sus comunidades parasitarias. Se evidenció co-invasión únicamente en *Ornithonyssus* ca. *bacoti*, mientras que, en pulgas, garrapatas, piojos y algunas especies de ácaros se observaron eventos de *spillover*. Este estudio aporta al conocimiento de la dinámica de co-invasión de parásitos en un ecosistema del sur de Chile y destaca la importancia de un monitoreo integral que combine métricas parasitológicas y enfoques ecológicos, con el fin de comprender y predecir los efectos de las invasiones biológicas sobre las comunidades y sus potenciales implicancias sanitarias.

Palabras clave: Roedores silvestres, prevalencia, especificidad

## ABSTRACT

Biological invasions are one of the main drivers of global biodiversity change, not only due to the establishment of invasive species, but also because of the secondary introduction of their parasites and the disruptions this can cause in native parasite-host networks. In this context, processes such as co-invasion, which occur when introduced parasites manage to establish themselves in native hosts, and spillover, a phenomenon whereby parasites are transmitted between hosts, either from invaders to natives or vice versa, can occur. Both processes are modulated by factors such as the degree of parasite specificity, the phylogenetic proximity between hosts, and environmental conditions. The present study evaluated the occurrence of co-invasion and spillover of ectoparasites between invasive rodents of the genus *Rattus* (*Rattus rattus* and *Rattus norvegicus*) and native rodents (*Oligoryzomys longicaudatus* and *Abrothrix olivacea*) in the Hualpen Peninsula Nature Sanctuary (SNPH), an ecosystem located in a transition zone between the Mediterranean and temperate-cold climates in the Biobio Region, Chile. Between 2024 and 2025, rodents were captured using Sherman and Tomahawk traps, and ectoparasites were collected from the captured individuals. In total, 171 rodents (47 invasive and 124 native) were captured, from which 5,191 ectoparasites belonging to four groups were collected: mites, fleas, ticks, and lice. Some of the specimens were taxonomically identified based on morphological characteristics, and parasitological parameters (prevalence, mean abundance, and mean intensity) were calculated. In addition, the degree of parasite specificity was estimated using the average taxonomic distance index (STD), and the similarity in the composition of ectoparasite communities was evaluated using multivariate analyses (ANOSIM and SIMPER). Twenty-one taxa were identified, corresponding to 11 mites, one tick species, six flea species, and three louse species. Of these, four taxa were recorded exclusively in native rodents, one exclusively in *Rattus* spp., and 16 were shared between both groups, indicating complex parasite-host dynamics with significant connectivity between communities. Parasitological parameters showed contrasting patterns among hosts, with *Polyplax spinulosa* exhibiting high prevalence and intensity exclusively in *Rattus* spp., while species such as *G. wolffsohni* exhibited high prevalence and abundance only in *O. longicaudatus*. Likewise, the tick *Ixodes sigelos* showed high prevalence in *Rattus* spp., suggesting a

spillover process from native to invasive hosts. The lowest STD was recorded for *P. spinulosa* (STD=1), indicating high specificity toward *Rattus* spp., while mites, fleas, and ticks showed intermediate to low specificity values, suggesting a more generalist behavior. Finally, ANOSIM revealed significant differences in the composition of parasitic communities between native and invasive hosts ( $R = 0.1937$ ;  $p = 0.0001$ ), although there were shared taxa, indicating connectivity between the hosts and their parasitic communities. Co-invasion was observed only in *Ornithonyssus* ca. *bacoti*, whereas spillover events were observed in fleas, ticks, lice, and some mite species. This study contributes to our understanding of the dynamics of parasite co-invasion in an ecosystem in southern Chile and highlights the importance of comprehensive monitoring that combines parasitological metrics and ecological approaches to understand and predict the effects of biological invasions on communities and their potential public health implications.

Keywords: Wild rodents, prevalence, specificity

## INTRODUCCIÓN

### *Invasiones biológicas: etapas y procesos ecológicos*

Una invasión biológica se define como el proceso de introducción y establecimiento de una especie en un territorio fuera de su rango de distribución natural, provocando alteraciones en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas nativos invadidos (Elton, 2020). Diversas actividades antrópicas, tales como la expansión de rutas comerciales y las facilidades de transporte, el crecimiento sostenido de la urbanización y de las grandes ciudades, los cambios en el uso de suelo asociados a la agricultura intensiva y la deforestación, así como los cambios ambientales inducidos por el humano, como la contaminación y la fragmentación de hábitat, han contribuido de manera significativa a la propagación de especies, dando lugar a múltiples invasiones que amenazan la biodiversidad nativa en distintos ecosistemas del planeta (Bertelsmeier, 2021; Blackburn et al., 2011; Delavaux et al., 2023; Essl et al., 2019; Feng et al., 2024; Potgieter et al., 2024; Pyšek et al., 2020).

Para que una invasión biológica tenga lugar dentro de una población, es necesario que ocurran cuatro eventos: transporte, introducción, establecimiento y dispersión, donde cada fase implica el traspaso de una barrera (Blackburn et al., 2011, 2015; Elton, 2020; Lieurance et al., 2022). En primer lugar, debe ocurrir el transporte, que consiste en la movilización de una especie fuera de su área de distribución natural mediante distintos mecanismos, ya sean intencionales o accidentales, superando la barrera geográfica (Lieurance et al., 2022). En este contexto, las especies que presentan altas densidades poblacionales y una amplia distribución geográfica poseen mayores probabilidades de ser transportadas (Blackburn et al., 2015). Tras ser desplazada desde su lugar de origen, ocurre la introducción, etapa en la cual la especie ingresa a un hábitat natural, ya sea a través de escapes accidentales desde condiciones de cautiverio, impuestas generalmente por el humano para evitar su propagación, o mediante liberaciones voluntarias por parte de los captadores (Lieurance et al., 2022).

La tercera etapa implica el establecimiento de la especie en el nuevo hábitat, un proceso ecológicamente complejo, debido a la necesidad de superar dos barreras clave: la supervivencia y la viabilidad de la especie (Blackburn et al., 2011; Lieurance et al., 2022). Diversos factores pueden afectar la supervivencia de la especie durante esta etapa, tales como las condiciones ambientales, la presencia de depredadores, la disponibilidad de recursos, y las tasas de reproducción y mortalidad, entre otros (Blackburn et al., 2011). En este contexto, cabe destacar que la invasión no depende de un único factor, sino que funciona como un filtro selectivo múltiple, donde las condiciones ambientales, las interacciones bióticas y las características demográficas se articulan para moldear la conducta y el desempeño de las especies invasoras (Chapple et al., 2022).

A su vez, la viabilidad poblacional de la especie depende de que los individuos logren sobrevivir y reproducirse a lo largo de varias generaciones, hasta alcanzar un tamaño poblacional suficiente que permita la persistencia de la especie en el nuevo ambiente (Blackburn et al., 2015; Landaeta-Aqueveque, 2023). Cabe destacar que el éxito de este proceso está estrechamente relacionado con la presión de propágulos, es decir, la cantidad de individuos liberados en el nuevo ambiente, lo cual influye directamente en las probabilidades de establecimiento (Blackburn et al., 2015).

Posteriormente, tiene lugar la etapa de dispersión, correspondiente al proceso mediante el cual la especie exótica se propaga y amplía su rango de distribución, ya que la población inicial se ha vuelto autosuficiente y ha superado repetidamente los ciclos de supervivencia y reproducción (Blackburn et al., 2011). Esta etapa se verá facilitada por la estrategia de historia de vida de la especie, es decir, si produce un número relativamente alto de descendientes en un período determinado y estos presentan elevadas tasas de supervivencia (Lieurance et al., 2022). Durante la dispersión, la especie se enfrentará a nuevas barreras ambientales al encontrarse con condiciones distintas a su hábitat original, lo que da lugar a un establecimiento parcial o local en los nuevos territorios, pero más acotado que el establecimiento inicial (Blackburn et al., 2011, 2015).

Finalmente, algunos autores (Daly et al., 2023; Sherpa & Després, 2021; Simberloff et al., 2013) sugieren que durante el proceso de invasión podría reconocerse una quinta etapa: el

impacto. En este contexto, la llegada y posterior establecimiento de una especie invasora puede generar alteraciones en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas que invade. Por ello, actualmente se debate si las alteraciones deben considerarse negativas o si, en algunos casos, podrían tener consecuencias neutras o positivas (Sherpa & Després, 2021; Simberloff et al., 2013). No obstante, independientemente de su naturaleza (dañina o beneficiosa), la presencia de una especie invasora en un ecosistema produce inevitablemente algún tipo de impacto sobre el medio.

### *De la invasión a la co-invasión*

El incremento de las invasiones biológicas a escala global no es la única consecuencia asociada a la introducción de especies derivada del proceso de globalización impulsado por el ser humano (Kolar & Lodge, 2001). En algunos casos, las especies invasoras pueden transportar de manera accidental a otros organismos desde su lugar de origen (Richardson et al., 2000a). El movimiento fortuito de especies hacia un nuevo territorio debido a su estrecha asociación con un hospedero invasor se conoce como co-introducción biológica (Kolar & Lodge, 2001; Richardson et al., 2000b). Cuando estos organismos logran superar las distintas etapas del proceso de invasión y pueden establecerse en un nuevo ambiente, se denominan co-invasores (Lymbery et al., 2014; Richardson et al., 2000b).

El proceso de co-invasión ha sido estudiado principalmente en plantas (Guo et al., 2024; Richardson et al., 2000a; Richardson et al., 2000b). Sin embargo, en especies animales, como los parásitos, ha adquirido cada vez más relevancia debido a las implicaciones que pueden tener en el ámbito de la ecología de poblaciones y en la salud humana (McIntire & Juliano, 2021; Pasternak et al., 2007; Prenter et al., 2004).

En este contexto, cuando los hospederos invasores adquieren parásitos nativos, pueden presentarse distintos fenómenos, como la dilución y el *spillback* (retrodiseminación) (Landaeta-Aqueveque, 2023). La dilución ocurre cuando los hospederos invasores adquieren parásitos nativos que no logran sobrevivir, desarrollarse o reproducirse en ellos (Civitello et al., 2015; Johnson & Thielges, 2010). Como consecuencia, estos hospederos actúan como “sumideros”, reduciendo la abundancia de estadios infectivos en el ambiente y, por ende, la

probabilidad de transmisión a los hospederos competentes (Poulin et al., 2011; Prenter et al., 2004; Telfer & Bown, 2012).

Sin embargo, también puede ocurrir lo opuesto, es decir, el fenómeno de *spillback*, donde hospederos invasores actúan como hospederos competentes al adquirir parásitos nativos, favoreciendo su incremento en el ambiente y, por consiguiente, su diseminación hacia la población de origen (Hatcher & Dunn, 2011; Kelly et al., 2009; Morand et al., 2015). De este modo, los hospederos invasores actúan como amplificadores, aumentando la abundancia y la prevalencia de parásitos nativos, intensificando la presión de infección y generando posibles implicancias en la salud y en la dinámica poblacional de los hospederos nativos (Bouwmeester et al., 2021; Michels et al., 2025; Morand et al., 2015; Schols et al., 2021).

Por otra parte, las especies invasoras también pueden introducir parásitos que infectan a los hospederos nativos, lo que puede alterar su dinámica poblacional y favorecer la emergencia de enfermedades, un fenómeno conocido como *spillover* (diseminación o desbordamiento) (Hatcher & Dunn, 2011; Landaeta-Aqueveque, 2023). El *spillover* es una interacción bidireccional, en la cual parásitos invasores pueden infectar a hospederos nativos, y parásitos nativos a hospederos invasores (Hatcher & Dunn, 2011; Landaeta-Aqueveque, 2023; Schatz & Park, 2023).

La ocurrencia del *spillover*, sin embargo, depende de la interacción de múltiples factores ecológicos. Entre ellos, las características del parásito son fundamentales, ya que su distribución, abundancia, intensidad de infección y su capacidad de supervivencia en el ambiente determinan la cantidad de parásitos disponibles e influyen en la probabilidad de exposición efectiva de los hospederos nativos a los parásitos invasores (Becker et al., 2019; Telfer & Bown, 2012). No obstante, su éxito también depende del hospedero receptor; por ejemplo, de su susceptibilidad, el grado de exposición y las barreras inmunológicas con las que cuenta, las cuales pueden impedir el establecimiento de los parásitos (Becker et al., 2019; Borremans et al., 2019; Hatcher & Dunn, 2011).

Es importante distinguir entre los fenómenos de *spillover* y *spillback*. Aunque ambos pueden ocurrir en ambas direcciones, es decir, desde nativos a invasores y viceversa, el *spillover*

implica únicamente el intercambio de parásitos entre especies hospederas. En cambio, el *spillback* implica un proceso de amplificación de parásitos que ocurre cuando el nuevo hospedero es competente y aumenta considerablemente la abundancia de parásitos en comparación a los valores registrados antes de su introducción (Hatcher & Dunn, 2011; Kelly et al., 2009). Cuando el parásito ha evadido con éxito todas las barreras, logra parasitar a hospederos nativos y reproducirse en ellos, pasa a denominarse un parásito co-invasor, contribuyendo a su dispersión y, por consiguiente, al establecimiento exitoso en el nuevo hábitat (Lieurance et al., 2022; Lymbery et al., 2014; Telfer & Bown, 2012).

### *Importancia de la especificidad y el parentesco en las invasiones biológicas*

La co-invasión no ocurre sólo cuando hay *spillover* hacia una nueva especie hospedera, ya que los parásitos deben lograr establecerse y proliferar en ella, alcanzando prevalencias y abundancias iguales o superiores a las observadas en el hospedador original (Hatcher & Dunn, 2011). Este proceso puede estar mediado por diversos factores; por ejemplo, el espectro de hospedadores que los parásitos son capaces de infectar (especificidad) podría jugar un rol fundamental en el fenómeno de co-invasión, puesto que los parásitos generalistas, capaces de infectar una amplia variedad de hospedadores, tienen más probabilidades de ser compartidos entre hospederos nativos e invasores (Krasnov et al., 2004; Landaeta-Aqueveque et al., 2021; Poulin & Mouillot, 2003).

La literatura ha descrito que los piojos tienden a presentar el mayor grado de especificidad en comparación con otros ectoparásitos (Amin, 2017; Karbowiak et al., 2023). En garrapatas y ácaros la información respecto a la especificidad es más variable. Por ejemplo, dos especies del mismo género de garrapatas pueden presentar grados de especificidad diferentes: *Ixodes ricinus* Linnaeus, 1758 parasita tanto aves como mamíferos, mientras que *Ixodes trianguliceps* Birula, 1895 sólo a roedores (Karbowiak et al., 2023). En cuanto a los ácaros, estos tienden a ser un poco más específicos que las garrapatas (De Mendonça et al., 2020; Karbowiak et al., 2023), aunque muchos ácaros laelápidos y trombicúlidos pueden utilizar varios hospedadores (Hamidi & Bueno-Marí, 2020; Maaz et al., 2018; Smith et al., 2023).

Por su parte, las pulgas son consideradas las más generalistas (Bossard et al., 2023), más prevalentes y con menor virulencia, por lo que han sido propuestas como potenciales invasoras (Krasnov et al., 2004a; Krasnov et al., 2004; Sanchez et al., 2023). No obstante, es importante considerar que su grado de especificidad puede variar ampliamente, desde especies generalistas hasta aquellas con dietas altamente específicas. Esta variación se ha atribuido a la adaptación de cada especie a una combinación de factores evolutivos, fisiológicos y ambientales (Krasnov et al., 2004b).

Sin embargo, es importante señalar que la especificidad de las pulgas hacia sus hospederos no es una característica estática, sino que puede cambiar a lo largo del tiempo en respuesta a factores evolutivos y ambientales (Kim, 1985). Cambios en las condiciones ambientales, en la disponibilidad y composición de hospederos, así como procesos de introducción o extinción de especies, pueden alterar la dinámica parásito-hospedero e influir en el grado de especificidad (Byers, 2009).

A raíz de lo anterior, Poulin et al. (2006), evaluaron si la especificidad en pulgas de pequeños mamíferos es una característica direccional e irreversible, demostrando que no es así, ya que existe una tendencia evolutiva a la disminución de la especificidad, acompañada de un uso progresivo de un mayor número de hospederos. Si bien índices como el de especificidad (STD) pueden variar entre poblaciones de una misma especie debido a diferencias locales en la composición de hospederos, la especificidad sigue considerándose una característica propia de cada especie, al presentar diferencias significativas entre taxones (Krasnov et al., 2004a; Poulin, 2007; Poulin et al., 2006).

Por otro lado, se ha descrito que el grado de especificidad hacia un hospedero refleja, en parte, la historia evolutiva de la relación parásito-hospedero, y que está fuertemente influenciado por la cercanía filogenética entre las especies hospederas (Krasnov et al., 2004a; Poulin, 1998). De esta manera, es más probable que los parásitos colonicen nuevos hospederos filogenéticamente más cercanos, ya que estos comparten condiciones fisiológicas y mecanismos de defensa similares, lo que reduce las barreras para su establecimiento (Herrero-Cófreces et al., 2021).

En consecuencia, estas limitaciones evolutivas pueden influir en el grado de especialización de los parásitos, diferenciando entre especies más especialistas y generalistas. En este sentido, aquellas especies con estrategias generalistas presentan ventajas frente a condiciones variables, al ser capaces de utilizar un mayor número de hospederos. Por ejemplo, las pulgas generalistas tienden a presentar mayores abundancias y un menor riesgo de extinción, debido a su capacidad de parasitar una mayor diversidad de hospederos (Poulin et al., 2006). Asimismo, el grado de especialización ecológica del hospedero también juega un rol importante al modular la respuesta de los parásitos frente a la perturbación. En ambientes altamente intervenidos, por ejemplo, suelen dominar hospederos generalistas, favoreciendo el predominio de parásitos generalistas (Poulin & Mouillot, 2003; Warudkar et al., 2025). En contraste, los parásitos especialistas se ven más afectados por la pérdida y fragmentación del hábitat, dado que dependen en mayor medida de la integridad ambiental para su persistencia (Warudkar et al., 2025).

#### *Invasión del género Rattus*

Entre las especies invasoras que han logrado establecerse a gran escala a nivel mundial se encuentran *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758), conocida comúnmente como rata negra y *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769), denominada guarén o rata de alcantarilla (Capizzi et al., 2014; Harper & Bunbury, 2015). Su grado de invasión es tal que, según Roy et al. (2024), *R. rattus*, originaria de India y Pakistán (IUCN, 2016), ocupa el tercer lugar entre las 10 especies exóticas invasoras más extendidas en todo el mundo, habiendo colonizado casi todos los ambientes terrestres.

En particular, para el género *Rattus* se ha descrito ampliamente la presencia de ectoparásitos como piojos, ácaros, pulgas y garrapatas (Eslami et al., 2018; Milazzo et al., 2003; Mlik et al., 2022). Entre estos, las pulgas y garrapatas destacan por su importancia como vectores de microorganismos patógenos, tales como *Rickettsia* spp., *Bartonella* spp., *Yersinia pestis* (Lehmann & Neumann, 1896), entre otros (Carpi et al., 2011; Demeure et al., 2019; Moreno Salas et al., 2019; Moreno-Salas et al., 2020; Muñoz-Leal et al., 2019; Perry & Fetherston,

1997). Además, se ha documentado que las ratas presentan multiparasitismo, pudiendo un solo individuo albergar más de 15 especies de ectoparásitos (Ho et al., 2021).

Por su parte, los ectoparásitos más prevalentes en ratas corresponden principalmente a pulgas, seguidas de ácaros, piojos y, en menor medida, garrapatas (Webster & Macdonald, 1995). Estudios realizados en distintas regiones reportan rangos de prevalencia variables, con valores aproximados de 40-50% para pulgas, 30-40% para ácaros, 25-35% para piojos y menos del 30% para garrapatas, dependiendo del área geográfica y de las condiciones ambientales (Islam et al., 2021). Entre las especies de pulgas más frecuentes en ratas destacan *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1903), *Nosopsyllus fasciatus* (Bosc, 1800) y *Leptopsylla segnis* (Schönherr, 1811) (Farahat et al., 2014; Nkoko et al., 2025; Pratt & Good, 1954; Thille et al., 2019). Estas especies son consideradas como originarias del Viejo Mundo, por lo que su presencia en el Nuevo Mundo se atribuye a la introducción de *R. rattus* y *R. norvegicus* (Aplin et al., 2011; Mandla et al., 2025; Nkoko et al., 2025; Pratt & Good, 1954).

En cuanto a las especies de ácaros que parasitan al género *Rattus*, se encuentran algunas especies como el ácaro tropical de la rata *Ornithonyssus bacoti* (Hirst, 1913), *Laelaps echidninus* (Berlese, 1887) y *Laelaps nuttalli* Hirst, 1916 (Ho et al., 2021; Mlik et al., 2022; Reeves et al., 2007; Sepe et al., 2020; Yin et al., 2021). Por otro lado, los piojos chupadores asociados a ratas pertenecen principalmente a la familia Polyplacidae, específicamente al género *Polyplax* Enderlein, 1904, con especies como *Polyplax spinulosa* (Burmeister, 1839), *Polyplax serrata* (Burmeister, 1839) y *Polyplax abyssinica* Ferris, 1923 (Ho et al., 2021; Mlik et al., 2022; Sepe et al., 2020). Asimismo, se han reportado especies del género *Hoplopleura* Enderlein, 1904, pertenecientes a la familia Hoplopleuridae (Mlik et al., 2022; Selmi et al., 2021; Sepe et al., 2020).

Con relación a las garrapatas, éstas representan el grupo de parásitos menos frecuente en roedores. No obstante, diversas especies utilizan a *Rattus* spp. como hospedador, principalmente aquellas pertenecientes a la familia Ixodidae (garrapatas duras), incluyendo géneros como *Ixodes*, *Haemaphysalis*, *Hyalomma* y *Amblyomma* (Ho et al., 2021; Lydecker et al., 2019; Milazzo et al., 2003; Núñez-Corea et al., 2024; Taylor et al., 2023; Thille et al.,

2019). En contraste, los registros de garrapatas blandas (Argasidae) en *Rattus* spp. son escasos o inexistentes.

La mayoría de los estudios que abordan el fenómeno de la co-invasión se han centrado principalmente en endoparásitos, como lo han documentado Brown et al. (2024), McIntire & Juliano (2021), Santa et al. (2021) y Sarabeev et al. (2022). Esta tendencia pone en evidencia la escasez de investigaciones que exploren la co-invasión en ectoparásitos (Nkoko et al., 2025). En uno de los estudios más cercanos en este ámbito, Nkoko et al. (2025) documentaron la presencia de ectoparásitos potencialmente portadores de agentes patógenos zoonóticos en roedores mórvidos invasores, evidenciando que éstas infestaciones no sólo reflejan la movilidad de los hospederos invasores, sino también la introducción de artrópodos parásitos con potenciales implicancias epidemiológicas al actuar como vectores de patógenos.

En Chile, diversos estudios han documentado algunos hallazgos sobre la invasión de parásitos en micromamíferos nativos, incluyendo reportes en el ratón de cola larga (*Oligoryzomys longicaudatus* (Bennett, 1832)) y ratón oliváceo (*Abrothrix olivacea* (Waterhouse, 1837)) (González-Acuña & Guglielmone, 2005; Landaeta-Aqueveque et al., 2021; Lareschi & González-Acuña, 2010; Lizama-Schmeisser et al., 2024; Moreno-Salas et al., 2020; Veloso-Frías et al., 2019). Estos estudios han evidenciado la ocurrencia de *spillover*, basándose en que algunos ectoparásitos, como *Quadrasetta* spp., *Ornithonyssus bacoti*, *Sphinctopsylla ares* (Rothschild, 1911), *Nosopsyllus fasciatus*, *Ctenoparia inopinata* Rothschild, 1909, *Tetrapsyllus rhombus* Smit, 1955 e *Ixodes sigelos* Keirans, Clifford & Corwin, 1976, se comparten entre roedores nativos y especies del género *Rattus* (Alarcón, 2003; Landaeta-Aqueveque et al., 2021; Lizama-Schmeisser et al., 2024; Moreno Salas et al., 2019). Los apellidos y años asociados a las especies corresponden a sus respectivas autorías taxonómicas.

Según Landaeta-Aqueveque et al. (2021), en Chile existen ectoparásitos que, hasta ahora, sólo han sido registrados en roedores del género *Rattus*, tales como el ácaro *Laelaps echidninus*, el piojo *Hoplopleura pacifica* Ewing, 1924 y la pulga *Xenopsylla cheopis*.

Asimismo, se han identificado otros ectoparásitos exclusivamente en roedores nativos, entre ellas, el ácaro *Androlaelaps fahrenheitsi* (Berlese, 1911), los piojos *Hoplopleura travassosi* Werneck, 1932 y *Hoplopleura andina* Castro, 1981, y la garrapatas *Ixodes abrocomae* Lahille, 1916 (Landaeta-Aqueveque et al., 2021).

Estos registros provienen de estudios realizados en una amplia variedad de ambientes en Chile, que incluyen áreas naturales, ambientes agrícolas, ambientes mediterráneos, así como ambientes urbanos y periurbanos donde roedores invasores y nativos pueden coexistir. Por lo que, la especificidad de algunos ectoparásitos hacia ciertos hospederos sugiere que el traspaso entre roedores introducidos y nativos no siempre es fácilmente detectable, incluso en escenarios donde cohabitan (Bush et al., 1997; Poulin, 2007). Sin embargo, la ausencia de registros cruzados no descarta la ocurrencia de eventos de *spillover*, los cuales podrían estar modulados por factores ecológicos y ambientales, de manera conjunta o independiente, que influyen en el contacto entre hospederos y parásitos (Borremans et al., 2019; Schatz & Park, 2023).

### *Perturbación antrópica e invasiones biológicas*

Las zonas periurbanas y rurales representan ambientes de transición donde coexisten especies nativas e invasoras, como producto de la modificación del paisaje, la fragmentación de hábitat y la expansión de las actividades humanas (Bradley & Altizer, 2007; McKinney, 2006). En estos sistemas, la dinámica parásito-hospedador puede verse alterada, ya que proporcionan zonas de contacto en las que las barreras biogeográficas se debilitan, lo que favorece el intercambio de parásitos entre hospederos nativos e invasores debido al aumento de la frecuencia de contacto y a la transformación del hábitat debido a las actividades humanas (Bradley & Altizer, 2007; Poulin, 2017). En ese contexto, Poulin (2017) señala que, en sistemas con altos niveles de perturbación, la composición de las comunidades parasitarias puede cambiar en respuesta a las variaciones en la abundancia e interacción de los hospederos, lo que puede modificar su estructura mediante procesos como el *spillover*, *spillback* u otras interacciones.

Por ejemplo, un estudio en la región de Coquimbo en Chile demostró que el grado de alteración del hábitat modula la estructura de las comunidades parasitarias, de modo que las poblaciones del roedor *Phyllotis darwini* (Waterhouse, 1837), evaluadas en una zona protegida y una zona rural perturbada, pueden albergar un conjunto distinto de parásitos en comparación con áreas menos intervenidas. Además, se observó una reducción en la intensidad de infección, aunque sin cambios significativos en la riqueza de especies (Carrera-Játiva et al. 2025). En consecuencia, la presión antrópica, derivada de la ganadería, agricultura intensiva o la fragmentación del hábitat, no sólo puede modificar las condiciones de transmisión y el ambiente de los hospederos, sino también la biología y genética de los parásitos, lo que puede influir en la emergencia de enfermedades, su virulencia y su dinámica con la fauna silvestre e introducida (Poulin et al., 2024).

El Santuario de la Naturaleza Península de Hualpén (SNPH), ubicado en la región del Biobío, representa un sistema particularmente relevante para el estudio de las dinámicas previamente descritas (co-invasión y *spillover*). Este ecosistema prioritario para la conservación alberga uno de los últimos relictos de bosque caducifolio costero de la región (Gajardo, 1994), junto con un bosque esclerófilo, que en conjunto sustentan una biodiversidad importante de flora y fauna, al tiempo que se encuentra expuesto a múltiples fuentes de perturbación antrópica. En cuanto a flora, en el SNPH se ha registrado la presencia de sotobosque, plantas epífitas, plantas trepadoras y especies arbóreas como Peumo, Ulmo, Olivillo, Litre, entre otras (Fuentes et al., 2017). Por su parte, la fauna incluye micromamíferos nativos como *O. longicaudatus* y *A. olivacea*, así como la reciente descripción monito de pancho *Dromiciops bozinovici* D'Elía, Hurtado & D'Anatro, 2016 (Cortez Parra & Torres-Fuentes, 2021). Asimismo, se ha registrado la presencia de roedores invasores como *R. rattus* y *R. norvegicus*.

No obstante, esta biodiversidad, tanto nativa como invasora, puede verse influenciada no solo por sus propias dinámicas ecológicas, sino también por las actividades humanas como la urbanización, la actividad industrial, la ganadería y la presencia de plantaciones forestales con especies exóticas como *Pinus radiata* y *Eucalyptus globulus* (Casas-Cordero, 2005; Fuentes et al., 2017). De hecho, se ha demostrado que la perturbación antropogénica puede

favorecer a los parásitos generalistas sobre los especialistas (Dharmarajan et al., 2021), por lo que es esperable que en este tipo de ambientes predominen especies generalistas. El solapamiento de biodiversidad descrita, coexistencias entre hospederos nativos e invasores y presión antrópica pueden generar condiciones propicias para la modificación de las comunidades parasitarias y el predominio de parásitos generalistas, así como la ocurrencia de procesos de *spillover* y co-invasión, posicionando al SNPH como un sistema clave para el estudio de estas interacciones ecológicas.

En particular, la presencia de roedores del género *Rattus* en el SNPH, reconocidos invasores exitosos a nivel global, capaces de establecerse tanto en ambientes rurales como en sistemas altamente intervenidos y hospedadores de una amplia diversidad de ectoparásitos, muchos de ellos generalistas, refuerza este escenario, al favorecer la transmisión de parásitos hacia hospederos nativos y aumentar el potencial de co-invasión en este sistema. En este contexto, el estudio de las interacciones entre ectoparásitos y micromamíferos en el SNPH permite profundizar en la comprensión de los mecanismos ecológicos asociados a las co-invasiones biológicas, aportando información clave tanto para la conservación de la biodiversidad nativa como para la evaluación de riesgos sanitarios vinculados a ectoparásitos vectores de enfermedades zoonóticas que pueden afectar a los seres humanos.

## HIPÓTESIS

### *Hipótesis de trabajo 1:*

La co-invasión de ectoparásitos desde *Rattus* spp. hacia micromamíferos nativos en el SNPH será mayor en taxones con comportamiento generalista, evidenciada por valores de prevalencia, abundancia e intensidad similares o superiores en hospederos nativos.

#### Predicciones

1. Se espera evidenciar co-invasión de ectoparásitos de *Rattus* spp. hacia micromamíferos nativos en taxones generalistas como pulgas, ácaros y garrapatas.
2. No se espera evidenciar co-invasión en taxones de ectoparásitos especialistas de ratas, como los piojos, hacia roedores nativos.

### *Hipótesis de trabajo 2:*

El *spillover* de ectoparásitos nativos hacia *Rattus* spp. en el SNPH estará determinado por el grado de especificidad parasitaria, de modo que los taxones generalistas presentarán mayor éxito de establecimiento que los especialistas.

#### Predicciones

3. Se espera evidenciar *spillover* de ectoparásitos nativos con baja especificidad hacia *Rattus* spp.
4. No se espera evidenciar *spillover* en ectoparásitos nativos con alta especificidad.

## OBJETIVOS

### *Objetivo general:*

Evaluar la ocurrencia de co-invasión y *spillover* de ectoparásitos entre roedores invasores (*Rattus* spp.) y roedores nativos en el Santuario de la Naturaleza de la Península de Hualpén (SNPH).

### *Objetivos específicos*

1. Identificar las especies de ectoparásitos presentes en *Rattus* spp. y en los micromamíferos nativos del SNPH.
2. Evaluar el grado de especificidad de los ectoparásitos asociados a micromamíferos nativos y roedores invasores presentes en el SNPH.
3. Estimar y contrastar la prevalencia, abundancia e intensidad media de los ectoparásitos en micromamíferos nativos y en roedores invasores.
4. Comparar la composición y similitud entre las comunidades de ectoparásitos de los micromamíferos nativos y roedores invasores en el SNPH.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *1. Área de estudio*

El estudio fue realizado en la Estación de Biología Terrestre de la Universidad de Concepción (36°47.84' S, 73°09.45' O), ubicada dentro del área que contempla el SNPH, en la comuna de Hualpén, región del Biobío. El SNPH comprende una superficie total de 2.662 ha y corresponde a un área representativa del bosque caducifolio costero de la ciudad de Concepción (Gajardo, 1994).

### *2. Captura de micromamíferos y recolección de ectoparásitos*

Los ectoparásitos fueron obtenidos mediante la captura de micromamíferos durante un período de dos años (2024-2025), en un total de siete campañas de muestreo, distribuidas estacionalmente. Durante 2024, las campañas se realizaron en otoño, invierno y primavera (abril, septiembre y diciembre, respectivamente), mientras que en 2025 se llevaron a cabo en verano, otoño, invierno y primavera (enero, mayo, agosto y diciembre, respectivamente).

Para la captura de micromamíferos se utilizaron trampas Sherman, dispuestas en transectos lineales con una separación de 10 a 15 m entre trampas. Este diseño permitió abarcar de manera sistemática el sitio de estudio, caracterizado por bosque nativo con una cobertura vegetal entre el 75 y 100%, que incluye sotobosque, plantas epífitas, plantas trepadoras y especies arbóreas como Avellano, Patagua, Peumo, Ulmo, Olivillo, entre otras (Fuentes et al., 2017). La captura se realizó mediante el método captura-marcaje-recaptura, ampliamente utilizado para el muestreo de micromamíferos por su bajo impacto sobre los individuos (Hoffman et al., 2010).

Las trampas fueron instaladas durante dos noches consecutivas en cada campaña. A nivel del suelo, se utilizaron exclusivamente trampas Sherman, cuyo número varió entre campañas debido a diferencias en la disponibilidad de personal en terreno, lo que generó variaciones en el esfuerzo de muestreo. En las campañas 1 (abril de 2024), 3 (diciembre de 2024), 5 (mayo de 2025) y 6 (agosto de 2025) se instalaron 120 trampas; en la campaña 2 (septiembre de

2024), 150 trampas; y en las campañas 4 (enero de 2025) y 7 (diciembre de 2025) 100 trampas. Todas las trampas de estas campañas fueron instaladas a nivel del suelo y cebadas con avena.

Simultáneamente, se instalaron trampas en altura, sobre ramas a más de dos metros del suelo, en sectores con alta cobertura vegetal y buena conectividad del dosel. En las campañas 1 a 5 se instalaron 80 trampas Sherman; en la campaña 6 se dispusieron 80 trampas Sherman y 45 trampas Tomahawk; mientras que en la campaña 7 se instalaron 80 trampas Sherman y 50 Tomahawk. Todas las trampas en altura fueron cebadas con avena y plátano. En conjunto, el esfuerzo total de muestreo por campaña osciló entre 180 y 280 trampas/noche.

Una vez realizadas las capturas, los individuos fueron retirados cuidadosamente de las trampas. Se emplearon protocolos diferenciados de manipulación, sedación y eutanasia según el tipo de ejemplar. En el caso de micromamíferos nativos, para anestésarlos se les administró una solución de Xilacina-Ketamina por vía intramuscular. Durante un tiempo de ~3 a 5 minutos bajo efectos de la anestesia se buscaron y recolectaron ectoparásitos sobre una bandeja blanca, los cuales fueron almacenados para su conservación en microtubos con etanol al 95%. Posteriormente, los individuos fueron liberados en el mismo sitio de captura una vez recuperados de la anestesia. En el caso de los roedores invasores (*R. rattus* y *R. norvegicus*), los individuos fueron eutanasiados mediante dislocación cervical posterior a la aplicación intramuscular de Ketamina y Xilacina, siguiendo las recomendaciones sugeridas por Close et al. (1996). Los ectoparásitos fueron trasladados al Laboratorio de Ecología de Parásitos de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas en la Universidad de Concepción para su montaje y posterior identificación.

Para ejecutar los muestreos en la Estación de Biología Terrestre, se contó con la autorización de la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción, entidad administradora competente. La captura y manejo de los micromamíferos fue aprobada por el comité de Bioética de la Universidad de Concepción y por el Servicio Agrícola y Ganadero (Resolución exenta N°5475/2024). Todo los procedimientos siguieron los lineamientos de manejo de mamíferos empleados por Sikes & the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists (2016).

### 3. *Identificación de especies*

Una parte de los ectoparásitos recolectados (5.3%) fueron montados para su posterior identificación taxonómica. Para el montaje de pulgas y garrapatas se siguió la metodología descrita por Dittmar de la Cruz (<https://biology.byu.edu/fleas-of-the-world/flea-mounting-procedures>), que consiste en la limpieza de los tejidos blandos con KOH al 10%, seguida de una serie de deshidratación en un batería de alcoholes (70%, 80%, 95% y 100%), clarificación en aceite de clavo y montaje final en bálsamo de Canadá.

La identificación de pulgas se realizó con base en descripciones taxonómicas de diferentes autores (Beaucournu & Torres-Mura, 1985; Beaucournu et al., 1988; Hopkins & Rothschild, 1966; Johnson, 1957; Sánchez et al., 2012; Sánchez & Lareschi, 2014; Smit, 1987). Los ejemplares que no fueron montados se identificaron sólo hasta nivel de género mediante observación en un estereomicroscopio. Para la identificación de garrapatas se siguieron descripciones de diferentes autores (Barros-Battesti et al., 2013; Guglielmone et al., 2004; Keirans et al., 1976; Keirans & Clifford, 1978; Keirans & Durden, 1998).

Los piojos fueron montados siguiendo el protocolo descrito por Price y colaboradores (2003), con una modificación en el proceso de deshidratación. Los ejemplares fueron sumergidos en KOH al 10% durante 24 horas, posteriormente lavados con agua destilada y deshidratados mediante una batería de alcoholes de concentración creciente (70%, 80%, 95% y 100%), permaneciendo 20 minutos en cada uno. A diferencia del protocolo original, que emplea únicamente alcohol al 95%, se utilizó esta serie para favorecer la deshidratación gradual y completa de los ejemplares. Luego, fueron sumergidos en aceite de clavo para su aclaración y finalmente montados en bálsamo de Canadá. La identificación se realizó siguiendo descripciones taxonómicas de diferentes autores (Castro & Gonzalez, 1999; Castro, 1981, 1982; Durden & Gomez, 2000; Durden & Webb, 1999; Price, Hellenthal, et al., 2003; Price & Timm, 2000; Werneck, 1933).

Los ácaros por su parte, fueron montados siguiendo el protocolo descrito por Walter & Krantz (2009). Los ejemplares se mantuvieron sumergidos en solución de Nesbitt durante 2 a 3 minutos hasta lograr su aclaramiento, y finalmente fueron montados en medio de Berlese.

Las identificaciones se basaron en las descripciones de diferentes autores (Hoffmann, 1990; Silva-de La Fuente et al., 2021; Stekolnikov, 2024; Stekolnikov & González-Acuña, 2015).

Si bien se montaron algunos individuos para la identificación morfológica de las especies, la mayoría de los ejemplares fueron observados bajo estereomicroscopio (ácaros) y lupa estereoscópica (garrapatas, piojos y pulgas) para su contabilización, por esta razón en las tablas se reportan algunos ectoparásitos sólo hasta nivel de géneros o familias. Esto se debe a la imposibilidad de observar estructuras diagnósticas específicas sin una preparación permanente. Para ello, se emplearon las mismas claves y descripciones citadas previamente para cada grupo de ectoparásito, respectivamente.

El caso más complejo fue el de los ácaros, ya que su identificación taxonómica precisa requiere la observación de sensilas, estructuras altamente frágiles que con frecuencia se desprenden o no son visibles sin montaje. Esta limitación se evidenció particularmente en los ácaros trombicúlidos, por lo que en algunos casos su identificación sólo pudo realizarse hasta el nivel de familia o género.

#### 4. *Evaluación del grado de especialización trófica*

Para evaluar el grado de especificidad se empleó el Índice de distancia taxonómica promedio (STD, por sus siglas en inglés, *Standardized Taxonomic Distance*) propuesto por Poulin & Mouillot (2003), el cual mide la distancia filogenética promedio entre todos los hospederos utilizados por cada ectoparásito, permitiendo cuantificar la especificidad desde una perspectiva evolutiva. Valores bajos de STD (cerca de 1) indican parásitos especialistas, asociados a hospederos estrechamente emparentados (ej. del mismo género), mientras que valores altos (hasta 5) indican parásitos generalistas que utilizan hospederos filogenéticamente distantes, del nivel de familias u órdenes (Krasnov et al., 2004a; Landaeta-Aqueveque et al., 2021). Para esto, se generó un archivo independiente para cada especie de ectoparásito, incorporando información de la taxonomía de sus hospederos desde filo hasta especie, junto con sus respectivas prevalencias con un factor de escalamiento de 10.000 establecido por el software. Para la interpretación del valor de STD, se establecieron

categorías específicas para este estudio, basadas en los lineamientos propuestos por Poulin & Mouillot (2003):

**Especificidad máxima** (Valor de STD = 1): Hospederos pertenecen a la misma especie o género.

**Especificidad alta a intermedia** (Valores de STD entre 1.0 – 2.0): Hospederos pertenecen al mismo género o familia.

**Especificidad intermedia a baja** (Valores de STD entre 2.0 – 3.0): Hospederos pertenecen a familias distintas dentro del mismo orden.

**Generalismo amplio** (Valores de STD > 3.0): Hospederos pertenecen a ordenes o clases diferentes.

#### 5. *Cálculo de prevalencia, abundancia e intensidad de ectoparásitos*

Para el cálculo de la prevalencia, abundancia media, e intensidad media se utilizó el software Quantitative Parasitology 3.0 (Reiczigel et al., 2019), empleando intervalos de confianza del 95% para cada parámetro ( $\alpha=0.05$ ). Las estimaciones se realizaron para cada especie de roedor (*A. olivacea*, *O. longicaudatus* y *Rattus* spp.), donde se calcularon los parámetros para cada grupo de ectoparásitos en general y luego detalladamente por especie, género o familia de ectoparásito. Para todos los intervalos de confianza se utilizó un nivel de significancia de  $\alpha=0.05$  según los lineamientos propuestos por Reiczigel et al., (2019). Asimismo, se estableció un tamaño muestral mínimo de  $n = 15$  individuos por especie de roedor como criterio de inclusión en los análisis, considerado como el límite inferior aceptable para estudios de carácter exploratorio, particularmente en contextos donde la obtención de tamaños muestrales mayores se ve restringida (Jovani & Tella, 2006; Sarabeev et al., 2025).

#### 6. *Evaluación de similitud entre comunidades de ectoparásitos y ocurrencia de co-invasión*

Para evaluar las similitudes y diferencias entre los ensamblajes de ectoparásitos asociados a las distintas especies de roedores, se realizó un análisis de similitud (*Analysis of Similarities*,

ANOSIM) de una vía para estimar la significancia estadística. Previo al análisis, las abundancias de los ectoparásitos fueron transformadas mediante raíz cuadrada, con el fin de reducir la influencia de especies altamente abundantes (como *I. sigelos*) y evitar sesgos en la estimación de la disimilitud.

Adicionalmente, se realizó un análisis de similitud de una vía considerando sólo dos grupos, correspondientes a roedores nativos e invasores, con el fin de evaluar las diferencias generales en la composición de sus comunidades de ectoparásitos. La interpretación del estadístico R de ANOSIM siguió los criterios de Clarke (1993):  $R > 0.75$  indica separación fuerte; 0.50-0.75 separación moderada-alta; 0.25-0.50 separación moderada-baja, y  $R < 0.25$  separación débil con solapamiento considerable entre comunidades. Posteriormente, se aplicó un análisis SIMPER para identificar la contribución de cada especie de ectoparásito a la disimilitud entre grupos. Todos los análisis multivariados (ambos ANOSIM y el SIMPER) se realizaron utilizando el índice de disimilitud de Bray-Curtis con 9.999 permutaciones, en el software PAST v.5.3.

Para evaluar diferencias en la prevalencia de ectoparásitos entre las especies de roedores, se aplicó una prueba exacta de Fisher. Las diferencias en la abundancia media e intensidad media de los ectoparásitos entre los distintos grupos de roedores se evaluaron mediante pruebas de *t* con remuestreo de *bootstrap*.

De esta manera, la ocurrencia de co-invasión se definió cuando los micromamíferos nativos presentaron ectoparásitos originalmente asociados a los roedores invasores, con valores de prevalencia, abundancia e intensidad medias iguales o superiores a los observados en los roedores invasores. Además, este patrón se interpretó como evidencia de establecimiento y dispersión exitosa de los parásitos en los nuevos hospederos. En contraste, se consideró la ocurrencia de *spillover* cuando los ectoparásitos invasores estuvieron presentes en roedores nativos, pero con valores inferiores de estos parámetros en comparación con los roedores invasores. De igual manera, se interpretó la ocurrencia de este fenómeno si ectoparásitos nativos presentaban valores menores de estos parámetros en roedores invasores.

Si bien ambos fenómenos fueron evaluados utilizando los mismos descriptores parasitológicos, difieren conceptualmente. La co-invasión implica necesariamente la introducción de un parásito asociado a un hospedero invasor que logra establecerse, reproducirse y dispersarse exitosamente en un nuevo ambiente, mientras que el *spillover* corresponde a una transmisión sin establecimiento sostenido en el tiempo y puede ocurrir en ambas direcciones (desde hospederos invasores hacia nativos y viceversa). En todos los análisis se consideró un nivel de significancia estadística de  $\alpha=0.05$ .

## RESULTADOS

### *Hallazgos generales*

Se capturó un total de 171 roedores (**Tabla 1**): 91 en otoño, 40 en invierno, 31 en primavera y 9 en verano. Del total de roedores muestreados, 47 correspondieron a roedores invasores (*R. rattus*,  $n=36$ ; *R. norvegicus*,  $n=11$ ) y 124 nativos (*A. olivacea*,  $n=71$ ; *O. longicaudatus*,  $n=52$ ; *Dromiciops bozinovici*,  $n=1$ ). De estos roedores se recolectaron un total de 5.191 ectoparásitos, de los cuales 3.445 correspondían a ácaros, 720 a piojos, 680 a garrapatas y 346 a pulgas (**Tabla 2**). Debido a la baja captura de *D. bozinovici* y a que el único ejemplar capturado no presentó ectoparásitos, esta especie no fue incluida en los análisis posteriores.

**Tabla 1.** Micromamíferos capturados por especie durante las campañas de muestreo en el SNPH entre abril de 2024 y diciembre de 2025.

ESPECIE DE MICROMAMÍFERO	CAMPAÑA							TOTAL
	CI (ABR2024)	CII (SEP2024)	CIII (DIC2024)	CIV (ENE2025)	CV (MAY2025)	CVI (AGO2025)	CVII (DIC2025)	
<i>Abrothrix olivacea</i>	27	4	10	4	14	1	11	71
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	23	18	1	3	6	0	1	52
<i>Dromiciops bozinovici</i>	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Rattus rattus</i>	8	10	4	2	6	5	1	36
<i>Rattus norvegicus</i>	6	1	1	0	1	1	1	11
<b>TOTAL</b>	<b>64</b>	<b>33</b>	<b>17</b>	<b>9</b>	<b>27</b>	<b>7</b>	<b>14</b>	<b>171</b>

**Tabla 2.** Ectoparásitos recolectados por tipo (ácaros, garrapatas, piojos y pulgas) durante las campañas de muestreo realizadas en el SNPH entre abril de 2024 y diciembre de 2025.

TIPO DE ECTOPARÁSITO	CI (ABR2024)	CII (SEP2024)	CIII (DIC2024)	CIV (ENE2025)	CV (MAY2025)	CVI (AGO2025)	CVII (DIC2025)	TOTAL
Ácaro	294	1365	1341	87	31	89	238	<b>3445</b>
Garrapata	104	87	226	63	41	18	141	<b>680</b>
Piojo	24	648	5	14	14	15	0	<b>720</b>
Pulga	146	72	26	33	34	9	26	<b>346</b>
<b>TOTAL</b>	<b>568</b>	<b>2172</b>	<b>1598</b>	<b>197</b>	<b>120</b>	<b>131</b>	<b>405</b>	<b>5191</b>

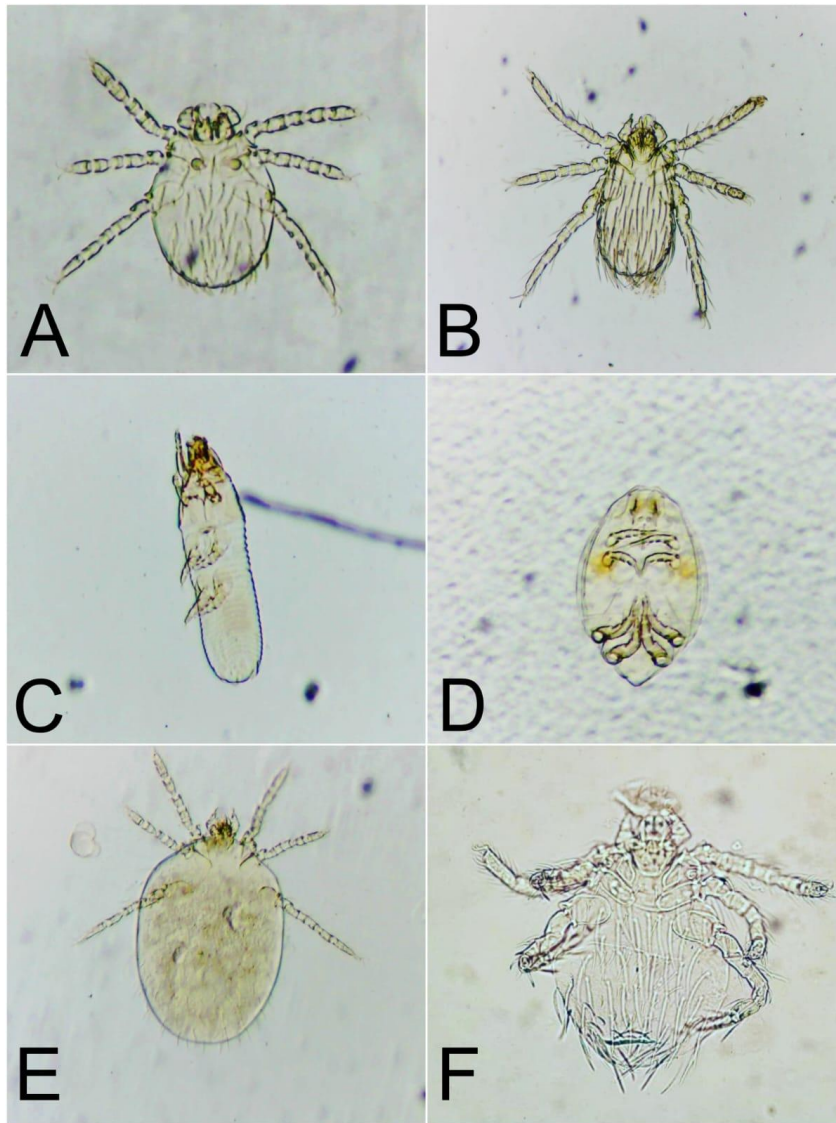
### Identificación de especies de ectoparásitos

#### Ácaros

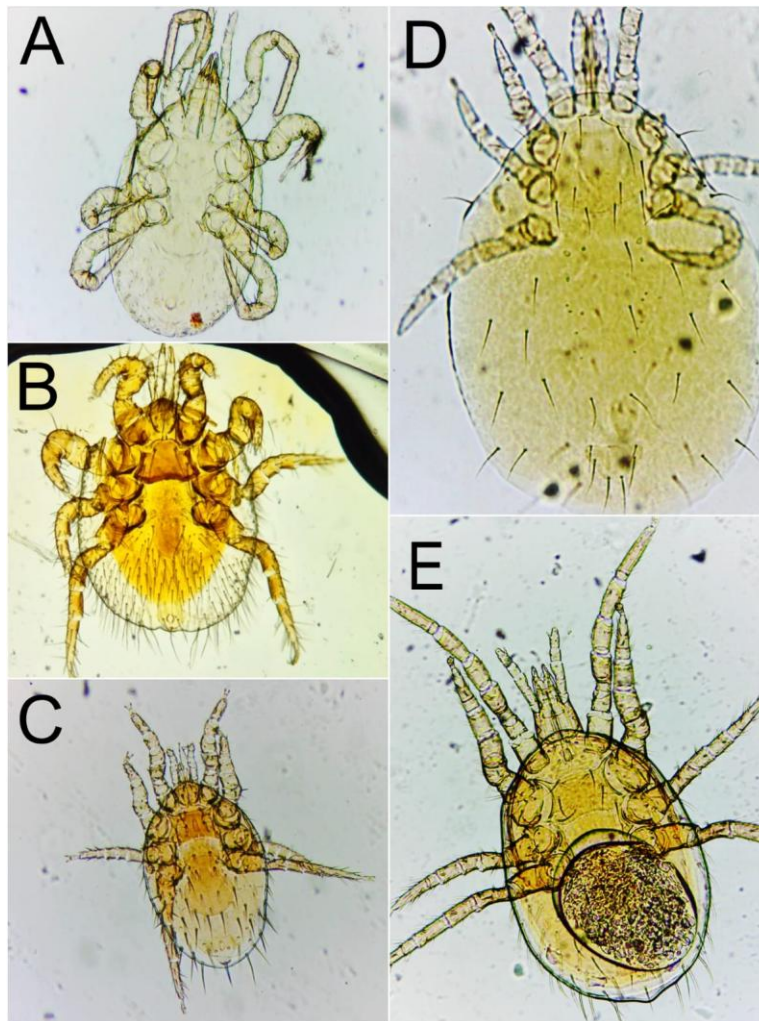
Se identificaron 11 taxones de ácaros a distintos niveles taxonómicos (familia, género y especie). Dentro de los taxones identificados, se evidenciaron ácaros asociados tanto a roedores nativos como a roedores invasores. A nivel de familia, Macrochelidae estuvo presente en *A. olivacea* y *Rattus* spp. pero no se registró en *O. longicaudatus*. Por otro lado, Listrophoridae se encontró en ambas especies de roedores nativos (*A. olivacea* y *O. longicaudatus*) estando ausente en *Rattus* spp., mientras que Trombiculidae se registró en los tres hospederos analizados (*A. olivacea*, *O. longicaudatus* y *Rattus* spp.).

A nivel de género, *Quadrasetta* sp. y *Proschoengastia* sp. estuvieron presentes en *A. olivacea*, *O. longicaudatus* y *Rattus* spp. mientras que *Hoffmannina* sp. se registró en *A. olivacea* y *Rattus* spp., sin registros en *O. longicaudatus*.

En cuanto a las especies, *Derrickiella expansus* Audy & Domrow, 1957 (**Figura 1**) y *Laelaps* ca. *galliarum* se encontraron en los tres hospederos analizados (*A. olivacea*, *O. longicaudatus* y *Rattus* spp.), mientras que *Gigantolaelaps wolffsohni* (Oudemans, 1910) fue registrada exclusivamente en *O. longicaudatus*. Finalmente, también fueron identificadas las especies *Ornithonyssus* ca. *bacoti* y *A. fahrenheitzi* (**Figura 2**). La primera se encontró tanto en roedores nativos como en invasores, mientras que *A. fahrenheitzi* se encontró únicamente en roedores nativos.



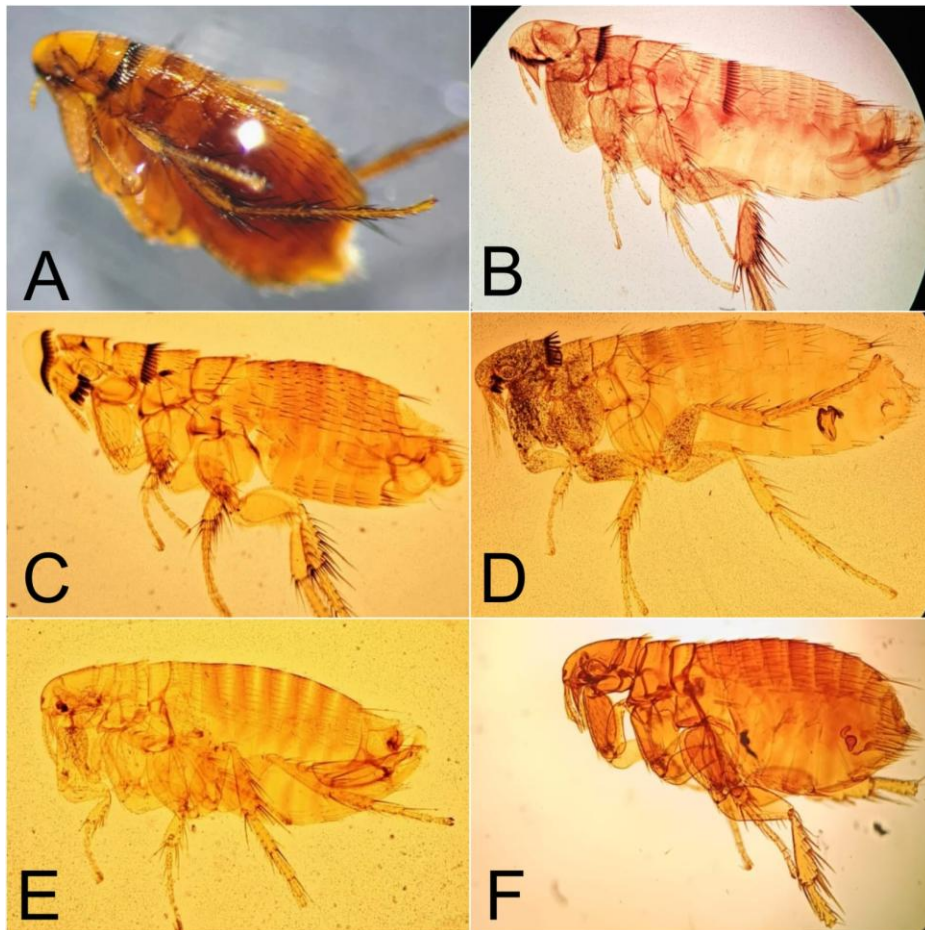
**Figura 1.** Ácaros extraídos desde roedores nativos e invasores en el SNPH. A. *Derrickiella expansus*; B. *Proschoengastia* sp.; C. Listrophoridae sp. 1; D. Listrophoridae sp. 2; E. *Quadraseta* sp. y F. *Hoffmannina* sp. Observaciones bajo microscopio óptico con aumento de 10x. Fuente: elaboración propia.



**Figura 2.** Ácaros extraídos desde roedores nativos e invasores en el SNPH. A. Macrochelidae sp 1; B. *Gigantolaelaps wolffsohni*; C. *Laelaps ca. galliarii*; D. *Ornithonyssus ca. bacoti* y E. *Androlaelaps fahrenheitzi*. Observaciones bajo microscopio óptico con aumento de 4x. Fuente: elaboración propia.

## Pulgas

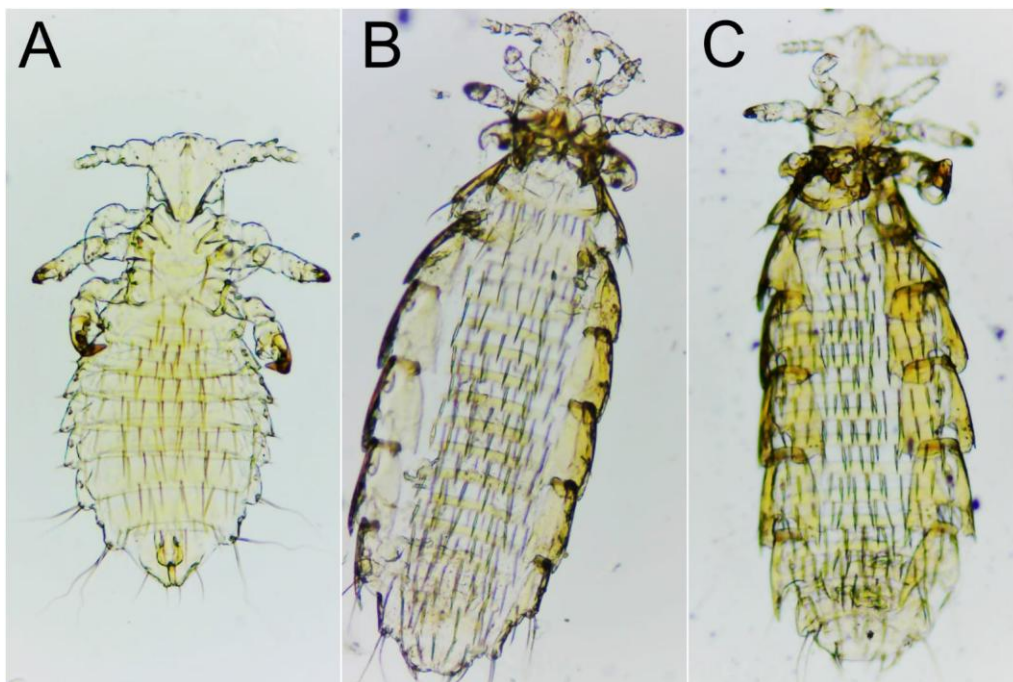
Se identificaron seis especies: *Ctenoparia jordani* Smit, 1955, *C. inopinata*, *S. ares*, *Neotyphloceras crassispina* (Rothschild, 1914), *Tetrapsyllus tantillus* (Jordan & Rothschild, 1923) y *T. rhombus* (**Figura 3**). Cinco de estas seis especies presentaron registros en los tres hospederos analizados (*A. olivacea*, *O. longicaudatus* y *Rattus* spp.). En contraste, *C. inopinata* no fue registrada en roedores del género *Rattus*, encontrándose sólo en *A. olivacea* y *O. longicaudatus*.



**Figura 3.** Pulgas nativas extraídas desde roedores nativos e invasores en el SNPH. A. *Ctenoparia jordani*; B. *Ctenoparia inopinata*; C. *Sphinctopsylla ares*; D. *Neotyphloceras crassispina*; E. *Tetrapsyllus rhombus* y F. *Tetrapsyllus tantillus*. Ejemplar A observado con lupa estereoscópica con aumento de 5x. Ejemplares B, C, D, E y F observados bajo microscopio óptico con aumento de 10x. Fuente: elaboración propia.

## Piojos

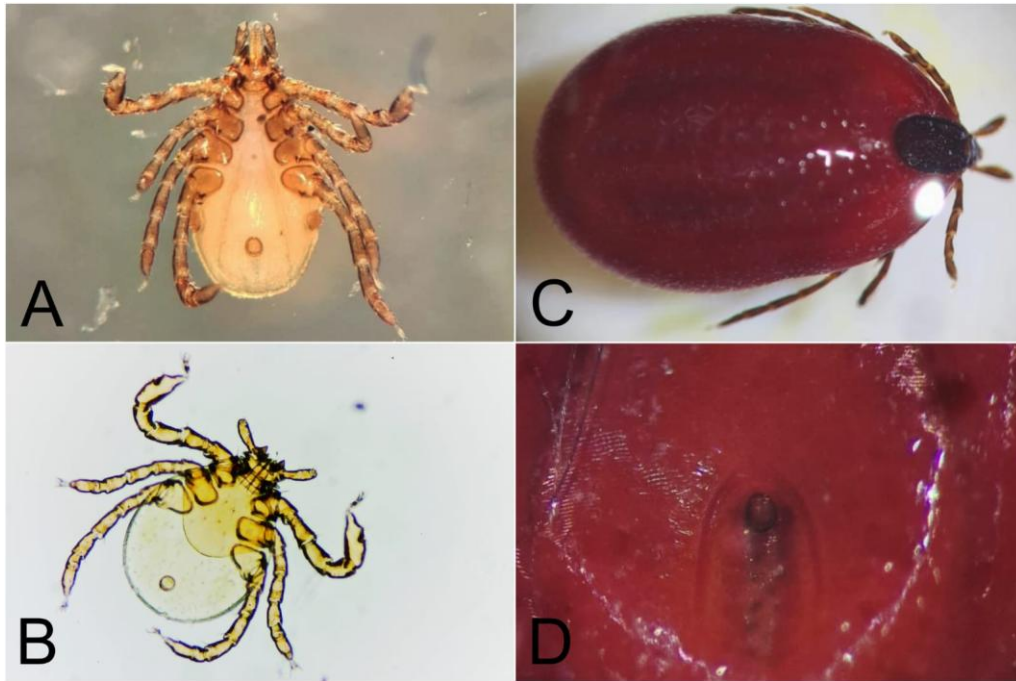
Los piojos estuvieron representados por tres especies: *H. travassosi*, *H. andina* y *P. spinulosa* (**Figura 4**). Esta última especie se observó exclusivamente en el género *Rattus*, sin presencia en roedores nativos. En contraste, *Hoplopleura* spp. fue evidenciado tanto en roedores nativos (*A. olivacea* y *O. longicaudatus*) como en *Rattus* spp.



**Figura 4.** Piojos extraídos desde roedores nativos e invasores en el SNPH. A. *Polyplax spinulosa*; B. *Hoplopleura andina* y C. *Hoplopleura travassosi*. Observaciones bajo microscopio óptico con aumento de 10x. Fuente: elaboración propia.

## Garrapatas

Se registró únicamente la especie *I. sigelos*, presente en *A. olivacea*, *O. longicaudatus* y *Rattus* spp. Cabe destacar que, de las 680 garrapatas recolectadas, sólo 8 se encontraban en estado adulto, 431 en estado de ninfa y 241 como larva (**Figura 5**).



**Figura 5.** Garrapatas *Ixodes sigelos* y sus estadios, extraídas desde roedores nativos e invasores en el SNPH. A. Ninfa; B. Larva; C. Adulto y D. Surco anal convexo característico para identificación taxonómica de la especie. Ejemplar A, C y D observados con lupa estereoscópica con aumentos de 3x, 2,5x y 5x, respectivamente. Ejemplar B observado bajo microscopio óptico con aumento de 10x. Fuente: elaboración propia.

### *Evaluación del grado de especialización trófica*

Los valores del índice STD oscilaron entre 1 y 3 (**Tabla 3**), evidenciando distintos grados de especificidad en el uso de roedores. El valor más bajo (STD = 1) se registró para *P. spinulosa*, especie presente exclusivamente en *Rattus* spp. La familia Macrochelidae y la especie *G. wolffsohni* fueron excluidas de este análisis, ya que sólo se registraron en una especie hospedera (*A. olivacea* y *O. longicaudatus*, respectivamente).

**Tabla 3.** Índice de especificidad para las especies de ectoparásitos registradas en el SNPH. Se presenta el número de especies hospedadoras utilizadas (N° de especies hospederas) y el índice STD para los taxones de parásitos encontrados. Los valores se muestran agrupados por tipo de ectoparásito (ácaros, garrapatas, piojos y pulgas). Valores más altos de STD indican un mayor grado de amplitud taxonómica en el uso de hospedadores, mientras que valores bajos sugieren mayor especialización.

Ectoparásito	N° de especies hospederas	STD
<b>Ácaros</b>		
Listrophoridae	2	2
Trombiculidae	3	2,67
<i>Quadrasetta</i> sp.	3	2,67
<i>Laelaps</i> ca. <i>galliarii</i>	3	2,67
<i>Proschoengastia</i> sp.	3	2,67
<i>Hoffmannina</i> sp.	2	3
<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>	2	2
<i>Ornithonyssus</i> ca. <i>bacoti</i>	3	2,67
<i>Derrickiella</i> sp.	3	2,67
<b>Garrapata</b>		
<i>Ixodes sigelos</i>	4	2,5
<b>Piojos</b>		
<i>Hoplopleura</i> spp.	3	2,67
<i>Polyplax spinulosa</i>	2	1
<b>Pulgas</b>		
<i>Ctenoparia inopinata</i>	2	2
<i>Ctenoparia jordani</i>	4	2,5
<i>Sphinctopsylla ares</i>	4	2,5
<i>Tetrapsyllus</i> spp.	4	2,5
<i>Neotyphloceras</i> spp.	4	2,5

Por el contrario, los ectoparásitos asociados a todos los roedores analizados en el estudio pertenecientes a distintos géneros y especies (*A. olivacea*, *O. longicaudatus* y *Rattus* spp., incluyendo *R. rattus* y *R. norvegicus*) presentaron valores de STD entre 2 y 3, como ocurrió en 13 de los ectoparásitos analizados.

Los ácaros exhibieron un rango de valores de STD que osciló entre 2 y 3, según el taxón, evidenciando en la mayoría de los casos una especificidad intermedia a baja. De igual manera, las pulgas presentaron una especificidad intermedia a baja, ya que cuatro de cinco especies utilizaron todas las especies de roedores, con valores de STD de 2.5. En los piojos

se observó especificidad máxima para *P. spinulosa* e intermedia a baja en *Hoplopleura* spp. Finalmente, *I. sigelos* también mostró una especificidad intermedia a baja (STD = 2.5), al parasitar a las cuatro especies de roedores.

#### *Prevalencias, abundancias e intensidades medias de ectoparásitos*

Debido a que el tamaño muestral de *R. norvegicus* (n=11) fue menor al mínimo establecido para este estudio (n=15), se optó por agrupar a ambas especies de *Rattus*, de manera que las prevalencias, abundancias e intensidades medias fueron estimadas para el género y no para cada especie individualmente.

#### **Ácaros**

En cuanto a los parámetros generales del grupo de los ácaros (**Tabla 4**), *O. longicaudatus* presentó la mayor prevalencia para este grupo (75%) entre los tres hospederos, siendo esta diferencia estadísticamente significativa. Por otro lado, *Rattus* spp., presentó los valores más altos de abundancias e intensidades medias (37.7 y 77, respectivamente). Sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas. En consecuencia, la prevalencia de *O. longicaudatus* fue el único parámetro que mostró diferencias significativas en este análisis general.

**Tabla 4.** *Parámetros generales de prevalencia, abundancia e intensidad medias ( $\pm$ IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) de ácaros recolectados en el SNPH.*

<b>Roedor</b>	<b>Prevalencia % (IC 95%)</b>	<b>Abundancia media (IC 95%)</b>	<b>Intensidad media (IC 95%)</b>
<i>Abrothrix olivacea</i>	46,5 (35,1 a 58,5)	20,9 (5,9 a 86)	45,1 (13 a 111)
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	75 (61,6 a 85,1)	3,62 (2,63 a 4,88)	4,82 (3,72 a 6,46)
<i>Rattus spp.</i>	48,9 (35 a 63)	37,7 (11,4 a 137)	77 (24,2 a 303)

Respecto a los parámetros obtenidos para cada taxon, se evidenciaron diferencias marcadas entre las especies de roedores (**Tabla 5**). Por un lado, *A. olivacea* fue el roedor que contó con el mayor número de taxones, evidenciando 10 de los 11 identificados. *O. ca. bacoti* fue el

ácaro con mayor prevalencia (16.9%), mientras que la abundancia e intensidad media fue mayor para la familia Trombiculidae (14.4 y 127, respectivamente). La familia Listrophoridae y *Hoffmannina* sp., fueron los ácaros con valores más bajos para todos los parámetros.

Respecto a *O. longicaudatus*, el taxón dominante fue *G. wolffsohni*, el cual presentó la mayor prevalencia en esta especie (65.4%), junto con los valores más altos de abundancia media (2.33) e intensidad media (3.56). En contraste, otros ácaros, como *L. ca. galliarum*, *Proschoengastia* sp. y la familia Trombiculidae, exhibieron prevalencias (15.4%, 5.8% y 5.8%, respectivamente) con valores muy bajos de abundancia e intensidad medias.

En *Rattus* spp., se observó una menor riqueza de ácaros en comparación con los roedores nativos, registrándose 7 de los 11 taxones identificados. No obstante, *Proschoengastia* sp. presentó los valores más altos en ratas de prevalencia, abundancia media e intensidad media (19.1%, 27.6 y 144, respectivamente). Al comparar estos parámetros con roedores nativos, la prevalencia de este taxón fue significativamente mayor en el género *Rattus* que en *A. olivacea*, mientras que las diferencias en abundancia e intensidad medias, aunque superiores en ratas, no resultaron estadísticamente significativas. *Derrickiella* sp. también presentó valores altos comparados con los demás ácaros dentro del conjunto registrado para *Rattus* spp., con una prevalencia de 17%, abundancia media de 6.62 y una intensidad media de 38.9. En contraste, el resto de los taxones registrados en las ratas invasoras exhibieron valores de prevalencia reducidos, comparables con los valores obtenidos por *A. olivacea* u *O. longicaudatus*. Sin embargo, las intensidades medias en *Rattus* spp. tendieron a ser mayores que las observadas en los roedores nativos, aunque sin diferencias estadísticamente significativas.

**Tabla 5.** Prevalencia (%), abundancias e intensidades medias ( $\pm$ IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) de especies de ácaros recolectadas de roedores nativos e invasores (IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) en el SNPH. La prevalencia se expresa como el porcentaje de roedores parasitados, la abundancia media como el número promedio de parásitos por roedor examinado y la intensidad media como el número promedio de parásitos por roedor parasitado (P%=Prevalencia; AM= Abundancia media; IM= Intensidad media).

Especie	<i>Abrothrix olivacea</i>			<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>			<i>Rattus spp.</i>		
	P% (IC 95%)	AM (IC 95%)	IM (IC 95%)	P% (IC 95%)	AM (IC 95%)	IM (IC 95%)	P% (IC 95%)	AM (IC 95%)	IM (IC 95%)
<i>Derrickiella sp.</i>	7 (2,8 a 15,3)	4,23 (1,11 a 12,8)	60 (16,4- 97,2)	3,8 (0,7 a 13,2)	0,308 (0 a 1,25)	8 (3 a 8)	17 (8 a 30,7)	6,62 (1,87 a 16,1)	38,9 (15 a 75,2)
Macrochelidae	2,8 (0,5 a 9,7)	0,0423 (0 a 0,127)	1,5 (1 a 1,5)	-	-	-	-	-	-
Listrophoridae	1,4 (0,1 a 7,5)	0,0282 (0 a 0,0845)	2 (-)	3,8 (0,7 a 13,2)	0,308 (0 a 1,06)	8 (5 a 8)	-	-	-
Trombiculidae	11,3 (5,3 a 21)	14,4 (0,521 a 83,2)	127 (5,38 a 488)	5,8 (1,6 a 16,1)	0,0769 (0 a 0,209)	1,33 (1 a 1,67)	10,6 (4,3 a 23,2)	2,43 (0,277 a 8,02)	22,8 (3,4 a 45,4)
<i>Quadrasetta sp.</i>	2,8 (0,5 a 9,7)	0,169 (0 a 0,775)	6 (1 a 6)	1,9 (0,1 a 10,2)	0,0192 (0 a 0,0577)	1 (-)	6,4 (1,8 a 17,8)	0,553 (0,0638 a 1,99)	8,67 (3 a 13)
<i>Laelaps ca. galliarum</i>	8,5 (3,7 a 17,4)	0,563 (0,155 a 1,56)	6,67 (2,67 a 11,8)	15,4 (7,2 a 27,7)	0,327 (0,115 a 0,766)	2,12 (1,12 a 3,5)	2,1 (0,1 a 11,3)	0,0426 (0 a 0,128)	2 (-)
<i>Proschoengastia sp.</i>	2,8 (0,5 a 9,7)	9 (1 a 9)	0,254 (0 a 1,21)	5,8 (1,6 a 16,1)	0,192 (0,0192 a 0,577)	3,33 (1 a 4,67)	19,1 (10,1 a 32,9)	27,6 (2,6 a 125)	144 (16,6 a 539)
<i>Hoffmannina sp.</i>	1,4 (0,1 a 7,5)	0,0282 (0 a 0,113)	2 (-)	-	-	-	2,1 (0,1 a 11,3)	0,0426 (0 a 0,128)	2 (-)
<i>Androlaelaps fahrenheitii</i>	8,5 (3,7 a 17,4)	0,648 (0,19 a 1,52)	7,67 (2,67 a 10,8)	1,9 (0,1 a 10,2)	0,0192 (0 a 0,0577)	1 (-)	-	-	-
<i>Ornithonyssus ca. bacoti</i>	16,9 (9,7 a 27,4)	0,634 (0,31 a 1,25)	3,75 (2,33 a 6,25)	5,8 (1,6 a 16,1)	0,0577 (0 a 0,115)	1 (-)	2,1 (0,1 a 11,3)	0,383 (0 a 1,15)	18 (-)
<i>Gigantolaelaps wolffsohni</i>	-	-	-	65,4 (51 a 77,1)	2,33 (1,73 a 3,02)	3,56 (2,85 a 4,24)	-	-	-

## Pulgas

Según los parámetros generales (**Tabla 6**), las prevalencias fueron similares entre los hospederos, aunque ligeramente más alta en los roedores nativos, particularmente en *A. olivacea* (67.6%). Sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativa. La abundancia media presentó valores que oscilaron entre 1.96 y 2.11, siendo este último valor el correspondiente a *A. olivacea*. En relación con la intensidad media general de pulgas, no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los hospederos, aunque los valores tendieron a ser levemente mayores en *Rattus spp.*

**Tabla 6.** Parámetros generales de prevalencia, abundancia e intensidad medias ( $\pm$ IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) para pulgas recolectadas en el SNPH.

Roedor	Prevalencia % (IC 95%)	Abundancia media (IC 95%)	Intensidad media (IC 95%)
<i>Abrothrix olivacea</i>	67,6 (55,7 a 77,6)	2,11 (1,61 a 2,85)	3,12 (2,54 a 4,19)
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	67,3 (52,9 a 79,1)	2 (1,45 a 2,75)	2,97 (2,31 a 3,89)
<i>Rattus spp.</i>	55,3 (40,3 a 69,3)	1,96 (1,28 a 2,98)	3,54 (2,58 a 5,23)

En lo referente a los parámetros por especie de pulga, se observan tendencias similares entre roedores nativos e invasores (**Tabla 7**). *Neotyphloceras spp.* fue la especie con mayor prevalencia en los tres hospederos, alcanzando el valor más alto en *O. longicaudatus* (48.1%). De igual manera, *Neotyphloceras spp.* exhibió la mayor abundancia media en *A. olivacea* y en *O. longicaudatus*; sin embargo, estos valores fueron bajos (0.803 y 1, respectivamente) respecto a los obtenidos por las otras especies de pulgas. En *Rattus spp.* también se registraron valores de abundancia media inferiores a 1, siendo *S. ares* la especie que alcanzó el valor más alto respecto a las demás pulgas. En relación con la intensidad media, *S. ares* fue la especie que presentó los mayores valores en los tres hospederos, destacando *Rattus spp.* como el hospedero con la mayor intensidad (2.88). Sin embargo, no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los hospederos para este parámetro.

**Tabla 7.** Prevalencia (%), abundancias e intensidades medias ( $\pm$ IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) de pulgas recolectadas de roedores nativos e invasores (IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) en el SNPH. La prevalencia se expresa como el porcentaje de roedores parasitados, la abundancia media como el número promedio de parásitos por roedor examinado y la intensidad media como el número promedio de parásitos por roedor parasitado (P%=Prevalencia; AM= Abundancia media; IM= Intensidad media).

Especie	<i>Abrothrix olivacea</i>			<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>			<i>Rattus spp.</i>		
	P% (IC 95%)	AM (IC 95%)	IM (IC 95%)	P% (IC 95%)	AM (IC 95%)	IM (IC 95%)	P% (IC 95%)	AM (IC 95%)	IM (IC 95%)
<i>Neotyphloceras spp.</i>	42,3 (30,9 a 54,2)	0,803 (0,549 a 1,11)	1,9 (1,53 a 2,3)	48,1 (34,5 a 61,6)	1 (0,654 a 1,69)	2,08 (1,52 a 3,34)	36,2 (23,2 a 51,1)	0,83 (0,489 a 1,4)	2,29 (1,59 a 3,35)
<i>Sphinctopsylla ares</i>	19,7 (11,8 a 30,9)	0,423 (0,211 a 0,825)	2,14 (1,36 a 3,43)	45,1 (31,8 a 58,9)	0,941 (0,608 a 1,37)	2,09 (1,57 a 2,74)	34 (21,7 a 48,9)	0,979 (0,532 a 1,72)	2,88 (2 a 4,44)
<i>Ctenoparia jordani</i>	9,9 (4,7 a 18,9)	0,113 (0,0282 a 0,211)	1,14 (1 a 1,29)	3,8 (7 a 13,2)	0,0385 (0 a 0,0962)	1 (-)	6,4 (1,8 a 17,8)	0,0638 (0 a 0,128)	1 (-)
<i>Ctenoparia inopinata</i>	22,5 (13,9 a 33,7)	0,338 (0,197 a 0,592)	1,5 (1,12 a 2,25)	1,9 (1 a 10,2)	0,0192 (0 a 0,0577)	1 (-)	-	-	-
<i>Tetrapsyllus spp.</i>	25,4 (16,1 a 36,6)	0,437 (0,239 a 0,662)	1,72 (1,33 a 2,17)	1,9 (1 a 10,2)	0,0192 (0 a 0,0577)	1 (-)	6,4 (1,8 a 17,8)	0,0851 (0 a 0,234)	1,33 (1 a 1,67)

## Piojos

En general, los piojos presentaron mayores valores de prevalencia, abundancia e intensidad medias en el género *Rattus* (34%, 13.9 y 40.8, respectivamente) en comparación con los roedores nativos (**Tabla 8**). No obstante, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas.

**Tabla 8.** Parámetros generales de prevalencia, abundancia e intensidad medias ( $\pm$ IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) de piojos recolectados en el SNPH.

Roedor	Prevalencia % (IC 95%)	Abundancia media (IC 95%)	Intensidad media (IC 95%)
<i>Abrothrix olivacea</i>	19,7 (11,8 a 30,9)	0,324 (0,169 a 0,549)	1,64 (1,21 a 2,21)
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	26,9 (16,1 a 40,3)	0,885 (0,462 a 1,81)	3,29 (2,15 a 5,8)
<i>Rattus spp.</i>	34 (21,7 a 48,9)	13,9 (4,07 a 39,7)	40,8 (13,2 a 104)

En cuanto a los parámetros por especie (**Tabla 9**), se evidenciaron diferencias entre los hospederos. Tanto en *A. olivacea* como en *O. longicaudatus* no se registró la presencia de *P. spinulosa*, siendo exclusiva de *Rattus spp.* Las abundancias e intensidades medias de *Hoplopleura spp.* fueron menores en roedores nativos en comparación con *Rattus spp.*; sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas. En *Rattus spp.*, *P. spinulosa* presentó los mayores valores de prevalencia, abundancia media e intensidad media (31.9%, 12.6 y 39.4, respectivamente). La prevalencia de esta especie resultó significativamente mayor en *Rattus spp.* (**Tabla 15**), mientras que las diferencias en abundancia e intensidad medias no fueron estadísticamente significativas.

**Tabla 9.** Prevalencia (%), abundancias e intensidades medias ( $\pm$ IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) de piojos recolectados de roedores nativos e invasores (IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) en el SNPH. La prevalencia se expresa como el porcentaje de roedores parasitados, la abundancia media como el número promedio de parásitos por roedor examinado y la intensidad media como el número promedio de parásitos por roedor parasitado (P%=Prevalencia; AM= Abundancia media; IM= Intensidad media).

Especie	<i>Abrothrix olivacea</i>			<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>			<i>Rattus spp.</i>		
	P% (IC 95%)	AM (IC 95%)	IM (IC 95%)	P% (IC 95%)	AM (IC 95%)	IM (IC 95%)	P% (IC 95%)	AM (IC 95%)	IM (IC 95%)
<i>Hoplopleura spp.</i>	21,1 (12,9 a 32,3)	0,324 (0,169 a 0,535)	1,53 (1,13 a 2,13)	25 (14,9 a 38,4)	0,808 (0,423 a 1,72)	3,23 (2 a 5,93)	19,1 (10,1 a 32,9)	1,32 (0,532 a 3,35)	6,89 (3,78 a 15,6)
<i>Polyplax spinulosa</i>	-	-	-	-	-	-	31,9 (20 a 46,8)	12,6 (2,9 a 37,7)	39,4 (9 a 104)

## Garrapatas

Sólo se identificó una única especie de garrapata, cuyos parámetros fueron mayores en *Rattus* spp. en comparación con los obtenidos para los roedores nativos (**Tabla 10**). Cabe destacar que *I. sigelos* registró la mayor prevalencia encontrada de todos los parásitos analizados en este estudio (74.5%), con una abundancia media de 8.89 y una intensidad media de 11.9. La prevalencia de *I. sigelos* fue significativamente mayor en el género *Rattus* en comparación con *A. olivacea* y *O. longicaudatus* (**Tabla 15**). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en abundancia e intensidad medias.

**Tabla 10.** Prevalencia (%), abundancias e intensidades medias ( $\pm$ IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) de garrapatas recolectadas de roedores nativos e invasores (IC 95%,  $\alpha=0.05$ ) en el SNPH. La prevalencia se expresa como el porcentaje de roedores parasitados, la abundancia media como el número promedio de parásitos por roedor examinado y la intensidad media como el número promedio de parásitos por roedor parasitado.

Roedor	Prevalencia % (IC 95%)	Abundancia media (IC 95%)	Intensidad media (IC 95%)
<i>Abrothrix olivacea</i>	50,7 (38,7 a 62,3)	3,45 (2,23 a 5,81)	6,81 (4,42 a 10,4)
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	25 (14,9 a 38,4)	0,327 (0,173 a 0,538)	1,31 (1 a 1,69)
<i>Rattus spp.</i>	74,5 (59,7 a 85,4)	8,89 (5,34 a 20,8)	11,9 (7,2 a 25,3)

### *Evaluación de similitud entre comunidades de ectoparásitos*

El análisis ANOSIM reveló diferencias estadísticamente significativas en la composición de las comunidades de ectoparásitos entre los distintos roedores analizados (**Tabla 11**), evidenciado por un valor de *R* bajo y un valor de *p* estadísticamente significativo.

**Tabla 11.** Resultados del análisis ANOSIM que evalúa las diferencias en la composición entre *A. olivacea*, *O. longicaudatus* y *Rattus spp.* Se muestran el número de permutaciones realizadas ( $N$ ), el rango medio dentro de los grupos, el rango medio entre grupos, el estadístico  $R$  y el valor de significancia de  $p$ .

Parámetro	Valor
Permutación $N$	9999
Rango medio dentro	7000
Rango medio entre	7455
$R$	0,06344
$p$	0,0199

En cuanto al análisis de similitud aplicado a los dos grupos (roedores nativos e invasores), los resultados fueron consistentes con aquellos obtenidos en el análisis realizado para los tres hospederos. El valor del estadístico  $R$  fue bajo (**Tabla 12**) y se observaron diferencias estadísticamente significativas ( $p = 0.01999$ ).

**Tabla 12.** Resultados del análisis ANOSIM que evalúa las diferencias en la composición entre los grupos de roedores nativos e invasores. Se muestran el número de permutaciones realizadas ( $N$ ), el rango medio dentro de los grupos, el rango medio entre grupos, el estadístico  $R$  y el valor de significancia de  $p$ .

Parámetro	Valor
Permutación $N$	9999
Rango medio dentro	6249
Rango medio entre	7665
$R$	0,1972
$p$	0,0001

El análisis SIMPER permitió identificar los taxones que contribuyen en mayor medida a la disimilitud observada entre los ensambles de ectoparásitos de roedores nativos e invasores (**Tablas 13 y 14**). La disimilitud promedio entre *O. longicaudatus* y *Rattus spp.* fue de 88.29%, donde las especies que más contribuyeron a esta diferencia fueron: *I. sigelos*

(18.51%) con abundancia media mayor en *Rattus* spp. (2.03) que en *O. longicaudatus* (0.28); *G. wolffsohni* (12.62%), que sólo se registró en *O. longicaudatus* (abundancia media = 1.18) y *S. ares* con una contribución del 8.64%, con mayor abundancia en *O. longicaudatus* (0.61) que en *Rattus* spp. (0.54). Respecto a la comparación entre *A. olivacea* vs. *Rattus* spp., la disimilitud promedio fue de 83.97% y los principales contribuyentes fueron: *I. sigelos* con una contribución de 19%, con abundancia media de 2.03 en *Rattus* spp. versus 1.11 en *A. olivacea*; *Derrickiella* sp. con 7.79%, con mayor abundancia en *Rattus* spp. (0.87) que en *A. olivacea* (0.46) y *P. spinulosa* con 7.75%, registrado exclusivamente en *Rattus* spp. (abundancia media = 1.38).

En conjunto, estos resultados indican que la disimilitud entre comunidades está impulsada principalmente por diferencias en la abundancia de taxones compartidos (ej. *I. sigelos*) y por la presencia exclusiva de ciertos parásitos en uno de los grupos de hospederos (ej. *G. wolffsohni* en nativos; *P. spinulosa* en invasores).

**Tabla 13.** Resultado de análisis SIMPER basado en el índice de disimilitud de Bray-Curtis, mostrando las especies de ectoparásitos que contribuyen en mayor medida a la disimilitud entre *Oligoryzomys longicaudatus* y *Rattus spp.* en el SNPH. Se indica la contribución porcentual individual y acumulada de cada especie, junto con su abundancia media en cada grupo.

Taxon	Disimilitud promedio	Contribución %	Acumulativo	Media <i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	Media <i>Rattus spp.</i>
<i>Ixodes sigelos</i>	18,51	20,96	20,96	0,28	2,03
<i>Gigantolaelaps wolffsohni</i>	12,62	14,29	35,26	1,18	0
<i>Sphinctosylla ares</i>	8,644	9,79	45,05	0,608	0,536
<i>Neotyphloceras spp</i>	8,423	9,539	54,58	0,646	0,511
<i>Polyplax spinulosa</i>	8,082	9,154	63,74	0,0192	1,38
<i>Proschoengastia sp</i>	6,88	7,793	71,53	0,101	1,43
<i>Derrickiella sp</i>	6,867	7,777	79,31	0,103	0,874
<i>Hoptopleura spp</i>	5,883	6,663	85,97	0,424	0,46
Trombiculidae	4,138	4,687	90,66	0,0657	0,423
<i>Quadrasetta sp</i>	2,251	2,55	93,21	0,0192	0,178
<i>Laelaps ca galliarii</i>	1,815	2,056	95,26	0,209	0,0301
<i>Ctenoparia jordani</i>	0,9645	1,092	96,36	0,0385	0,0638
Listrophoridae	0,7614	0,8623	97,22	0,107	0
<i>Ornithonyssus ca bacoti</i>	0,7136	0,8083	98,03	0,0577	0,0903
Macrochelidae	0,5948	0,6737	98,7	0	0,0213
<i>Tetrapsyllus spp</i>	0,5462	0,6186	99,32	0,0192	0,0726
<i>Hoffmannina sp</i>	0,301	0,3409	99,66	0	0,0301
<i>Ctenoparia inopinata</i>	0,1933	0,2189	99,88	0,0192	0
<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>	0,1075	0,1218	100	0,0192	0

**Tabla 14.** Resultado de análisis SIMPER basado en el índice de disimilitud de Bray-Curtis, mostrando las especies de ectoparásitos que contribuyen en mayor medida a la disimilitud entre *Abrothrix olivacea* y *Rattus spp.* en el SNPH. Se indica la contribución porcentual individual y acumulada de cada especie, junto con su abundancia media en cada grupo.

Taxon	Disimilitud promedio	Contribución %	Acumulativo	Media <i>Abrothrix olivacea</i>	Media <i>Rattus spp.</i>
<i>Ixodes sigelos</i>	19	22,62	22,62	1,11	2,03
<i>Derrickiella sp</i>	7,79	9.277	31,9	0,463	0,874
<i>Polyplax spinulosa</i>	7.755	9.236	41,13	0,0141	1,38
<i>Neotyphloceras spp</i>	7.487	8.917	50,05	0,561	0,511
<i>Proschoengastia sp</i>	6.691	7.968	58,02	0,0722	1,43
<i>Sphinctopsylla ares</i>	6.168	7.345	65,36	0,27	0,536
Trombiculidae	5,71	6.799	72,16	0,673	0,423
<i>Hoplopleura spp</i>	5.301	6.313	78,48	0,233	0,46
<i>Tetrapsyllus spp</i>	3.248	3.867	82,34	0,322	0,0726
<i>Ctenoparia inopinata</i>	3.233	3,85	86,19	0,265	0
<i>Ornithonyssus ca bacoti</i>	2.877	3.426	89,62	0,304	0,0903
<i>Quadraseta sp</i>	2.457	2.926	92,55	0,0608	0,178
<i>Laelaps ca galliarii</i>	1.741	2.074	94,62	0,198	0,0301
<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>	1.656	1.972	96,59	0,215	0
<i>Ctenoparia jordani</i>	1.525	1.816	98,41	0,104	0,0638
Macrochelidae	0,7538	0,8977	99,31	0,034	0,0213
<i>Hoffmannina sp</i>	0,4783	0,5696	99,88	0,0199	0,0301
Listrophoridae	0,1044	0,1243	100	0,0199	0
<i>Gigantolaelaps wolffsohni</i>	0	0	100	0	0

Tras comparar las prevalencias (prueba exacta de Fisher) y las abundancias e intensidades medias (prueba de *t*) de los distintos ectoparásitos entre hospederos nativos e invasores, sólo se evidenció co-invasión en una especie de ácaro, correspondiente a *O. ca. bacoti*, cuya prevalencia fue significativamente mayor en *A. olivacea* que en *Rattus* spp. (**Tabla 15**).

En cuanto al resto de las especies analizadas, fue posible establecer la ocurrencia de *spillover* en la familia Trombiculidae, *Quadrasetta* sp. y todas las especies de pulgas, a excepción de *C. inopinata*, que no presentó registros en roedores del género *Rattus*. Además, se evidenció una diferencia significativa en la prevalencia de *L. ca. galliarii*, siendo mayor en *O. longicaudatus* que en *Rattus* spp. Sin embargo, hubo casos en donde ectoparásitos nativos presentaron prevalencias significativamente mayores en roedores invasores. El caso más contrastante fue *I. sigelos*, especie que contribuyó en mayor proporción a las diferencias entre las comunidades parasitarias, y cuya prevalencia fue significativamente mayor en *Rattus* spp. que en roedores nativos (**Tabla 15**). Un patrón similar se evidenció en el caso de *Derrickiella* sp. y *Proschoengastia* sp., cuyas prevalencias fueron significativamente mayores en roedores del género *Rattus* en comparación con los roedores nativos (**Tabla 15**).

En el caso de *P. spinulosa*, ectoparásito asociado a ratas, la prevalencia fue significativamente mayor en *Rattus* spp., no registrándose individuos en roedores nativos, es decir, lo que indica ausencia de *spillover* y co-invasión, evidenciándose únicamente co-introducción (**Tabla 15**). Finalmente, en el grupo de las pulgas se evidenció que la prevalencia de *S. ares* fue significativamente mayor en *Rattus* spp. evidenciando un proceso de *spillover* (**Tabla 15**).

**Tabla 15.** Valores de *p* obtenidos en pruebas estadísticas de comparación de prevalencia, abundancia media e intensidad media de ácaros, garrapatas, piojos y pulgas entre especies de roedores nativos e invasores en el SNPH. Se presenta una comparación general entre los tres roedores y comparaciones pareadas entre grupos. Valores con negrita y asterisco (\*) indican diferencias estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ). Los guiones (-) corresponden a casos donde no fue posible hacer las comparaciones debido a ausencia de registros o valores muy bajos establecidos por el software *Quantitative Parasitology*.

Especie	A. olivacea vs O. longicaudatus vs Rattus spp.	A. olivacea vs Rattus spp.			O. longicaudatus vs Rattus spp.		
	Prevalencia (p-valor)	Prevalencia (p-valor)	Abundancia media (p-valor)	Intensidad media (p-valor)	Prevalencia (p-valor)	Abundancia media (p-valor)	Intensidad media (p-valor)
<b>Ácaros</b>							
<i>Derrickiella</i> sp.	0,0707	0,1321	0,549	0,452	<b>0,0438*</b>	0,126	0,107
Macrochelidae	-	1	-	-	-	-	-
Listrophoridae	-	-	-	-	-	-	-
Trombiculidae	0,5682	1	0,438	0,407	0,4718	0,159	0,139
<i>Quadraseta</i> sp.	0,5013	0,3859	-	-	0,3433	-	-
<i>Laelaps</i> ca. <i>galliarii</i>	0,066	0,2409	-	-	<b>0,0328*</b>	0,1	-
<i>Proschoengastia</i> sp.	<b>0,0070*</b>	<b>0,0066*</b>	0,427	0,414	0,0628	0,425	0,434
<i>Hoffmannina</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-
<i>Androlaelaps</i> <i>fahrenheiti</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ornithonyssus</i> ca. <i>bacoti</i>	<b>0,0168*</b>	<b>0,0144*</b>	0,627	-	0,6192	-	-
<i>Gigantolaelaps</i> <i>wolffsohni</i>	-	-	-	-	-	-	-
<b>Garrapatas</b>							
<i>Ixodes</i> <i>sigelos</i>	<b>&lt;0,0001*</b>	<b>0,0125*</b>	0,195	0,336	<b>&lt;0,0001*</b>	<b>&lt;0,0001*</b>	0,156
<b>Piojos</b>							
<i>Hoplopleura</i> spp.	0,7944	1	0,2	0,223	0,6292	0,487	0,267
<i>Polyplax</i> <i>spinulosa</i>	<b>&lt;0,0001*</b>	<b>&lt;0,0001*</b>	0,145	-	<b>&lt;0,0001*</b>	0,128	-
<b>Pulgas</b>							
<i>Neotyphloceras</i> spp.	0,4922	0,5673	0,928	0,467	0,3088	0,63	0,735
<i>Sphinctopsylla</i> <i>ares</i>	<b>0,0096*</b>	0,0888	0,096	0,385	0,3054	0,921	0,279
<i>Ctenoparia</i> <i>jordani</i>	0,4805	0,7379	0,419	-	0,666	-	-
<i>Ctenoparia</i> <i>inopinata</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tetrapsyllus</i> spp.	<b>0,0002*</b>	<b>0,0125*</b>	<b>0,002*</b>	0,388	0,3433	-	-

## DISCUSIÓN

El presente estudio aporta evidencia empírica sobre la dinámica de ectoparásitos en un ecosistema perturbado del sur de Chile, donde la coexistencia espacial entre roedores nativos (*A. olivacea*, *O. longicaudatus*) e invasores (*Rattus* spp.) genera condiciones propicias para el intercambio parasitario. Los resultados revelan una comunidad parasitaria compleja, caracterizada por una diferenciación estructural débil pero significativa (ANOSIM,  $R = 0.19$ ), lo que indica una alta conectividad entre los ensambles de hospederos. Aunque la co-invasión de parásitos introducidos fue un fenómeno limitado, se evidenció un patrón predominante de *spillover* de parásitos nativos hacia los hospederos invasores, modulado principalmente por el grado de especificidad taxonómica (STD).

### *Ectoparásitos asociados a roedores nativos e invasores*

#### Pulgas

La co-invasión de ectoparásitos desde *Rattus* spp. hacia roedores nativos fue un fenómeno limitado, lo que se explica principalmente por la ausencia de ectoparásitos introducidos asociados a *Rattus* spp. en el área de estudio. En efecto, todas las especies registradas correspondieron a especies nativas de Chile y Argentina (Bazán-León et al., 2013; Hopkins & Rothschild, 1966; Landaeta-Aqueveque et al., 2021; Smit, 1987), sin presencia de especies típicamente asociadas a roedores invasores, tales como *N. fasciatus*, *X. cheopis*, *L. segnis*, descritas anteriormente en Chile (Beaucournu et al., 2014; Moreno Salas et al., 2019). En consecuencia, no hubo pulgas introducidas disponibles para establecerse en hospederos nativos, limitando la ocurrencia de co-invasión. Este fenómeno, conocido como 'pérdida de parásitos durante la invasión' o *parasite loss* (Hatcher & Dunn, 2011), sugiere que las poblaciones de *Rattus* spp. que llegaron al SNPH habrían llegado sin una parte significativa de su fauna parasitaria original.

No obstante, Lizama-Schmeisser et al., (2024) reportan la presencia de estas pulgas en Chile, una de ellas restringida a la zona norte de Chile (*X. cheopis*), mientras que las otras presentan una distribución mucho más amplia, en las zonas norte, centro y sur del país. Ambas especies

se asocian principalmente a climas templados (Durdén & Hinkle, 2019), lo que podría facilitar su establecimiento en la zona centro-sur de Chile. Sin embargo, estas pulgas se encuentran con mayor frecuencia en ambientes urbanos y rurales, donde sus principales hospederos son más abundantes, lo que podría explicar su ausencia en el área de estudio, donde existe una menor concentración de hospederos y un menor grado de intervención antrópica. Asimismo, Alarcón (2003), registró en Concepción (Barrio Universitario-Cerro la Gallina) la presencia de dos ejemplares de *N. fasciatus* en *A. olivacea*; sin embargo, estos fueron considerados infestaciones accidentales.

Si bien, la co-invasión fue un fenómeno limitado, se evidenció *spillover* de ectoparásitos nativos desde roedores nativos a invasores, principalmente en pulgas, ácaros y garrapatas. En el caso de las pulgas, estudios previos ya habían documentado la presencia de algunas de estas especies parasitando ratas en Chile (Landaeta-Aqueveque et al., 2021; Lizama-Schmeisser et al., 2024; Moreno Salas et al., 2019; Moreno-Salas et al., 2020), lo que sugiere que el uso de *Rattus* spp. como un hospedero alternativo no es un evento aislado. Sin embargo, en estudios anteriores no se había reportado la presencia de *T. tantillus* en *Rattus* spp., como ocurrió en esta investigación. Si bien las prevalencias fueron bajas, la detección de ejemplares en ratas sugiere que al menos tienen cierta capacidad de parasitar hospederos invasores ante un solapamiento espacial.

### Ácaros

La co-invasión se evidenció únicamente en el grupo de los ácaros, lo que coincide parcialmente con las predicciones iniciales, las cuales postulaban que este fenómeno ocurriría en grupos con menor especificidad como pulgas, ácaros y garrapatas. En particular, el único taxón que presentó co-invasión fue *O. ca. bacoti*, constituyendo una excepción relevante, ya que exhibió prevalencias significativamente mayores en *A. olivacea* que en *Rattus* spp., cumpliendo con el criterio operativo de co-invasión. No obstante, este resultado debe interpretarse con precaución dado que la asignación taxonómica de este ácaro se basa en caracteres morfológicos, por lo que es fundamental confirmar esta identificación mediante herramientas moleculares, especialmente teniendo en consideración la complejidad taxonómica del grupo. En Chile, Silva de la Fuente (2019) realizó una revisión del estado

taxonómico de *O. bacoti* mediante un enfoque integrativo que combinó análisis moleculares, morfométricos y morfológicos, confirmando la presencia de un complejo críptico de especies en el país, evidenciando al menos tres entidades taxonómicas diferenciables: *Ornithonyssus* sp. aff. *bacoti* en el norte, *Ornithonyssus* sp. 2 con una distribución más amplia, y *Ornithonyssus* sp. 3, presente en áreas costeras de las regiones de Ñuble y Biobío. Cabe destacar que *Ornithonyssus* sp. aff. *bacoti* comparte ancestros en común con *O. bacoti* sensu stricto (s.s), mientras que *Ornithonyssus* sp. 2 y *Ornithonyssus* sp. 3 forman clados independiente, los que además podrían ser nativos. Por lo anterior, resulta necesario incorporar herramientas moleculares que permitan identificar con mayor precisión la identidad taxonómica de los ácaros encontrados en el SNPH.

En Chile central, Veloso-Frías et al. (2019) llevaron a cabo un estudio en la Reserva Nacional Los Queules y en plantaciones de *Pinus radiata*, donde también evidenciaron altos valores de prevalencia y abundancia de *Ornithonyssus* spp. en *A. olivacea*, que además resultaron ser significativamente mayores en plantaciones forestales que en bosques nativos. Considerando este antecedente de alto valores en roedores nativos y que el SNPH está rodeado por plantaciones de monocultivos, tanto de pinos como de eucaliptos, podría favorecer la persistencia y eventual expansión de *O. ca. bacoti* a través de los roedores que se movilizan entre el santuario y las plantaciones forestales, facilitando su dispersión.

*O. bacoti* es un ácaro ampliamente distribuido a nivel mundial, principalmente asociado a roedores sinantrópicos, como *R. norvegicus*, *R. rattus* y *R. tanezumi*, entre otros (Bhuyan & Nath, 2016; Yin et al., 2021; Yousif, 2023). Sin embargo, se ha sugerido que esta especie presenta una baja especificidad alimentaria (Yousif, 2023), lo que le permite infestar una amplia variedad de hospederos, incluidos algunos no tradicionales. Se ha registrado en animales domésticos y de compañía como gerbos, hámsters, conejos, degus y cobayas, e incluso en un burro en Francia, constituyendo el primer reporte de esta especie en un équido (d'Ovidio et al., 2018; Dumitrache et al., 2023; Mantovani et al., 2018). Asimismo, este ácaro es considerado un parásito de relevancia zoonótica, puesto que se ha confirmado como vector de *Rickettsia akari*, *Coxiella burnetii*, *Francisella tularensis*, *Yersinia pestis*, además

de ocasionar la dermatitis del ácaro de rata en humanos (Beck, 2008; Bhuyan & Nath, 2016; d'Ovidio et al., 2017, 2018; Yousif, 2023).

En cuanto al fenómeno de *spillover*, se registró la presencia de ectoparásitos nativos en roedores invasores con prevalencias mayores a las observadas en roedores nativos, como fue el caso de *Derrickiella* sp. y *Proschoengastia* sp. El hallazgo de *Proschoengastia* sp. es relevante desde una perspectiva epidemiológica, ya que en este género se han identificado especies infectadas con *Candidatus Orientia chiloensis*, en *R. norvegicus*, *A. olivacea* y otros roedores nativos del sur de Chile, sugiriendo que los roedores invasores podrían actuar como hospederos competentes para este ácaro vector (Martínez-Valdebenito et al. 2024). Es importante tener en consideración esta información, ya que la presencia de *Rattus* spp. podría favorecer un proceso de amplificación del vector, aumentando su abundancia y facilitando la circulación del patógeno dentro de la comunidad de hospederos. De esta manera, las ratas invasoras no sólo participarían en la dinámica de infestación por ácaros, sino que además podrían incrementar potencialmente el riesgo de transmisión de patógenos asociados al mantener o amplificar al vector en el ecosistema.

Por otro lado, en este estudio se reporta por primera vez el género *Hoffmannina* Brennan & Jones, 1959 para Chile. Este ácaro se ha descrito principalmente en la región Neotropical, con registros en países como Perú, México, Venezuela y Panamá (Brennan & Goff, 1977; Brennan & Jones, 1959; Estébanes-González & Cervantes, 2005; Goff, 1987; Ramírez-Chaves & Echeverry Pérez, 2025). Cabe destacar que todos estos registros han sido reportados en su mayoría en roedores nativos de estos países, incluyendo especies como *Cryptotis thomasi* (Merriam, 1897) en Venezuela; *Reithrodontomys* (*Reithrodontomys*) *sumichrasti* (Saussure, 1861) en Panamá y *Peromyscus melanocarpus* Osgood, 1904 en México, así como también a *Lestoros inca* (Thomas, 1917), especie endémica del Sur de Perú, entre otros, sin registros en *Rattus* spp.

No obstante, existen registros fuera de la región Neotropical, particularmente en Ucrania (Gushcha & Sklyar, 1989a, 1989b). En este caso, la mayoría de los ejemplares se registró en nidos de roedores comúnmente distribuidos en esta región, como *Cricetulus migratorius* (Pallas, 1773), *Microtus* (*Microtus*) *arvalis* (Pallas, 1779), aunque también se reportó en el

roedor invasor *Mus (Mus) musculus* Linnaeus, 1758. Este antecedente podría explicar la baja abundancia observada en este estudio, ya que sólo se encontraron dos individuos en *A. olivacea* y dos en *R. rattus*. En efecto, gran parte del ciclo de vida estos individuos, al igual que la mayoría de los ácaros trombicúlidos corresponde a estadios de vida libre, por lo que se encuentran en suelo y vegetación, mientras que únicamente la fase larval constituye un estadio parásito obligado (Hoffmann, 1999). En este estudio no se realizó búsqueda de ectoparásitos en nidos, madrigueras o similares, sólo se realizó en los roedores.

Otra posible explicación es que este taxón no sea particularmente un parásito tan exitoso en el área de estudio o bajo las condiciones climáticas locales, lo que limitaría su establecimiento y abundancia. La literatura describe la presencia de este género en zonas con climas más tropicales, con mayores temperaturas y otro tipo de condiciones ambientales como lo hay en Panamá, Venezuela, Perú y México (Brennan & Goff, 1977; Brennan & Jones, 1959; Estébanes-González & Cervantes, 2005; Goff, 1987).

Adicionalmente, en este estudio también se reporta la presencia de *Laelaps ca. galliarii*, con prevalencias significativamente mayores en *O. longicaudatus*. Esta especie está descrita en sigmodontinos de la tribu Oryzomyini en Buenos Aires, Argentina, parasitando especies como *O. fornesi*, *O. flavescens* y *O. nigripes* (Espinoza Carniglia, 2024; Savchenko & Lareschi, 2022). Sin embargo, en el presente estudio también se registraron ejemplares en *A. olivacea* y en *Rattus* spp. Estos registros deben ser corroborados mediante herramientas moleculares que permitan confirmar la identidad taxonómica del ácaro, ya que, de corresponder efectivamente a *L. ca. galliarii*, implicaría una ampliación de su rango de hospederos.

#### Garrapatas

En el caso de las garrapatas, no fue posible observar co-invasión, ya que sólo se aisló una especie de garrapata nativa de Sudamérica parasitando a roedores nativos y también a *Rattus* spp. De acuerdo con el único listado oficial de garrapatas descritas para Chile por González-Acuña & Guglielmone (2005), no existen registros de especies comúnmente asociadas al

género *Rattus* en Europa tales como *Ixodes granulatus* Supino, 1897 o *Haemaphysalis bandicota* Hoogstraal & Kohls, 1965 (Ho et al., 2021; Paperna, 2006).

La ausencia de estas especies en el área de estudio podría explicarse por al menos dos razones. En primer lugar, es posible que haya ocurrido una pérdida de parásitos, analogía conocida como la *caída por la borda*, donde los hospederos invasores arriban un nuevo territorio sin una parte de su fauna parasitaria asociada (Hatcher & Dunn, 2011). En este caso, las ratas que habitan el SNPH habrían llegado sin sus garrapatas nativas. Alternativamente, las garrapatas podrían haber sido introducidas junto con las ratas, pero no lograron establecerse en hospederos nativos. Esto podría deberse a barreras climáticas o ambientales que pudieron haber interrumpido su ciclo de vida, el cual es relativamente largo, complejo y estrechamente dependiente a la sangre y a condiciones ambientales; o bien, fueron incompatibles con los hospederos nativos (Marzec et al., 2025; Vechtova et al., 2020).

No obstante, *I. sigelos* fue el caso más relevante de *spillover*, ya que no solo parasitó a las cuatro especies de roedores muestreadas, sino que mostró prevalencias y abundancias significativamente mayores en *Rattus* spp. (74.5%) en comparación con los hospederos nativos. Registros previos ya habían documentado la presencia de esta especie en ratas en Chile (González-Acuña et al., 2004; Landaeta-Aqueveque et al., 2021). Este patrón sugiere que los roedores invasores no solo actúan como hospederos incidentales, sino que podrían estar funcionando como hospederos competentes que amplifican la abundancia del parásito en el ecosistema (*spillback*) (Hatcher & Dunn, 2011; Kelly et al., 2009). Esta amplificación tiene implicancias sanitarias críticas, dado que *I. sigelos* ha sido asociada a agentes zoonóticos como *Ehrlichia* spp., *Borrelia burgdorferi* sensu lato y *Hepatozoon* spp. en Chile (Muñoz-Leal et al., 2019; Parragué-Migone et al., 2025; Santodomingo et al., 2025) por lo que un aumento en su abundancia mediado por *Rattus* podría incrementar el riesgo de exposición tanto para la fauna nativa como para los humanos. Asimismo, Taylor et al. (2023) señalaron que las ratas negras cumplen un rol clave en el mantenimiento de poblaciones de garrapatas en los bordes urbanos, y que sus hábitos sinantrópicos incrementan el contacto con humanos, aumentando el riesgo de transmisión de patógenos potencialmente zoonóticos.

En este contexto, para estudios futuros se sugiere evaluar la posible ocurrencia del fenómeno de *spillback*, ya que *Rattus* spp. podría estar amplificando la abundancia de garrapatas en la comunidad de roedores nativos, con implicancias tanto ecológicas como sanitarias. De igual modo, se propone complementar los hallazgos mediante un análisis molecular que permita determinar si las garrapatas recolectadas portan algunos de los patógenos previamente descritos.

### Piojos

No se evidenció co-invasión en piojos, lo que es consistente con lo planteado en las predicciones. Este patrón se observa claramente en *P. spinulosa*, que presentó una alta especificidad hacia *Rattus* spp., sin registros en roedores nativos. Estos resultados respaldan la hipótesis de que la especificidad actúa como barrera para el establecimiento en nuevos hospederos. Este patrón es consistente con lo reportado por Figueroa et al. (2026) en la zona norte de Chile, puesto que la especie también se registró únicamente en roedores invasores. La literatura señala que en Europa *P. spinulosa* parasita al menos ocho especies del género *Rattus* (Durden & Musser, 1994), lo que refuerza su estrecha relación con este linaje de hospederos. En conjunto, la evidencia sugiere que, tanto en el área de estudio como en el norte de Chile *P. spinulosa* permanece restringida sólo a ratas invasoras. No obstante, en otras regiones del mundo se ha documentado que puede ampliar su rango de hospederos. Por ejemplo, Wang et al. (2020) reportaron la presencia de esta especie parasitando al menos seis especies de roedores endémicos australianos, de los cuales cinco pertenecen al género *Rattus*, mientras que uno corresponde a una especie de otro género: *Pseudomys occidentalis* Tate, 1951, el ratón occidental.

Por otra parte, no fue posible establecer la ocurrencia de *spillover* de piojos nativos hacia roedores invasores, puesto que los individuos recolectados en *Rattus* spp. sólo pudieron ser identificados hasta el nivel de género (*Hoplopleura* spp.). En la literatura, no se ha descrito en Chile la presencia de las especies *H. travassosi* ni *H. andina* en *Rattus* spp. Por ejemplo, Figueroa et al. (2026), reportan la presencia del grupo *Hoplopleura* sp. *travassosi* en al menos ocho especies nativas de roedores, sin registros en el género *Rattus*. De igual manera,

Landaeta-Aqueveque et al. (2021) en un listado actualizado de parásitos de roedores nativos e invasores en Chile, tampoco reportan la presencia de estas especies en *Rattus* spp.

El género *Hoplopleura* constituye el grupo más diverso dentro de la familia Hoplopleuridae, con más de 170 especies descritas que parasitan una amplia variedad de hospederos (Durden & Musser, 1994). Estas especies han sido registradas en distintos roedores; por ejemplo, *H. hirsuta* en especies del género *Sigmodon*, *H. mulleri* en gerbos (*Gerbil* sp.) y *H. acanthopus* en arvicolinos del género *Microtus*, entre otros (Durden & Musser, 1994; Matthee et al., 2025). No obstante, el género se asocia principalmente con roedores de la familia Muridae, donde se concentra el mayor número de especies hospederas. En este contexto, se han reportado especies como *H. intermedia* en roedores del género *Mastomys*; *H. rukenyae* en *Mus triton*, y *H. pacifica* en *R. rattus* (Light et al., 2010; Matthee et al., 2025). Considerando que existen especies de *Hoplopleura* spp. asociadas a roedores del género *Rattus*, no es posible asegurar si los ejemplares observados corresponden a especies nativas en ausencia de caracteres morfológicos diagnósticos claros, por lo que se recomienda corroborar la identidad taxonómica de los individuos mediante herramientas moleculares.

#### *Grado de especialización trófica*

Los resultados obtenidos validan el índice de distancia taxonómica promedio (STD) como una herramienta predictiva robusta para anticipar la probabilidad de intercambio parasitario en este sistema. La especificidad actuó como un filtro ecológico jerárquico: los taxones con alta especificidad (STD = 1.0), como el piojo *P. spinulosa*, mantuvieron una asociación exclusiva con su hospedero original (*Rattus* spp.), actuando como un modelo de co-introducción sin dispersión secundaria. Este patrón contrasta marcadamente con los taxones generalistas (STD  $\geq$  2.0), como la garrapata *I. sigelos* (STD = 2.5) y la mayoría de los ácaros y pulgas nativas, que mostraron una capacidad efectiva para utilizar múltiples hospederos filogenéticamente distantes. Sin embargo, aunque la baja especificidad es una condición necesaria para el intercambio, no es suficiente por sí sola; otros factores como la competencia interespecífica, barreras fisiológicas del hospedero invasor o la direccionalidad de la invasión podrían modular el éxito de establecimiento (Krasnov et al., 2004b; Poulin & Mouillot,

2003). No obstante, la capacidad de los generalistas para cruzar barreras taxonómicas subraya su rol como los principales agentes de reconfiguración de redes parásito-hospedero en contextos de invasión, mientras que los especialistas tienden a permanecer restringidos a sus linajes originales, salvo excepciones documentadas en otras regiones geográficas donde la plasticidad del parásito puede variar (Wang et al., 2020).

### *Prevalencia, abundancia e intensidad de ectoparásitos*

#### Pulgas

Se evidenciaron patrones contrastantes en la prevalencia, abundancia e intensidad media de los ectoparásitos entre roedores nativos e invasores. En el caso de las pulgas, se registraron prevalencias altas tanto en roedores nativos, como era esperable, como en *Rattus* spp., destacando los casos de *Neotyphloceras* spp (36.2%) y *S. ares* (34%). Estos resultados contrastan parcialmente con lo reportado por Lizama-Schmeisser et al. (2024), quienes documentan la presencia de varias especies de pulgas nativas en *Rattus* spp., pero con prevalencias, abundancias e intensidades medias inferiores a las observadas en roedores nativos, lo que sugiere un establecimiento incipiente en estos hospederos. Sin embargo, *S. ares* constituye una excepción, al presentar valores comparables o incluso elevados en *Rattus* spp. Este patrón sugiere que ciertos taxones poseen rasgos ecológicos que favorecen su establecimiento exitoso en hospederos invasores, lo que podría facilitar procesos de *spillover* e incluso amplificación local.

#### Ácaros

Los altos valores de prevalencia, abundancia e intensidad observados en *A. olivacea* para *O. ca. bacoti* son consistentes con lo reportado por Veloso-Frías et al. (2019) quienes documentan que este grupo puede alcanzar niveles elevados de infestación en ambientes con condiciones favorables. Si bien el tamaño muestral de dicho estudio es considerablemente mayor al de la presente investigación, es relevante destacar que *Ornithonyssus* spp, alcanzó una prevalencia de 70.9%, con abundancias medias variables. Estos antecedentes, en conjunto con los resultados obtenidos, sugieren que este ácaro se asocia con roedores nativos,

particularmente con *A. olivacea*, el cual podría estar actuando como un hospedero competente.

### Garrapatas

En cuanto a las garrapatas, los valores de prevalencia, abundancia e intensidad media observados en *Rattus* spp. fueron considerablemente más altos que en los roedores nativos (74.5%, 8.89, y 11.9, respectivamente) lo que sugiere que podría estar actuando como hospedero competente y podría conllevar a la ocurrencia un fenómeno de *spillback*. Cabe destacar que, en Chile, no se han reportado comúnmente niveles tan elevados de estos parámetros en roedores invasores, lo que refuerza la relevancia de este hallazgo y sus posibles implicancias ecológicas y sanitarias.

### Piojos

En este estudio se registró una prevalencia de 31,9% de *P. spinulosa* en *Rattus* spp., sin presencia en roedores nativos, lo que coincide con lo descrito por (Figuroa et al. (2026), quienes también reportaron a esta especie exclusivamente en roedores invasores. En contraste, se obtuvo una prevalencia de 25% de *Hoplopleura* spp. en *O. longicaudatus*, lo que demuestra la circulación de este género en hospederos nativos. Figuroa et al. (2026) documentaron que especies como *Hoplopleura aitkeni* Johnson, 1972 y *Hoplopleura reducta* Ferris, 1921 presentan variaciones estacionales significativas en prevalencia, abundancia e intensidad media en distintas ecorregiones, sugiriendo una mayor plasticidad ecológica y capacidad de adaptación a diferentes hospederos. La comparación entre ambos géneros evidencia que, mientras *P. spinulosa* se restringe a roedores invasores, *Hoplopleura* spp. mantiene una presencia relevante en roedores nativos, lo que refleja estrategias parasitarias diferenciadas y subraya el rol de la especificidad como un filtro ecológico en la dinámica de infestación.

### *Similitud entre comunidades de ectoparásitos*

El análisis de similitud indica una alta similitud entre las comunidades parasitarias de roedores nativos e invasores, evidenciando un alto grado de solapamiento en los ensambles,

pero con diferencias estadísticamente significativas no atribuibles al azar. Este patrón, consistente tanto al comparar las especies de roedores como al agruparlas en nativos e invasores, sugiere que las comunidades no están segregadas, sino que forman parte de una red de interacciones con elevada conectividad ecológica y potencial para el intercambio parasitario.

El análisis SIMPER permitió profundizar en estos resultados, evidenciando que la disimilitud está determinada principalmente por diferencias en la abundancia de los taxones compartidos, como *I. sigelos*, y en menor medida por la presencia de exclusiva de algunos ectoparásitos en alguno de los roedores, como *G. wolffsohni* en roedores nativos y *P. spinulosa* en *Rattus* spp.

Desde una perspectiva ecológica, estos resultados son consistentes con lo reportado por Landaeta-Aqueveque et al. (2021), quienes señalan que los parásitos, especialmente aquellos con baja especificidad, tienden a ser compartidos entre roedores nativos e invasores. Asimismo, se ha propuesto que el intercambio de ectoparásitos entre hospederos constituye un indicador de interacción espacial, por lo que el alto solapamiento observado sugiere que los roedores del SNPH no sólo coexisten espacialmente, sino que también se encuentran funcionalmente conectados a través de sus parásitos, favoreciendo así procesos de transmisión cruzada.

En conjunto, la co-invasión fue un fenómeno restringido, el análisis de los parámetros parasitológicos evidenció patrones contrastantes que sugieren la ocurrencia de *spillover* en múltiples taxones, validando la predicción de que la especificidad actúa como un filtro ecológico determinante. Estos resultados respaldan la hipótesis de que la baja especificidad facilita el *spillover*, pero además revelan un escenario más complejo donde *Rattus* spp. podría estar alterando la dinámica parasitaria nativa mediante la amplificación de abundancias, más que simplemente actuando como un hospedero puente pasivo.

### *Limitaciones*

El presente estudio presenta algunas limitaciones que deben ser consideradas en investigaciones futuras. En primer lugar, el diseño de muestreo estuvo orientado a micromamíferos terrestres, incluyendo dentro de la fauna a *D. bozinovici*, especie previamente registrada en el área de estudio mediante cámaras trampa; sin embargo, sólo se registró un individuo durante el muestreo. Esta baja representatividad podría estar asociada tanto a la selectividad del método de captura empleado como a las particularidades ecológicas de la especie, incluyendo su comportamiento arborícola y hábitos menos susceptibles a los métodos de muestreo utilizados. En segundo lugar, la riqueza de roedores registrada fue relativamente baja, lo que podría limitar la caracterización completa de la especificidad de los ectoparásitos, y en consecuencia, de sus ensamblajes parasitarios, subestimando la diversidad y complejidad de las interacciones hospedero–parásito en el sistema. Asimismo, la identificación taxonómica de los ectoparásitos se basó principalmente en caracteres morfológicos, lo que, si bien es un enfoque ampliamente utilizado, presenta limitaciones en grupos con alta complejidad taxonómica, como *O. ca. bacoti* o *H. travassosi*. En este sentido, la incorporación de herramientas moleculares habría permitido una mayor resolución en la identificación, reduciendo posibles errores y fortaleciendo la inferencia de procesos como el *spillover* y co-invasión. En conjunto, estas limitaciones sugieren que los resultados obtenidos deben interpretarse considerando estos aspectos, y destacan la necesidad de complementar futuros estudios con metodologías de muestreo más integrales y enfoques taxonómicos combinados.

## CONCLUSIÓN

El presente estudio identificó una amplia variedad de ectoparásitos asociados a roedores nativos e invasores en el SNPH, compuesta por 21 taxones, correspondientes a 11 ácaros, una especie de garrapata, seis especies de pulgas y tres especies de piojos. De estos, cuatro taxones se registraron exclusivamente en roedores nativos, uno exclusivamente en *Rattus* spp., y 16 se compartieron entre ambos grupos, evidenciando una dinámica parásito-hospedero compleja con conectividad significativa entre comunidades.

En cuanto al análisis del índice de distancia taxonómica promedio (STD) reveló diferencias en el grado de especificidad en los distintos grupos de ectoparásitos, indicando que la especificidad actuó como un filtro ecológico determinante para el intercambio parasitario. Los taxones con  $STD \geq 2.0$  (ácaros, pulgas e *I. sigelos*) mostraron mayor capacidad de utilizar una mayor variedad de hospederos y estuvieron sobrerrepresentados entre los parásitos compartidos. En contraste, el piojo *P. spinulosa* ( $STD = 1.0$ ) mantuvo una asociación exclusiva con *Rattus* spp., respaldando la predicción de que los parásitos especialistas enfrentan barreras para colonizar nuevos hospederos. Este patrón valida el uso del STD como herramienta predictiva para anticipar la probabilidad de *spillover* en sistemas de invasión biológica. El análisis de similitud (ANOSIM) y SIMPER evidenciaron diferencias estadísticamente significativas en la composición de las comunidades de ectoparásitos entre hospederos nativos e invasores. Sin embargo, la presencia de taxones compartidos en ambos grupos indica que existe cierta conectividad entre las comunidades parasitarias asociadas a los hospederos. Especies como *I. sigelos*, y *Derrickiella* sp. contribuyeron predominantemente a la disimilitud entre grupos, principalmente por diferencias en abundancia más que por exclusividad de hospederos, mientras que *G. wolffsohni* y *P. polyplax* sí marcaron diferencias por presencia exclusiva en un hospedero (*O. longicaudatus* y *Rattus* spp., respectivamente).

La hipótesis 1 (co-invasión) fue parcialmente respaldada: sólo se evidenció co-invasión en un taxón (*O. ca. bacoti*), mientras que no se registraron parásitos introducidos establecidos en roedores nativos para pulgas, garrapatas o piojos.

La hipótesis 2 (*spillover*) fue completamente respaldada: múltiples parásitos nativos con baja especificidad ( $STD \geq 2.0$ ) lograron parasitar exitosamente a *Rattus* spp., destacando el caso de *I. sigelos*, que presentó la mayor prevalencia del estudio (74.5%) y abundancias significativamente mayores en invasores que en nativos.

Finalmente, los resultados muestran que la coexistencia espacial entre roedores nativos e invasores en el SNPH genera condiciones propicias para el intercambio de parásitos. Si bien la co-invasión fue menos frecuente de lo esperado, si se evidenció con fuerza el fenómeno de *spillover* en aquellos grupos con menor grado de especificidad. Estos hallazgos destacan la importancia de considerar las interacciones parasito-hospedero en el contexto de las invasiones biológicas, puesto que el intercambio de parásitos influye tanto en la dinámica ecológica de la comunidad como en los riesgos sanitarios asociados a la transmisión de patógenos.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alarcón, M. E. (2003). Sifonapterofauna de tres especies de roedores de Concepción, VIII Región-Chile. *Gayana (Concepción)*, 67(1). <https://doi.org/10.4067/S0717-65382003000100003>
- Amin, O. M. (2017). Lice, Mites, and Ticks of Southeastern Wisconsin Mammals. *The Great Lakes Entomologist*, 9(4). <https://doi.org/10.22543/0090-0222.1281>
- Aplin, K. P., Suzuki, H., Chinen, A. A., Chesser, R. T., Ten Have, J., Donnellan, S. C., Austin, J., Frost, A., Gonzalez, J. P., Herbreteau, V., Catzefflis, F., Soubrier, J., Fang, Y.-P., Robins, J., Matisoo-Smith, E., Bastos, A. D. S., Maryanto, I., Sinaga, M. H., Denys, C., Cooper, A. (2011). Multiple Geographic Origins of Commensalism and Complex Dispersal History of Black Rats. *PLoS ONE*, 6(11), e26357. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026357>
- Barros-Battesti, D. M., Ramirez, D. G., Landulfo, G. A., Faccini, J. L. H., Dantas-Torres, F., Labruna, M. B., Venzal, J. M., & Onofrio, V. C. (2013). Immature argasid ticks: Diagnosis and keys for Neotropical region. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 22(4), 443–456. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612013000400002>
- Bazán-León, E. A., Lareschi, M., Sanchez, J., Soto-Nilo, G., Lazzoni, I., Venegas, C. I., Poblete, Y., & Vásquez, R. A. (2013). Fleas associated with non-flying small mammal communities from northern and central Chile: With new host and locality records. *Medical and Veterinary Entomology*, 27(4), 450–459. <https://doi.org/10.1111/mve.12005>
- Beaucournu, J. C., & Torres-Mura, J. C. (1985). Un nuevo *Tetrapsyllus* de Chile (Siphonaptera, Ropalopsyllidae). *Revue Française Entomologie*, 9–12.
- Beaucournu, J., Torres, J., & Gallardo, M. (1988). Description de la Femelle de *Ctenoparia topali* Smit, 1963 et Clef Dichotomique Du Genre *Ctenoparia* Rothschild, 1909 (Siphonaptera, Hystrichopsyllidae). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, (63), 380–383.

- Beaucournu, J.-C., Moreno, L., & González-Acuña, D. (2014). Fleas (Insecta-Siphonaptera) of Chile: A review. *Zootaxa*, 3900(2). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3900.2.1>
- Beck, W. (2008). Occurrence of a house-infesting Tropical rat mite (*Ornithonyssus bacoti*) on murides and human beings. *Travel Medicine and Infectious Disease*, 6(4), 245–249. <https://doi.org/10.1016/j.tmaid.2008.01.002>
- Becker, D. J., Washburne, A. D., Faust, C. L., Pulliam, J. R. C., Mordecai, E. A., Lloyd-Smith, J. O., & Plowright, R. K. (2019). Dynamic and integrative approaches to understanding pathogen spillover. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1782), 20190014. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0014>
- Bertelsmeier, C. (2021). Globalization and the anthropogenic spread of invasive social insects. *Current Opinion in Insect Science*, 46, 16–23. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.01.006>
- Bhuyan, P. J., & Nath, A. J. (2016). Record of Tropical Rat Mite, *Ornithonyssus bacoti* (Acari: Mesostigmata: Macronyssidae) from Domestic and Peridomestic Rodents (*Rattus rattus*) in Nilgiris, Tamil Nadu, India. *Journal of Arthropod-Borne Diseases*, 10(1), 98–101.
- Blackburn, T. M., Lockwood, J. L., & Cassey, P. (2015). The influence of numbers on invasion success. *Molecular Ecology*, 24(9), 1942–1953. <https://doi.org/10.1111/mec.13075>
- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U., & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(7), 333–339. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023>
- Borremans, B., Faust, C., Manlove, K. R., Sokolow, S. H., & Lloyd-Smith, J. O. (2019). Cross-species pathogen spillover across ecosystem boundaries: Mechanisms and theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1782), 20180344. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0344>
- Bossard, R. L., Lareschi, M., Urdapilleta, M., Cutillas, C., & Zurita, A. (2023). Flea (Insecta: Siphonaptera) Family Diversity. *Diversity*, 15(10), 1096. <https://doi.org/10.3390/d15101096>

- Bouwmeester, M. M., Goedknecht, M. A., Poulin, R., & Thielges, D. W. (2021). Collateral diseases: Aquaculture impacts on wildlife infections. *Journal of Applied Ecology*, 58(3), 453–464. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13775>
- Bradley, C. A., & Altizer, S. (2007). Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(2), 95–102. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.001>
- Brennan, J. M., & Goff, M. L. (1977). The Neotropical Genus *Hoffmannina*: Four New Species and Other Records from Mexico, Panama and Venezuela (Acarina: Trombiculidae). *The Journal of Parasitology*, 63(5), 908. <https://doi.org/10.2307/3279906>
- Brennan, J. M., & Jones, E. K. (1959). Keys to the Chiggers of North America with Synonymic Notes and Descriptions of Two New Genera (Acarina: Trombiculidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 52(1), 7–16. <https://doi.org/10.1093/aesa/52.1.7>
- Brown, G. P., Shine, R., & Rollins, L. A. (2024). A biological invasion modifies the dynamics of a host–parasite arms race. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 291(2016), 20232403. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.2403>
- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M., & Shostak, A. W. (1997). Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis et al. Revisited. *The Journal of Parasitology*, 83(4), 575. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Byers, J. E. (2009). Including parasites in food webs. *Trends in Parasitology*, 25(2), 55–57. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2008.11.003>
- Capizzi, D., Bertolino, S., & Mortelliti, A. (2014). Rating the rat: Global patterns and research priorities in impacts and management of rodent pests. *Mammal Review*, 44(2), 148–162. <https://doi.org/10.1111/mam.12019>
- Carpi, G., Cagnacci, F., Wittekindt, N. E., Zhao, F., Qi, J., Tomsho, L. P., Drautz, D. I., Rizzoli, A., & Schuster, S. C. (2011). Metagenomic Profile of the Bacterial Communities Associated with *Ixodes ricinus* Ticks. *PLoS ONE*, 6(10), e25604. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025604>

Carrera-Játiva, P. D., Verdugo, C., Landaeta-Aqueveque, C., Peña-Espinoza, M., & Acosta-Jamett, G. (2025). Seasonal and biological drivers of gastrointestinal parasites in wild rodents from two areas with different anthropogenic pressures in a semi-arid region. *BMC Veterinary Research*, 21(1), 686. <https://doi.org/10.1186/s12917-025-05129-5>

Casas-Cordero, C. R. (2005). Hualpén. De la periferia comunal a la centralidad metropolitana. *Urbano* 8, 84–90.

Castro, D. D. C., & Gonzalez, A. (1999). Una nueva especie de *Hoplopleura* (Hoplopleuridae: Anoplura) parásita de roedores cricétidos. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 28(4), 647–655. <https://doi.org/10.1590/S0301-80591999000400007>

Castro, D. del C. (1981). Contribución al conocimiento de los Anoplura neotropicales. *Revista Sociedad entomológica Argentina*, 40(1–4), 231–236.

Castro, D. del C. (1982). Las especies del grupo travassosi del género *Hoplopleura* Enderlein, 1904, en la República Argentina. *Revista Sociedad Entomológica Argentina*, (1–4), 171–182.

Chapple, D. G., Naimo, A. C., Brand, J. A., Michelangeli, M., Martin, J. M., Goulet, C. T., Brunton, D. H., Sih, A., & Wong, B. B. M. (2022). Biological invasions as a selective filter driving behavioral divergence. *Nature Communications*, 13(1), 5996. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-33755-2>

Civitello, D. J., Cohen, J., Fatima, H., Halstead, N. T., Liriano, J., McMahon, T. A., Ortega, C. N., Sauer, E. L., Sehgal, T., Young, S., & Rohr, J. R. (2015). Biodiversity inhibits parasites: Broad evidence for the dilution effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(28), 8667–8671. <https://doi.org/10.1073/pnas.1506279112>

Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>

Close, B., Banister, K., Baumans, V., Bernoth, E.-M., Bromage, N., Bunyan, J., Erhardt, W., Flecknell, P., Gregory, N., Hackbarth, H., Morton, D., & Warwick, C. (1996). Recommendations for euthanasia of experimental animals: Part 1. *Laboratory Animals*, 30(4), 293–316. <https://doi.org/10.1258/002367796780739871>

Cortez Parra, C. R., & Torres-Fuentes, L. G. (2021). Presencia de Dromiciops (Microbiotheriidae) en un remanente de bosque esclerófilo mediterráneo del Santuario de la Naturaleza Península de Hualpén, Chile. *Gayana (Concepción)*, 85(2), 146–152. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382021000200146>

d’Ovidio, D., Noviello, E., & Santoro, D. (2017). Tropical rat mite (*Ornithonyssus bacoti*) infestation in pet Syrian hamsters (*Mesocricetus auratus*) and their owner. *Veterinary Dermatology*, 28(2), 256–257. <https://doi.org/10.1111/vde.12411>

d’Ovidio, D., Noviello, E., & Santoro, D. (2018). Prevalence and zoonotic risk of tropical rat mite (*Ornithonyssus bacoti*) in exotic companion mammals in southern Italy. *Veterinary Dermatology*, 29(6), 522. <https://doi.org/10.1111/vde.12684>

Daly, E. Z., Chabrierie, O., Massol, F., Facon, B., Hess, M. C. M., Tasiemski, A., Grandjean, F., Chauvat, M., Viard, F., Forey, E., Folcher, L., Buisson, E., Boivin, T., Baltora-Rosset, S., Ulmer, R., Gibert, P., Thiébaud, G., Pantel, J. H., Heger, T., Renault, D. (2023). A synthesis of biological invasion hypotheses associated with the introduction–naturalisation–invasion continuum. *Oikos*, 2023(5), e09645. <https://doi.org/10.1111/oik.09645>

De Mendonça, R. F. B., Colle, A. C., Freitas, L. C., Martins, T. F., Horta, M. C., Oliveira, G. M. B., Pacheco, R. C., Mateus, L. A. F., & Rossi, R. V. (2020). Ectoparasites of small mammals in a fragmented area of the southern Amazonia: Interaction networks and correlations with seasonality and host sex. *Experimental and Applied Acarology*, 81(1), 117–134. <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00491-5>

Delavaux, C. S., Crowther, T. W., Zohner, C. M., Robmann, N. M., Lauber, T., Van Den Hoogen, J., Kuebbing, S., Liang, J., de-Miguel, S., Nabuurs, G.-J., Reich, P. B., Abegg, M., Adou Yao, Y. C., Alberti, G., Almeyda Zambrano, A. M., Alvarado, B. V., Alvarez-Dávila,

E., Alvarez-Loayza, P., Alves, L. F., ... Maynard, D. S. (2023). Native diversity buffers against severity of non-native tree invasions. *Nature*, 621(7980), 773–781. <https://doi.org/10.1038/s41586-023-06440-7>

Demeure, C., Dussurget, O., Fiol, G. M., Le Guern, A.-S., Savin, C., & Pizarro-Cerdá, J. (2019). *Yersinia pestis* and plague: An updated view on evolution, virulence determinants, immune subversion, vaccination and diagnostics. *Microbes and Infection*, 21(5–6), 202–212. <https://doi.org/10.1016/j.micinf.2019.06.007>

Dharmarajan, G., Gupta, P., Vishnudas, C. K., & Robin, V. V. (2021). Anthropogenic disturbance favours generalist over specialist parasites in bird communities: Implications for risk of disease emergence. *Ecology Letters*, 24(9), 1859–1868. <https://doi.org/10.1111/ele.13818>

Dumitrache, M. O., Györke, A., Julien, F., Kondratjeva, J., & Cadiergues, M.-C. (2023). Case report: Identification of the tropical rat mite (*Ornithonyssus bacoti*) on a domestic donkey in France. *Frontiers in Veterinary Science*, 10, 1141290. <https://doi.org/10.3389/fvets.2023.1141290>

Durden, L. A., & Gomez, M. S. (2000). *Abrocomaphthirus chilensis* (Gomez), new combination (Phthiraptera-Anoplura), an ectoparasite of the Chilean rodent *Abrocoma bennetti* (Abrocomidae). *Parasite*, 7(4), 331–332. <https://doi.org/10.1051/parasite/2000074331>

Durden, L. A., & Hinkle, N. C. (2019). Fleas (Siphonaptera). En *Medical and Veterinary Entomology* (pp. 145–169). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814043-7.00010-8>

Durden, L. A., & Musser, G. G. (1994). The sucking lice (Insecta, Anoplura) of the world: A taxonomic checklist with records of mammalian host and geographical distribution. American Museum of Natural History.

Durden, L. A., & Webb, J. P. (1999). *Abrocomaphthirus hoplai*, a new genus and species of sucking louse from Chile and its relevance to zoogeography. *Medical and Veterinary Entomology*, 13(4), 447–452. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2915.1999.00201.x>

Elton, C. S. (2020). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-34721-5>

Eslami, A., Yousefi, A., & Dowling, A. P. G. (2018). Prevalence of ectoparasites in black rat (*Rattus rattus*) from Mangrove forests of Qeshm Island, Iran. *Comparative Clinical Pathology*, 27(6), 1583–1586. <https://doi.org/10.1007/s00580-018-2777-3>

Espinoza Carniglia, M. V. (2024). Los ácaros Laelapidae (Parasitiformes, Mesostigmata) parásitos de los roedores de la tribu Phyllotini (Cricetidae, Sigmodontinae): Sistemática y relaciones filogenéticas. Doctor en Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata. <https://doi.org/10.35537/10915/168212>

Essl, F., Dullinger, S., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., Katsanevakis, S., Kühn, I., Lenzner, B., Pauchard, A., Pyšek, P., Rabitsch, W., Richardson, D. M., Seebens, H., Van Kleunen, M., Van Der Putten, W. H., Vilà, M., & Bacher, S. (2019). A Conceptual Framework for Range-Expanding Species that Track Human-Induced Environmental Change. *BioScience*, 69(11), 908–919. <https://doi.org/10.1093/biosci/biz101>

Estébanes-González, M. L., & Cervantes, F. A. (2005). Mites and ticks associated with some small mammals in Mexico. *International Journal of Acarology*, 31(1), 23–37. <https://doi.org/10.1080/01647950508684413>

Farahat, A., Hassan, M., Said, H., & Abdelwanis, M. (2014). Arthropod Ectoparasites of *Rattus norvegicus* in Four Governorates in Egypt and the Effect of Host Location, Sex and Age on Their Prevalence. *Acarines: Journal of the Egyptian Society of Acarology*, 8(2), 73–78. <https://doi.org/10.21608/ajes.2014.163853>

Feng, X., Peterson, A. T., Aguirre-López, L. J., Burger, J. R., Chen, X., & Papeş, M. (2024). Rethinking ecological niches and geographic distributions in face of pervasive human influence in the Anthropocene. *Biological Reviews*, 99(4), 1481–1503. <https://doi.org/10.1111/brv.13077>

Figuroa, C., Benavides-Céspedes, I., Ardila, M. M., Gil, L., Herrera, L., Salazar-Silva, C. H., Landaeta-Aqueveque, C., Muñoz-Leal, S., Silva-de La Fuente, M. C., Cicchino, A., &

Moreno, L. (2026). Spatial and seasonal distribution of rodent sucking lice (PSOCODEA: ANOPLURA) in northern CHILE. *Medical and Veterinary Entomology*, 40(1), 43–55. <https://doi.org/10.1111/mve.70036>

Fuentes, G., Cisternas, A., Valencia, G., Mihoc, M., Ruiz, E., Hasbún, R., Valenzuela, S., & Baeza, C. M. (2017). Diversidad taxonómica y genética del sitio prioritario Península de Hualpén, Región del Bío-Bío, Chile. Implicancias para la conservación. *Gayana. Botánica*, (ahead), 0–0. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432017005000112>

Gajardo, M. (1994). *La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica*. Editorial Universitaria.

Goff, M. L. (1987). The Genera *Hoffmannina* and *Crotiscus* (Acari: Trombiculidae), with Descriptions of Two New Peruvian Species from *Lestoros inca* (Marsupialia: Caenolestidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 80(6), 809–813. <https://doi.org/10.1093/aesa/80.6.809>

González-Acuña, D., & Guglielmone, A. A. (2005). Ticks (Acari: Ixodoidea: Argasidae, Ixodidae) of Chile. *Experimental and Applied Acarology*, 35(1–2), 147–163. <https://doi.org/10.1007/s10493-004-1988-2>

González-Acuña, D., Venzal, J. M., & Guglielmone, A. A. (2004). Nuevos hospedadores y localidades de *Ixodes sigelos* e *Ixodes auritulus* (Acari: Ixodidae) en Chile. *Gayana (Concepción)*, 68(1). <https://doi.org/10.4067/S0717-65382004000100012>

Guglielmone, A. A., Gonzalez-Acuna, D., Autino, A. G., Venzal, J. M., Nava, S., & Mangold, A. J. (2004). *Ixodes sigelos* Keirans, Clifford & Corwin, 1976 (Acari: Ixodidae) in Argentina and southern Chile. *Systematic and Applied Acarology*, 10(0), 37. <https://doi.org/10.11158/saa.10.1.6>

Guo, Y., Shao, M., Guan, P., Yu, M., Geng, L., Gao, Y., Meng, L., & Qu, B. (2024). Co-Invasion of Congeneric Invasive Plants Adopts Different Strategies Depending on Their Origins. *Plants*, 13(13), 1807. <https://doi.org/10.3390/plants13131807>

Gushcha, G. I., & Sklyar, V. E. (1989a). Harvest mites of the family Trombiculidae in the steppe zone of the southeastern Ukraine. *Parazitologiya*, 23(1), 29–34.

Gushcha, G. I., & Sklyar, V. E. (1989b). Trombiculid mites from the steppe zone of south-eastern Ukraine. *Parazitologiya*, 23(1), 29–34.

Hamidi, K., & Bueno-Marí, R. (2020). Host-ectoparasite Associations: The Role of Host Traits, Season and Habitat on Parasitism Interactions of the Rodents of Northeastern Iran. In Review. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-42804/v1>

Harper, G. A., & Bunbury, N. (2015). Invasive rats on tropical islands: Their population biology and impacts on native species. *Global Ecology and Conservation*, 3, 607–627. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.02.010>

Hatcher, M. J., & Dunn, A. M. (2011). *Parasites in Ecological Communities*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511987359>

Herrero-Cófreces, S., Flechoso, M. F., Rodríguez-Pastor, R., Luque-Larena, J. J., & Mougeot, F. (2021). Patterns of flea infestation in rodents and insectivores from intensified agro-ecosystems, Northwest Spain. *Parasites & Vectors*, 14(1), 16. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04492-6>

Ho, J., Changbunjong, T., Weluwanarak, T., Hussain, S., & Sparagano, O. (2021). The pests of a pest: A systematic review of ectoparasitic fauna among synanthropic rodents in the 21st century with meta-analysis. *Acta Tropica*, 215, 105802. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2020.105802>

Hoffman, A., Schaer, J., Voigt, C., Rovero, F., & Decher, J. (2010). *Field Methods and Techniques for Monitoring Mammals*. ResearchGate. [https://www.researchgate.net/publication/235779376\\_Field\\_Methods\\_and\\_Techniques\\_for\\_Monitoring\\_Mammals](https://www.researchgate.net/publication/235779376_Field_Methods_and_Techniques_for_Monitoring_Mammals)

Hoffmann, A. (1990). Los trombicúlidos de México (Acarida: Trombiculidae). Parte taxonómica (1. ed). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología.

Hoffmann, A. (1999). Mexican Trombiculidae (Acarina). En Proceedings of the First International Congress of Parasitology (pp. 1024–1027). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-011427-9.50324-3>

Hopkins, G. H. E., & Rothschild, M. (1966). An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History) with keys and short descriptions for the identification of families, genera, species and subspecies of the Order. Volumen IV: Hystrichopsyllidae: IV. Trustees of the British Museum (Natural History).

IUCN. (2016). *Rattus rattus*: Kryštufek, B., Palomo, L., Hutterer, R., Mitsainas, G. & Yigit, N.: The IUCN Red List of Threatened Species 2021. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-1.RLTS.T19360A192565917.en>

Johnson, P. T. (1957). A classification of Siphonaptera of South America, Memoirs of the Entomological Society of Washington (Vol. 5). The Entomological Society of Washington, U.S National Museum.

Johnson, P. T. J., & Thieltges, D. W. (2010). Diversity, decoys and the dilution effect: How ecological communities affect disease risk. *Journal of Experimental Biology*, 213(6), 961–970. <https://doi.org/10.1242/jeb.037721>

Jovani, R., & Tella, J. L. (2006). Parasite prevalence and sample size: Misconceptions and solutions. *Trends in Parasitology*, 22(5), 214–218. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2006.02.011>

Karbowiak, G., Stanko, M., Rychlik, L., & Werszko, J. (2023). An annotated checklist of arthropods associated with the root vole *Microtus oeconomus*. *Biologia*, 78(11), 3085–3108. <https://doi.org/10.1007/s11756-023-01433-3>

Keirans, J. E., & Clifford, C. M. (1978). The Genus *Ixodes* in the United States: A Scanning Electron Microscope Study and Key to the Adults. *Journal of Medical Entomology*, 15(2), 1–38. <https://doi.org/10.1093/jmedent/15.suppl2.1>

Keirans, J. E., Clifford, C. M., & Corwin, D. (1976). *Ixodes sigelos*, n. Sp. (Acarina: Ixodidae), a parasite of rodents in Chile, with a method for preparing ticks for examination by scanning electron microscopy. *Acarologia*, 18(2), 217–225.

Keirans, J. E., & Durden, L. A. (1998). Illustrated Key to Nymphs of the Tick Genus *Amblyomma* (Acari: Ixodidae) Found in the United States. *Journal of Medical Entomology*, 35(4), 489–495. <https://doi.org/10.1093/jmedent/35.4.489>

Kelly, D. W., Paterson, R. A., Townsend, C. R., Poulin, R., & Tompkins, D. M. (2009). Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? *Ecology*, 90(8), 2047–2056. <https://doi.org/10.1890/08-1085.1>

Kim, K. C. (Ed.). (1985). *Coevolution of parasitic arthropods and mammals*. Wiley.

Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4), 199–204. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02101-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02101-2)

Krasnov, B. R., Poulin, R., Shenbrot, G. I., Mouillot, D., & Khokhlova, I. S. (2004). Ectoparasitic “Jacks-of-All-Trades”: Relationship between Abundance and Host Specificity in Fleas (Siphonaptera) Parasitic on Small Mammals. *The American Naturalist*, 164(4), 506–516. <https://doi.org/10.1086/423716>

Krasnov, B. R., Mouillot, D., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., & Poulin, R. (2004a). Geographical variation in host specificity of fleas (Siphonaptera) parasitic on small mammals: The influence of phylogeny and local environmental conditions. *Ecography*, 27(6), 787–797. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.04015.x>

Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., & Degen, A. A. (2004b). Flea species richness and parameters of host body, host geography and host ‘milieu’. *Journal of Animal Ecology*, 73(6), 1121–1128. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00883.x>

Landaeta-Aqueveque, C. (2023). Parasitismo e Invasiones Biológicas. En Enfermedades y parásitos de la fauna silvestre de Chile (Primera edición, pp. 57–63). Editorial Universidad de Concepción.

Landaeta-Aqueveque, C., Moreno Salas, L., Henríquez, A., Silva-de La Fuente, M. C., & González-Acuña, D. (2021). Parasites of Native and Invasive Rodents in Chile: Ecological and Human Health Needs. *Frontiers in Veterinary Science*, 8, 643742. <https://doi.org/10.3389/fvets.2021.643742>

Lareschi, M., & González-Acuña, D. (2010). Acari, Laelapidae (ectoparasitic mites), central and southern Chile. *Check List*, 6(4), 546. <https://doi.org/10.15560/6.4.546>

Lieurance, D., Kendig, A., & Romagosa, C. (2022). The Stages of Invasion: How does a nonnative species transition to an invader?: SS-AGR-464/AG463, 7/2022. *EDIS*, 2022(4). <https://doi.org/10.32473/edis-ag463-2022>

Light, J. E., Smith, V. S., Allen, J. M., Durden, L. A., & Reed, D. L. (2010). Evolutionary history of mammalian sucking lice (Phthiraptera: Anoplura). *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 292. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-292>

Lizama-Schmeisser, N., De Castro, E. S., Espinoza-Carniglia, M., Herrera, Y., Silva-de La Fuente, M. C., Lareschi, M., & Moreno, L. (2024). Are *Rattus rattus* fleas invasive? Evaluation of flea communities in invasive and native rodents in Chile. *Medical and Veterinary Entomology*, 38(4), 599–613. <https://doi.org/10.1111/mve.12739>

Lydecker, H. W., Hochuli, D. F., & Banks, P. B. (2019). Peri-urban black rats host a rich assembly of ticks and healthier rats have more ticks. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 10(4), 749–753. <https://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2019.03.007>

Lymbery, A. J., Morine, M., Kanani, H. G., Beatty, S. J., & Morgan, D. L. (2014). Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 3(2), 171–177. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.04.002>

Maaz, D., Krücken, J., Blümke, J., Richter, D., McKay-Demeler, J., Matuschka, F.-R., Hartmann, S., & Von Samson-Himmelstjerna, G. (2018). Factors associated with diversity, quantity and zoonotic potential of ectoparasites on urban mice and voles. *PLOS ONE*, 13(6), e0199385. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0199385>

Mandla, D., Brar, S. K., Rara, S., Singla, N., & Singla, L. D. (2025). Incidence, molecular characterisation and epidemiology of Oriental rat flea, *Xenopsylla cheopis* (Rothschild, 1903) in synanthropic rodent hosts. *Journal of Vector Borne Diseases*. [https://doi.org/10.4103/jvbd.jvbd\\_52\\_25](https://doi.org/10.4103/jvbd.jvbd_52_25)

Mantovani, S., Allan, N., Pesapane, R., Brignolo, L., & Foley, J. (2018). Eradication of a tropical rat mite (*Ornithonyssus bacoti*) infestation from a captive colony of endangered amargosa voles (*Microtus californicus scirpensis*). *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 49(2), 475–479. <https://doi.org/10.1638/2017-0188.1>

Martínez-Valdebenito, C., Acosta-Jamett, G., Abello, R., Jiang, J., Richards, A. L., Abarca, K., & Weitzel, T. (2024). Hosts and vectors of scrub typhus in Chile: Epidemiological study and molecular analyses of *Orientia* infection in rodents and rodent-associated mites. *Parasites & Vectors*, 17(1), 514. <https://doi.org/10.1186/s13071-024-06602-0>

Marzec, A., Filipowska, A., Humeniuk, O., Filipowski, W., & Raif, P. (2025). A Deep Learning Approach for Classifying Developmental Stages of *Ixodes ricinus* Ticks on Images Captured Using a Microscope's High-Resolution CMOS Sensor. *Sensors*, 25(16), 5038. <https://doi.org/10.3390/s25165038>

Matthee, C. A., Du Toit-Heunis, N., Matthee, S., Durden, L. A., & Light, J. E. (2025). Host associations, host switching, geographic location, and potential reticulate evolution shape the systematics of sucking lice (Psocodea: Anoplura) belonging to the genera *Hoplopleura* and *Polyplax*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 204(4), zlaf095. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaf095>

McIntire, K. M., & Juliano, S. A. (2021). Detrimental effects of a failed infection by a co-invasive parasite on a native congeneric parasite and its native host. *Biological Invasions*, 23(5), 1637–1648. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02464-0>

Michels, E., Hansford, K., Perkins, S. E., McDonald, R. A., Medlock, J. M., & Tschirren, B. (2025). The Release of Non-Native Gamebirds Is Associated With Amplified Zoonotic Disease Risk. *Ecology Letters*, 28(4), e70115. <https://doi.org/10.1111/ele.70115>

Milazzo, C., De Bellocq, J. G., Cagnin, M., Casanova, J.-C., Di Bella, C., Feliu, C., Fons, R., Morand, S., & Santalla, F. (2003). Helminths and Ectoparasites of *Rattus rattus* and *Mus musculus* from Sicily, Italy. *Comparative Parasitology*, 70(2), 199–204. <https://doi.org/10.1654/4109.1>

Mlik, R., Meddour, S., Dik, B., Souttou, K., & Sekour, M. (2022). First report of ectoparasites from black rats (*Rattus rattus* Linnaeus, 1758) in oasis regions from Algeria. *Notulae Scientia Biologicae*, 14(1), 11013. <https://doi.org/10.15835/nsb14111013>

Morand, S., Bordes, F., Chen, H., Claude, J., Cosson, J., Galan, M., Czirják, G. Á., Greenwood, A. D., Latinne, A., Michaux, J., & Ribas, A. (2015). Global parasite and *Rattus* rodent invasions: The consequences for rodent-borne diseases. *Integrative Zoology*, 10(5), 409–423. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12143>

Moreno Salas, L., Espinoza-Carniglia, M., Lizama Schmeisser, N., Torres, L. G., Silva-de La Fuente, M. C., Lareschi, M., & González-Acuña, D. (2019). Fleas of black rats (*Rattus rattus*) as reservoir host of *Bartonella* spp. In Chile. *PeerJ*, 7, e7371. <https://doi.org/10.7717/peerj.7371>

Moreno-Salas, L., Espinoza-Carniglia, M., Lizama-Schmeisser, N., Torres-Fuentes, L. G., Silva-de La Fuente, M. C., Lareschi, M., & González-Acuña, D. (2020). Molecular detection of *Rickettsia* in fleas from micromammals in Chile. *Parasites & Vectors*, 13(1), 523. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04388-5>

Muñoz-Leal, S., Lopes, M. G., Marcili, A., Martins, T. F., González-Acuña, D., & Labruna, M. B. (2019). Anaplasmatataceae, *Borrelia* and *Hepatozoon* agents in ticks (Acari: Argasidae,

Ixodidae) from Chile. *Acta Tropica*, 192, 91–103.  
<https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2019.02.002>

Nkoko, M. M., Shivambu, N., Shivambu, T. C., Nelufule, T., Khumalo, N., Seoraj-Pillai, N., & Nangammbi, T. C. (2025). Zoonotic Ectoparasites Infesting Commensal Invasive Murid Rodents. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 25(8), 481–490.  
<https://doi.org/10.1089/vbz.2025.0019>

Núñez-Corea, D. A., Loría-Cervera, E. N., Sosa-Bibiano, E. I., López-Ávila, K. B., Baak-Baak, C. M., Cab-Cauich, I. Y., Tzuc-Dzul, J. C., & García-Rejón, J. E. (2024). Hematophagous Ectoparasites of Wild and Synanthropic Rodents in Yucatan, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 49(4). <https://doi.org/10.3958/059.049.0403>

Paperna, I. (2006). The tick *Ixodes granulatus* infests *Rattus rattus* populating a small island offshore of Singapore. *Parasite*, 13(1), 83–84. <https://doi.org/10.1051/parasite/2006131083>

Parragué-Migone, C., Santodomingo, A., Thomas, R., Muñoz-Leal, S., & Acosta-Jamett, G. (2025). Multilocus Sequence Typing Unveils Two Novel Genospecies of *Borrelia burgdorferi* Sensu Lato in Ticks Infesting Cricetid Rodents of Northern Chile. *Transboundary and Emerging Diseases*, 2025(1), 8841276.  
<https://doi.org/10.1155/tbed/8841276>

Pasternak, Z., Diamant, A., & Abelson, A. (2007). Co-invasion of a Red Sea fish and its ectoparasitic monogenean, *Polylabris* cf. *mamaevi* into the Mediterranean: Observations on oncomiracidium behavior and infection levels in both seas. *Parasitology Research*, 100(4), 721–727. <https://doi.org/10.1007/s00436-006-0330-9>

Perry, R. D., & Fetherston, J. D. (1997). *Yersinia pestis*—Etiologic agent of plague. *Clinical Microbiology Reviews*, 10(1), 35–66. <https://doi.org/10.1128/CMR.10.1.35>

Potgieter, L. J., Li, D., Baiser, B., Kühn, I., Aronson, M. F. J., Carboni, M., Celesti-Grapow, L., De Matos, A. C. L., Lososová, Z., Montaña-Centellas, F. A., Pyšek, P., Richardson, D. M., Tsang, T. P. N., Zenni, R. D., & Cadotte, M. W. (2024). Cities Shape the Diversity and

Spread of Nonnative Species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 55(1), 157–180. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102722-012749>

Poulin, R. (1998). *Evolutionary ecology of parasites: From individuals to communities* (1. ed). Chapman & Hall.

Poulin, R. (2007). *Evolutionary ecology of parasites* (2nd ed). Princeton University Press.

Poulin, R. (2017). Invasion ecology meets parasitology: Advances and challenges. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 6(3), 361–363. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2017.03.006>

Poulin, R., Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Mouillot, D., & Khokhlova, I. S. (2006). Evolution of host specificity in fleas: Is it directional and irreversible? *International Journal for Parasitology*, 36(2), 185–191. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.09.017>

Poulin, R., & Mouillot, D. (2003). Parasite specialization from a phylogenetic perspective: A new index of host specificity. *Parasitology*, 126(5), 473–480. <https://doi.org/10.1017/S0031182003002993>

Poulin, R., Paterson, R. A., Townsend, C. R., Tompkins, D. M., & Kelly, D. W. (2011). Biological invasions and the dynamics of endemic diseases in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 56(4), 676–688. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02425.x>

Poulin, R., Salloum, P. M., & Bennett, J. (2024). Evolution of parasites in the Anthropocene: New pressures, new adaptive directions. *Biological Reviews*, 99(6), 2234–2252. <https://doi.org/10.1111/brv.13118>

Pratt, H. D., & Good, N. E. (1954). Distribution of Some Common Domestic Rat Ectoparasites in the United States. *The Journal of Parasitology*, 40(2), 113. <https://doi.org/10.2307/3274292>

Prenter, J., MacNeil, C., Dick, J. T. A., & Dunn, A. M. (2004). Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(7), 385–390. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.05.002>

Price, R. D., Hellenthal, R. A., Palma, R. L., Johnson, K. P., Clayton, D. H., & Illinois Natural History Survey (Eds.). (2003). The chewing lice: World checklist and biological overview.

Price, R. D., & Timm, R. (2000). Review of the chewing louse genus *Abrocomophaga* (Phthiraptera: Amblycera), with description of two new species. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 113(1), 210–217.

Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Jeschke, J. M., Kühn, I., Liebhold, A. M., Mandrak, N. E., Meyerson, L. A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H. E., Seebens, H., Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6), 1511–1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>

Ramírez-Chaves, H. E., & Echeverry Pérez, J. S. (2025). Merida Small-Eared Shrew *Cryptotis meridensis* (O. Thomas, 1898). En L. Guevara & M. Á. León-Tapia (Eds.), *Mammals of Middle and South America: Eulipotyphla* (pp. 1–9). Springer Nature Switzerland. [https://doi.org/10.1007/978-3-031-24765-1\\_29-1](https://doi.org/10.1007/978-3-031-24765-1_29-1)

Reeves, W. K., Loftis, A. D., Szumlas, D. E., Abbassy, M. M., Helmy, I. M., Hanafi, H. A., & Dasch, G. A. (2007). Rickettsial pathogens in the tropical rat mite *Ornithonyssus bacoti* (Acari: Macronyssidae) from Egyptian rats (*Rattus* spp.). *Experimental and Applied Acarology*, 41(1–2), 101–107. <https://doi.org/10.1007/s10493-006-9040-3>

Reiczigel, J., Marozzi, M., Fábíán, I., & Rózsa, L. (2019). Biostatistics for Parasitologists – A Primer to Quantitative Parasitology. *Trends in Parasitology*, 35(4), 277–281. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2019.01.003>

Richardson, D. M., Allsopp, N., D'Antonio, C. M., Milton, S. J., & Rejmánek, M. (2000). Plant invasions—The role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75(1), 65–93. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1999.tb00041.x>

Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>

Roy, H. E., Pauchard, A., Stoett, P., & Renard Truong, T. (2024). IPBES Invasive Alien Species Assessment: Full report (Versión 4). Zenodo. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.7430682>

Sánchez, J., Amor, V., Bazán-León, E., Vásquez, R., & Lareschi, M. (2012). Redescription of *Neotyphloceras chilensis* Jordan, new status (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Neotyphloceratini). *Zootaxa*, 3259.

Sánchez, J., & Lareschi, M. (2014). New records of fleas (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Rhopalopsyllidae and Stephanocircidae) from Argentinean Patagonia, with remarks on the morphology of *Agastopsylla boxi* and *Tiarapsylla argentina*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(2), 383–390. <https://doi.org/10.7550/rmb.42071>

Sanchez, J. P., Berrizbeitia, M. F. L., & Ezquiaga, M. C. (2023). Host specificity of flea parasites of mammals from the Andean Biogeographic Region. *Medical and Veterinary Entomology*, 37(3), 511–522. <https://doi.org/10.1111/mve.12649>

Santa, M. A., Musiani, M., Ruckstuhl, K. E., & Massolo, A. (2021). A review on invasions by parasites with complex life cycles: The European strain of *Echinococcus multilocularis* in North America as a model. *Parasitology*, 148(13), 1532–1544. <https://doi.org/10.1017/S0031182021001426>

Santodomingo, A., Thomas, R., Parragué-Migone, C., Muñoz-Leal, S., & Acosta-Jamett, G. (2025). Detection of an Ehrlichia genospecies related to agents of human monocytic ehrlichiosis in *Ixodes* ticks from northern Chile. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 63, 101309. <https://doi.org/10.1016/j.vprsr.2025.101309>

Sarabeev, V., Balbuena, J. A., Desdevises, Y., & Morand, S. (2022). Host-parasite relationships in invasive species: Macroecological framework. *Biological Invasions*, 24(9), 2649–2664. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02821-7>

Sarabeev, V., Shvydka, S., Lisitsyna, O., Oros, M., Miterpáková, M., & Ždímalová, M. (2025). The sample size matters: Evaluating minimum and reasonable values in prevalence

studies. *International Journal for Parasitology*, 55(13), 683–693.  
<https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2025.05.003>

Savchenko, E., & Lareschi, M. (2022). Integrative taxonomy reveals hidden diversity within the concept of a laelapine mite species (Mesostigmata: Laelapidae) associated with sigmodontine rodents (Cricetidae): description of three new species of *Laelaps* Koch in the Neotropical region. *Systematic and Applied Acarology*. <https://doi.org/10.11158/saa.27.12.5>

Schatz, A. M., & Park, A. W. (2023). Patterns of host–parasite coinvasion promote enemy release and specialist parasite spillover. *Journal of Animal Ecology*, 92(5), 1029–1041.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.13910>

Schols, R., Carolus, H., Hammoud, C., Muzarabani, K. C., Barson, M., & Huyse, T. (2021). Invasive snails, parasite spillback, and potential parasite spillover drive parasitic diseases of *Hippopotamus amphibius* in artificial lakes of Zimbabwe. *BMC Biology*, 19(1), 160.  
<https://doi.org/10.1186/s12915-021-01093-2>

Selmi, R., Belkahia, H., Dhibi, M., Abdelaali, H., Lahmar, S., Ben Said, M., & Messadi, L. (2021). Zoonotic vector-borne bacteria in wild rodents and associated ectoparasites from Tunisia. *Infection, Genetics and Evolution*, 95, 105039.  
<https://doi.org/10.1016/j.meegid.2021.105039>

Sepe, M., Maryana, N., & Priyambodo, S. (2020). The diversity of ectoparasites on some type of rats. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 492(1), 012096.  
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/492/1/012096>

Sherpa, S., & Després, L. (2021). The evolutionary dynamics of biological invasions: A multi-approach perspective. *Evolutionary Applications*, 14(6), 1463–1484.  
<https://doi.org/10.1111/eva.13215>

Sikes, R. S. & the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. (2016). 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education: *Journal of Mammalogy*, 97(3), 663–688.  
<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078>

Silva de la Fuente, M. C. (2019). El complejo *Ornithonyssus bacoti* (Acari: Mesostigmata) de roedores de Chile: Diversidad genética, variaciones morfológicas y patógenos asociados. Universidad de Concepción.

Silva-de La Fuente, M. C., Stekolnikov, A. A., Weitzel, T., Beltrami, E., Martínez-Valdebenito, C., Abarca, K., & Acosta-Jamett, G. (2021). Chigger Mites (Acariformes: Trombiculidae) of Chiloé Island, Chile, With Descriptions of Two New Species and New Data on the Genus *Herpetacarus*. *Journal of Medical Entomology*, 58(2), 646–657. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa258>

Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., & Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1), 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>

Smit, F. G. A. M. (1987). An Illustrated Catalogue of the Rothschild Collection of Fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History): Volume VII Malacopsylloidea (Vol. 7). Oxford University Press & The British Museum (Natural History).

Smith, A. T., Krasnov, B. R., Horak, I. G., Ueckermann, E. A., & Mathee, S. (2023). Ectoparasites associated with the Bushveld gerbil (*Gerbilliscus leucogaster*) and the role of the host and habitat in shaping ectoparasite diversity and infestations. *Parasitology*, 150(9), 792–804. <https://doi.org/10.1017/S0031182023000562>

Stekolnikov, A. A. (2024). Systematics of *Guntheria* Womersley, 1939 and related genera of chigger mites (Acariformes: Trombiculidae). *Persian Journal of Acarology*, 13(2), 189–231. <https://doi.org/https://doi.org/10.22073/pja.v13i2.84737>

Stekolnikov, A. A., & González-Acuña, D. (2015). A review of Chilean chiggers (Acari: Trombiculidae), with the description of a new genus and ten new species. *Zootaxa*, 3964(1). <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3964.1.1>

Taylor, C. L., Egan, S. L., Gofton, A. W., Irwin, P. J., Oskam, C. L., Hochuli, D. F., & Banks, P. B. (2023). An invasive human commensal and a native marsupial maintain tick

populations at the urban fringe. *Medical and Veterinary Entomology*, 37(3), 460–471. <https://doi.org/10.1111/mve.12643>

Telfer, S., & Bown, K. (2012). The effects of invasion on parasite dynamics and communities. *Functional Ecology*, 26(6), 1288–1299. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02049.x>

Thille, K. N., Rametta, N. F., Fitzpatrick, D. M., Springer, C. C., Tiwari, K., Pinckney, R. D., & Sharma, R. N. (2019). Ectoparasites of brown rats (*Rattus norvegicus*) in Grenada, West Indies. *Veterinary World*, 12(9), 1390–1394. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2019.1390-1394>

Vechtova, P., Fussy, Z., Cegan, R., Sterba, J., Erhart, J., Benes, V., & Grubhoffer, L. (2020). Catalogue of stage-specific transcripts in *Ixodes ricinus* and their potential functions during the tick life-cycle. *Parasites & Vectors*, 13(1), 311. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04173-4>

Veloso-Frías, J., Silva-De La Fuente, M. C., Rubio, A. V., Moreno, L., González-Acuña, D., Simonetti, J. A., & Landaeta-Aqueveque, C. (2019). Variation in the prevalence and abundance of mites parasitizing *Abrothrix olivacea* (Rodentia) in the native forest and *Pinus radiata* plantations in central Chile. *Hystrix the Italian Journal of Mammalogy*, 30(2), 0. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00171-2019>

Walter, D. E., & Krantz, G. W. (2009). Collecting, rearing, and preparing specimens. En D. E. Walter & G. W. Krantz (Eds.), *A manual of acarology* (pp. 83–96). Texas Tech University Press.

Wang, W., Durden, L. A., & Shao, R. (2020). Rapid host expansion of an introduced parasite, the spiny rat louse *Polyplax spinulosa* (Psocodea: Phthiraptera: Polyplacidae), among endemic rodents in Australia. *Parasites & Vectors*, 13(1), 83. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-3957-y>

Warudkar, A., Gayathri, R., Arvind, C., Ishtiaq, F., Dharmarajan, G., & Robin, V. V. (2025). Host niche breadth differentially modulates the effects of anthropogenic disturbance across generalist and specialist parasites. *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/2025.05.11.653240>

Werneck, F. L. (1933). Sobre duas especies de Anoplura encontradas em ratos sylvestres do Brasil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 27(4), 407–415. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761933000400003>

Yin, P.-W., Guo, X.-G., Jin, D.-C., Song, W.-Y., Zhang, L., Zhao, C.-F., Fan, R., Zhang, Z.-W., & Mao, K.-Y. (2021). Infestation and Seasonal Fluctuation of Gamasid Mites (Parasitiformes: Gamasida) on Indochinese Forest Rat, *Rattus andamanensis* (Rodentia: Muridae) in Southern Yunnan of China. *Biology*, 10(12), 1297. <https://doi.org/10.3390/biology10121297>

Yousif, R. (2023). What's Eating You? Tropical Rat Mite (*Ornithonyssus bacoti*). *Cutis*, 112(3). <https://doi.org/10.12788/cutis.0849>