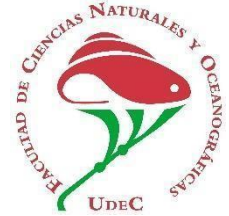




UNIVERSIDAD DE CONCEPCIÓN

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Departamento de Zoología



Evaluación de los factores que determinan la distribución de las especies de pulgas presentes en micromamíferos (Rodentia y Didelphimorphia) en Chile

Constanza Ailinne Delgado Acuña

Profesor guía:

Lucila Moreno S

Profesor co-guía:

Reinaldo Rivera

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas para optar al Título profesional de Bióloga.

Concepción, Chile 2023

HOJA DE FIRMAS

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

Profesor guía

Dra. Lucila Moreno S.

Departamento de Zoología

Universidad de Concepción

Profesor co-guía

Dr. Reinaldo Rivera.

Departamento de Oceanografía

Universidad de Concepción

Profesores evaluadores

Dr. Cristian Hernández

Departamento de Zoología

Universidad de Concepción

Dr. Enrique Rodríguez

Departamento de Zoología

Universidad de Concepción

Prof. Responsable Seminario de Título

Víctor Hernández S.



AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a toda mi familia por comprender mi ausencia en momentos de reunión, comidas y juntas para compartir, debido a que estaba ocupada trabajando en este proyecto que me tomó más tiempo del que hubiese imaginado. Lo siento y se los agradezco, ya que siempre me demostraron su apoyo y deseo de querer verme “pisando el escudo”.

También quisiera agradecer el apoyo y amor de mi mamá, quién me dio ánimos y fuerzas cuando ni yo misma podía encontrarme, o cuando ni ella misma tenía fuerzas. Es una mujer fuerte y admirable, la amo muchísimo y siempre le estaré agradecida por todo lo que ha hecho con tal de que yo esté donde estoy el día de hoy.

A mis hermanos, a quienes he extrañado mucho desde que comenzó todo, pensar que un día dije “iré a la casa de estos tíos para avanzar en la tesis” y nunca volví, es algo que me come la cabeza, debí haber hablado con ellos para que entendieran un poco lo que estaba pasando, aunque sé que en el fondo me entienden.

A mi padrastro, quién a pesar de todo ha estado ahí como un padre, quizás no el que yo quería, pero sí el necesario para que nuestra familia y yo misma saliera adelante.

A mis amigos, quienes han compartido risas, consejos y momentos inolvidables a lo largo de estos años. Su compañía ha hecho que este camino sea mucho más fácil. Me gustaría agradecer en especial a Pilar y Martín, quienes me recibieron en sus casas cuando más lo necesitaba y me apoyaron cuando todo se vio mal. Los amo con todo mi corazón.

No puedo no mencionar a mis peluditos, que son como hijos para mí. Primero a mis más recientes amores, mis dos hámsteres, Milito y Sulleyman, que, con sus caritas chiquitas, gorditas y miradas silenciosas, además de un par de ruedas estrepitosas, me transmitieron una dulzura increíble y que necesitaba en ausencia de mis animalitos más grandes. Mis gatas, Bicha, Naranja y Pomelo, mis pequeñas ya no tan pequeñas, sus miaus y patitas sobre mi al dormir me han hecho tanta falta estos últimos años que ya no estoy con ustedes. Fresita, mi perrita chiquita y destructiva, a pesar de que llegaste después de que me fui, así como Pomelo, siempre me recibiste con amor y patas sucias, tu alegría y amor no tiene límites, y lo agradezco.

Necesito mencionar a mi Zibriel, mi hijito, mi perrito, mi compañero, mi mejor amigo. Zibriel era todo lo que yo necesitaba y quería para ser feliz. Dejarlo en casa de mis papás para irme fue lo más doloroso que he hecho, siendo que él me ayudó a sobrevivir en ese encierro, en cada discusión él buscaba consolarme y limpiar mis lagrimas con cabezazos cariñosos. Jamás había amado tanto a alguien como a mi perro, y aunque dudo que mi pequeño vuelva, quiero dedicarle este logro a él. Mi pequeño perrito con nombre de dragón, quizás este año no estarás conmigo cuando

llegue a celebrar a Hualqui, y eso siempre será una herida en mi corazón y mi alma. Te amo.

Finalmente, quiero agradecer a mis profesores, mentores y a todos aquellos que han contribuido con su conocimiento y orientación a lo largo de mi investigación. Sus consejos y sugerencias han sido invaluable para el desarrollo de este trabajo.

Este logro no habría sido posible sin el apoyo que mis seres queridos y cercanos me dieron. Gracias por creer en mí.

Constanza Ailinne Delgado Acuña.



ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	8
ABSTRACT	9
INTRODUCCIÓN	10
Modelo de estudio: Pulgas y micromamíferos	11
Micromamíferos como hospedadores de pulgas en Chile	13
Modelos de distribución de especies y su utilidad para predecir la distribución de parásitos	14
HIPOTESIS	16
OBJETIVO GENERAL	16
OBJETIVO ESPECIFICO	16
METODOLOGIA	17
Recopilación de datos	17
Análisis de datos	17
RESULTADOS	20
DISCUSIÓN	31
CONCLUSIÓN	35
LITERATURA CITADA	36
ANEXOS	43



Anexo	Enunciado	Página
1	Sobreposición de las especies de pulgas con las especies de micromamíferos. En vertical se encuentran las especies de pulgas (V1, Figura 2), mientras que en horizontal están las especies de micromamíferos (V2, Figura 2).	43
2	Mapas modelados del nicho de las especies de pulgas, en estos vemos representados geográficamente los nichos, a partir de los puntos de ocurrencia, donde las zonas de color rojo (y verde, en el caso de <i>Tetrapsyllus</i> sp.), representan idóneamente la extensión del hábitat de cada especie a lo largo de Chile. Mapas modelados del nicho de las especies de micromamíferos, en estos vemos representados geográficamente los nichos, a partir de los puntos de ocurrencia, donde las zonas de color representan idóneamente la extensión del hábitat de cada especie a lo largo de Chile.	47
3		52

ÍNDICE DE FIGURAS

Número figura	Enunciado	Página
1	Mapas de distribución geográfica de la riqueza predicha (a) y observada de las especies de pulgas (b) y micromamíferos a lo largo de Chile (c-d respectivamente). El gradiente de colores indica la cantidad de especies presentes, donde los valores máximos están categorizados con el color naranja y los valores mínimos están categorizados con el color verde. a) riqueza predicha de las especies de pulgas. b) riqueza predicha de las especies de micromamíferos. c) riqueza observada de las especies de pulgas. d) riqueza observada de las especies de micromamíferos.	23
2	Sobreposición de las especies de pulgas con las especies de micromamíferos. El eje horizontal (V1) corresponde a las especies de pulgas, eje vertical (V2) indican los micromamíferos. Cada celda representa un valor de sobreposición, en un gradiente de 0 a 1.0. La ausencia de celdas en ciertos lugares de la figura representa valores iguales a 0, es decir, sin sobreposición entre los nichos de las especies. (Anexo 1, Tabla 9).	29

ÍNDICE DE TABLAS

Número Tabla	Enunciado	Página
1	Selección de variables ambientales para la generación del modelamiento de los nichos ecológicos.	20
2	Estimación y modelación de los nichos de las especies de pulgas. Se muestran las coordenadas de la distribución modelada de las especies de pulgas a lo largo de Chile, mostrando el rango de distribución del nicho.	20
3	Estimación y modelación de los nichos de las especies de micromamíferos. En esta tabla se encuentra resumida la distribución de las especies de micromamíferos a lo largo de Chile, mediante las coordenadas de distribución del límite norte y sur.	22
4	Contribución de los factores ambientales para las especies de pulgas calculados a partir del software Maxent. En negrita los valores de contribución superiores o iguales al 30%, considerados como los más relevantes para la distribución de las especies.	24
5	Contribución de los factores ambientales para las especies de pulgas. Se muestran los resultados de la contribución de las variables calculados a partir del modelo ESM. En negrita , valores de	25

- contribución de las variables superiores o iguales a 1.0, considerados como los más relevantes para la distribución de las especies.
- Contribución de los factores ambientales y las especies de micromamíferos influenciadas por estos. Se muestran los resultados de la contribución de las variables calculados a partir del software Maxent. En **negrita** valores de contribución superiores o iguales al 30% de contribución. 27
- Contribución de los factores ambientales y las especies de micromamíferos influenciadas por estos. Se muestran los resultados de la contribución de las variables calculados a partir del modelo ESM. En **negrita** valores de contribución de las variables superiores o iguales a 1.0, considerados como los más relevantes para la distribución de las especies. 27
- 8 Selección de variables ambientales para la generación de modelos de sobreposición de nicho ecológico. 28



RESUMEN

La estimación de la distribución de las especies permite conocer los patrones de desplazamiento de estas, además de facilitar el diseño de planes de conservación y manejo. En el caso de los parásitos, y en específico de las pulgas, el conocimiento de su distribución es relevante debido a que se trata de animales con impactos negativos hacia la salud pública, ya que, además son vectores de enfermedades zoonóticas, como el tifus murino o la peste negra. Las pulgas son parásitos hematófagos obligados en su etapa adulta y se encuentran asociadas a uno (especialistas) o más hospedadores (generalistas), considerados como el recurso a

explotar. Debido a esta estrecha relación, la distribución de estos animales parásitos, puede estar determinada por factores asociados al hospedador y al entorno de este, así como a restricciones asociadas a la ecología propia de la especie, es decir, a los factores ambientales que limitan su distribución. De lo anteriormente expuesto surge la siguiente pregunta: ¿La distribución de las pulgas está mediada por la distribución de su(s) hospedador(es), o por su propia ecología? la cual aún continúa sin ser respondida. Considerando que las pulgas son descritas como ectoparásitos más bien generalistas y que pasan parte de su ciclo de vida fuera del hospedador, estando expuestas a condiciones ambientales variables, se planteó como hipótesis que el nicho ecológico de las especies de pulgas presentes en Chile es independiente del nicho de sus hospedadores, y se encuentra mediado por las condiciones ambientales en el que viven. Para evaluar esta hipótesis, se utilizaron los registros de ocurrencia de 49 especies de pulgas (n=2625) asociadas a 16 especies de micromamíferos (n=1630), a lo largo de 63 localidades en Chile. Se realizaron modelos de nicho de cada especie de pulga y micromamíferos. Se evaluó la contribución de las variables ambientales sobre cada especie y la sobreposición de nicho entre las especies de pulgas y hospedadores. Los resultados permitieron aceptar la hipótesis de trabajo, puesto que la sobreposición de los nichos de las especies de parásitos y hospedadores no es total, sino que varía entre especies, lo que indica un comportamiento y distribución independiente de los hospedadores. La contribución de las variables ambientales mostró que las variables climáticas como la estacionalidad de la precipitación, la precipitación del trimestre más frío, estacionalidad de la temperatura y la temperatura del trimestre más seco, son de alta relevancia en la delimitación de la distribución de las especies de pulgas presentes en los micromamíferos, como se planteó en la hipótesis. Se concluye que la distribución de las especies de pulgas presentes en Chile responde a un conjunto de variables que están más relacionadas con las variables ambientales del medio en el que viven que a los propios micromamíferos que parasitan. Se destaca a especies introducidas como *Rattus rattus* y *Rattus norvegicus* como las especies hospedadoras que más se sobreponen con los nichos de las especies de pulgas. Es importante destacar la relevancia de este estudio, pues se implementaron técnicas, softwares y modelos de procesamiento de datos de nicho y distribución de forma innovadora, al emplearse una base de datos creada con una importante cantidad de registros asociados a parásitos, algo que nunca antes se había hecho en Chile.

Palabras clave: Pulgas, micromamíferos, Chile, parásitos, distribución.

ABSTRACT

The estimation of the distribution of species allows us to know their movement patterns, in addition to facilitating the design of conservation and management plans. In the case of parasites, and specifically fleas, knowledge of their distribution is relevant because these animals have a negative impact on public health, as they are also vectors of zoonotic diseases such as murine typhus or plague. Fleas are

obligate hematophagous parasites in their adult stage and are associated with one (specialist) or more hosts (generalist), considered as the resource to be exploited. Due to this close relationship, the distribution of these parasitic animals may be determined by factors associated with the host and its environment, as well as restrictions associated with the ecology of the species, i.e., environmental factors that limit their distribution. From the above, the following question arises: Is the distribution of fleas mediated by the distribution of their host(s) or by their own ecology? This question remains unanswered. Considering that fleas are described as rather generalist ectoparasites and that they spend part of their life cycle outside the host, being exposed to variable environmental conditions, it was hypothesized that the ecological niche of the flea species present in Chile is independent of the niche of their hosts, and is mediated by the environmental conditions in which they live. To evaluate this hypothesis, we used the occurrence records of 49 flea species (n=2625) associated with 16 species of micromammals (n=1630), throughout 63 localities in Chile. Niche models on each flea and micromammal species were performed. The contribution of environmental variables on each species and the niche overlap between flea species and hosts were evaluated. The results allowed us to accept the working hypothesis, since the niche overlap of parasite and host species is not total, but varies between species, indicating host-independent behavior and distribution. The contribution of environmental variables showed that climatic variables such as seasonality of precipitation, precipitation of the coldest quarter, seasonality of temperature and temperature of the driest quarter, are of high relevance in delimiting the distribution of flea species present on micromammals, as hypothesized. It is concluded that the distribution of flea species present in Chile responds to a set of variables that are more related to the environmental variables of the environment in which they live than to the micromammals they parasitize. Introduced species such as *Rattus rattus* and *Rattus norvegicus* stand out as the host species most overlapping the niches of flea species. It is important to highlight the relevance of this study, since techniques, software and models for processing niche and distribution data were implemented in an innovative way, using a database created with a large number of records associated with parasites, something that had never been done before in Chile.

Keywords: Fleas, micromammals, Chile, parasites, distribution.

INTRODUCCIÓN

El concepto de nicho ecológico de una especie ha sido definido y descrito por una gran variedad de autores, el primero de ellos en acuñar el término fue Joseph Grinnell (1917), quién lo describió como “un conjunto de condiciones ambientales que permiten a una especie vivir y reproducirse, sin tener la necesidad de migrar”, definición que resalta a las condiciones ambientales como responsables de delimitar el nicho de cada especie (Mota *et al.* 2020). También, se ha definido como nicho ecológico “al lugar que ocupa una especie en el medio biótico”, resaltando la función de una especie dentro de las comunidades que componen el nicho (Elton

1927). Por otra parte, Hutchinson (1957) lo definió como “todas las condiciones óptimas (bióticas y abióticas) en las que la especie puede y/o podría lograr su desarrollo y subsistencia”. Hutchinson distingue dos tipos de nicho: el fundamental, representado por las características abióticas en las que una especie puede vivir, y el nicho observado, como la fracción de condiciones bióticas y abióticas en la cual la especie se restringe debido a interacciones bióticas con otras especies (Hutchinson 1957, Mota *et al.* 2020).

Teniendo en cuenta las múltiples definiciones del concepto, es posible entender que, finalmente, el nicho ecológico expresa la interrelación de los factores ecológicos con el individuo y es determinado por un conjunto de variables o factores, entre los que destacan las condiciones bióticas y abióticas del medio, las que influyen directamente sobre la amplitud del nicho de una especie (Morláns & María 2014; Truman 2022). Así mismo, la amplitud de este nicho depende en gran medida de la especialización de la especie, lo cual implica que, a lo largo del tiempo, las especies han sobrevivido y se han adaptado a determinadas funciones hasta el punto de desarrollar órganos especializados y conductas específicas (Morláns & María 2014; Truman 2022).

Por medio del avance de disciplinas, como la estadística espacial y geográfica, es posible comprender mejor el nicho de las especies a través de la modelación de la distribución, mediante modelos estadísticos que permiten una estimación del nicho ecológico de las especies (Canals 2015; Mateo *et al.* 2013). Estos modelos de distribución o modelos de nicho ecológico se basan en el concepto de nicho propuesto por Grinnell (nicho grinnelliano), el cual considera las condiciones ambientales a las que se encuentran expuestos los organismos y que determinan su distribución (véase Soberón *et al.* 2017, para una desambiguación de los términos).

Para los organismos parásitos, el cuerpo del hospedador es considerado como su hábitat definitivo o directo, en la mayoría de los casos (Korallo *et al.* 2007). Debido a que las especies parásitas se encuentran gran parte de su vida asociadas a otro individuo, el nicho ecológico de estas puede ser equivalente a la amplitud de hospedadores que utiliza el parásito a lo largo de su vida con la especificidad del parásito hacia su hospedador, ya que esta refleja la diversidad de recursos utilizados por el parásito (Futuyma & Moreno 1988). Para explicar mejor este concepto, existen diferentes hipótesis respecto a la distribución de las enfermedades e infecciones provocadas por parásitos y el nicho ecológico asociado a estas. Una de ellas es la “Hipótesis del Nicho del Hospedador” (HNNH, por sus siglas en inglés), la que postula que la distribución de los parásitos está determinada por la distribución de los hospedadores, por lo cual, la presencia de una sola especie hospedadora en determinada zona podría implicar la extensión potencial del parásito y los patógenos asociados a este; por otro lado, la “Hipótesis del Nicho del Parásito” (HNP, por sus siglas en inglés), menciona que la distribución de los parásitos es independiente a la de los hospedadores, y se ve influenciada por otros

factores, es decir, los parásitos se distribuyen en sitios que se ajusten a determinadas condiciones ambientales (Maher *et al.* 2010).

Las hipótesis mencionadas se han puesto a prueba y se ha encontrado evidencia a favor de HPN (Lira & Peterson 2014; Maher *et al.* 2010). Por ejemplo, Maher y colaboradores (2010), pusieron a prueba ambas hipótesis asociadas a la distribución de la bacteria *Yersinia pestis* en pulgas, responsable de provocar la peste en Norte América, utilizando un marco que incorpora modelos de nicho ecológico. Postularon que el HNH predice que las infecciones en los hospedadores por *Y. pestis* no serán diferentes a la ecología general del hospedador; por otro lado, predicen que la HPN mostrará diferencias entre ambos. Estos autores determinaron que las infecciones por esta bacteria ocurren en subconjuntos ecológicos no aleatorios de las distribuciones de conjuntos de hospedadores, pero que, a su vez, las infecciones por la bacteria en diferentes conjuntos de hospedadores ocurren bajo circunstancias ecológicas similares, lo que apoya la hipótesis del nicho del parásito, es decir, que los hospedadores se infectan con la bacteria al sobreponerse sus nichos, pero que su distribución no obedece exclusivamente a la presencia de determinados hospedadores. Así mismo, los autores, proponen que el Nicho del Parásito se ve impulsado por los requerimientos ecológicos de las pulgas que actúan como vectores de la bacteria.

Debido a que las pulgas corresponden a uno de los ectoparásitos más frecuentes y prevalentes en micromamíferos, con diferentes grados de especificidad asociada a su hospedador y rangos de distribución variables, representan buenos modelos de estudio para poner a prueba las hipótesis mencionadas anteriormente y determinar los factores que asociados a su distribución geográfica (Guisan & Zimmermann 2000; Krasnov *et al.* 2001; Krasnov *et al.* 2008b; Marcogliese 2016; Poulin *et al.* 2011; Molina *et al.* 2016).

Modelo de estudio: Pulgas y micromamíferos

Las pulgas corresponden a insectos holometábolos de pequeño tamaño, con un cuerpo comprimido y aparato bucal modificado para picar y succionar la sangre de vertebrados endotermos (Gutiérrez-Velázquez *et al.* 2006). Presentan un ciclo de vida que incluye las fases de huevo, larva, pupa e imago, donde solo el imago es parásito. En la etapa adulta son hematófagas y permanecen asociadas a su hospedador, tanto de forma permanente como por periodos, alternando entre el hospedador y la madriguera o nido de este para alimentarse, reproducirse o colocar huevos (Krasnov *et al.* 2008a). Las demás fases de desarrollo no son parásitas, y también se encuentran asociadas a las madrigueras, refugios, o nidos de sus hospedadores (Carrasco 2018).

Así mismo, las pulgas son consideradas micro-depredadores, donde los hospedadores son las presas; se entiende que son depredadores capaces de responder a los cambios en la disponibilidad de sus presas a través de variaciones

en sus dietas o variaciones poblacionales, es decir, pueden cambiar de un hospedador a otro al ser en su mayoría parásitos generalistas (Appelgren *et al.* 2016; Van der Mescht *et al.* 2015). Así mismo, también hay especies de pulgas que parasitan un rango de hospedadores más reducido, a las cuales se las puede considerar como especialistas (Krasnov *et al.* 2006). Por ello, la distribución de parásitos como las pulgas puede estar asociada al estrecho rango de hospedadores relacionados filogenéticamente, ocurran o no ocurran cambios en la riqueza de estos (Poulin & Mouillot 2003).

Existe evidencia que indica que la distribución geográfica de las pulgas está determinada por la distribución geográfica de sus hospedadores (Morand *et al.* 2007). Sin embargo, también pueden verse influenciada por las características del entorno del hospedador, los mecanismos de regulación del hospedador y de los parásitos, el comportamiento espacial del hospedador, la estructura de la comunidad del hospedador y los factores ambientales, además, el efecto de cada factor podría variar de una especie de pulga a otra (Morand *et al.* 2007).

La especificidad de una especie de pulga hacia determinada especie de micromamífero puede representar un atributo de la especie de pulga que puede variar dentro de límites específicos (Krasnov *et al.* 2004), y se puede considerar como un factor influyente sobre la distribución de las especies de pulgas. Algunos factores ambientales señalados como determinantes en la distribución de las pulgas, como la temperatura o la humedad, han sido estudiados de forma escasa solo en algunas especies comunes de pulgas como *Xenopsylla cheopis* (pulga de la rata) y *Ctenocephalides felis* (pulga del gato), donde se ha establecido que la temperatura del aire influye en el tiempo de desarrollo del ciclo y en la aparición de los individuos adultos (Margalit & Shulov 1972, Silverman & Rust 1983, Metzger & Rust 1997, Krasnov *et al.* 2001). Otros estudios han determinado que la temperatura actúa como un factor importante para la predicción del rango geográfico de las especies de pulgas, el cual varía según la historia de vida de la especie parásita (Van der Mescht *et al.* 2016).

Con esto último, se hace referencia al hecho de que, en el caso de las pulgas con un estilo de vida generalistas, estas poseen un rango de tolerancia más amplio a factores asociados al clima o al entorno y composición del hospedador, esto debido a que poseen una mayor distribución geográfica y se encuentran expuestas a una mayor heterogeneidad ambiental a lo largo de su rango geográfico; en el caso de las pulgas con un estilo de vida especialista hacia determinados hospedadores, estas suelen poseer rangos de tolerancia más reducidos con respecto al clima y el entorno del hospedador, es decir, ocurre lo opuesto que con las especies generalistas, puesto a que estas presentan un reducido rango geográfico, lo que significa que están expuestas a menor heterogeneidad ambiental (Krasnov 2008a; Krasnov *et al.* 2015; Krasnov *et al.* 2003; Shenbrot *et al.* 2007).

En Chile, la mayor diversidad de pulgas se encuentra asociada a roedores, con especies con amplias distribuciones y otras más restringidas geográficamente, desconociéndose si esta distribución se debe a la disponibilidad de hospedadores o restricciones ecológicas de las propias pulgas (Beaucournu *et al.* 2014).

Micromamíferos como hospedadores de pulgas en Chile

Las especies de micromamíferos presentes en Chile, que son los principales hospedadores de pulgas (Beaucournu *et al.* 2014), viven en una variedad de hábitats a lo largo del país, desde la zona norte a la zona sur, formando parte de la fauna de especies endémicas, nativas e introducidas. En la actualidad se registran 30 géneros, 7 familias y 67 especies nativas y/o endémicas del orden Rodentia; un género, una familia y una especie del orden Didelphimorphia y 4 géneros de roedores introducidos de las familias Castoridae, Cricetidae y Muridae, siendo un total de seis especies, entre ellas *Rattus rattus* y *Rattus norvegicus* (D'Elía *et al.* 2020).

Dentro del orden Rodentia, es posible encontrar especies con una amplia distribución y asociadas con una gran cantidad de especies de pulgas, como es el caso de algunas especies del género *Abrothrix*, por ejemplo, *Abrothrix olivacea* y *Abrothrix longipilis*, las cuales habitan una amplia variedad de ecosistemas (Sportono *et al.* 2000). En el caso de *A. olivacea*, se trata de una especie nativa con distribución que abarca territorio en Chile y Argentina. En Chile, se distribuye desde los 19°13'S hasta los 43°38'S (representada por cuatro sub-especies), y es la especie de roedor que alberga el mayor número de especies pulgas en Chile, 33 especies (Beaucournu *et al.* 2014). Asimismo, *A. longipilis* posee una distribución que abarca desde los 29°20'S hasta los 48°36'S (representada con aproximadamente seis sub-especies en Chile), y se han encontrado relacionados con 27 especies de pulgas de diferentes familias, de las cuales la gran mayoría, también, son parásitas de *A. olivacea* (Sportono *et al.* 2000; Beaucournu *et al.* 2014). Por otra parte, existen especies de roedores con distribución restringida a unos pocos grados de latitud, pero con diferencias en la riqueza de especies parásitas, como por ejemplo los roedores del género *Octodon*. En el caso de *Octodon lunatus*, se encuentran asociados únicamente a tres especies de pulgas, mientras que su congénere *Octodon degus*, con una distribución similar, es parasitado por 13 especies de pulgas (Sportono *et al.* 2000; Beaucournu *et al.* 2014; Roach 2016).

Desde el punto de vista de las pulgas presentes en Chile, estas también tienen rangos de distribución contrastantes. Por ejemplo, la pulga *Sphinctopsylla ares*, es una especie con una amplia distribución que ha sido registrada desde los 29°57'S hasta los 53°09'S, a lo largo de la cual se la ha encontrado parasitando, en diferentes ambientes, a 16 especies de micromamíferos, incluyendo al marsupial *Thylamys elegans* (Beaucournu *et al.* 2014). Por otro lado, las pulgas del género *Delostichus* presentan acotadas distribuciones, y a la vez se encuentran

restringidas a ambientes específicos, sin embargo, muestran comportamientos generalistas, algunas incluso encontrándose en micromamíferos muy distantes filogenéticamente como *T. elegans* y *Abrocoma bennetti* (Beaucornu *et al.* 2014).

Por lo anterior, las especies de micromamíferos en Chile son hospedadores de una fauna rica en especie de pulgas, donde se observan variaciones en la diversidad de especies que hospedan y, a su vez, en la distribución de estas especies de pulgas, las cuales parecieran no ajustarse a las distribuciones de sus hospedadores. Por lo tanto, surge la interrogante sobre qué factores están influyendo en la distribución de las pulgas y si los hospedadores son los principales moduladores de su distribución.

Modelos de distribución de especies y su utilidad para predecir la distribución de parásitos.

Actualmente, existen aproximaciones modernas para estudiar la distribución geográfica de las especies, como lo son los modelos de distribución de especies, (Truman 2022). Estos modelos de distribución corresponden a una representación cartográfica idónea de un espacio para la presencia de una especie en función de variables ambientales (Mateo *et al.* 2013). En estos, se crea una relación entre la distribución real conocida y un conjunto de variables independientes como, por ejemplo, topográficas y/o climáticas, que definen los factores ambientales que delimitan las condiciones que permiten la presencia de una especie (Guisan & Zimmermann 2000).

Es necesario tener en cuenta que las pulgas están asociadas de forma obligada a su hospedador, el que compone el hábitat del parásito y que se puede entender como recurso dentro del medio en el que habita la pulga, por lo que, además de los factores bióticos y abióticos del nicho ecológico del parásito, hay que tener en cuenta los factores bióticos y abióticos del nicho ecológico del animal que se encuentra parasitando. De igual forma, es importante considerar que el área de distribución de una especie está determinada por factores asociados a sus tolerancias ambientales, a la presencia o ausencia de otras especies parásitas, y a la capacidad de dispersión en el tiempo desde áreas relevantes (Soberón *et al.* 2017). Y así mismo, en el caso de parásitos como las pulgas, las condiciones ambientales son sumamente importantes para el éxito de los diferentes estadios en sus ciclos de vida, esto debido a que, al tratarse de insectos, sí las condiciones varían, ya sea la temperatura y/o la humedad, pueden verse afectados los adultos, las larvas, pupas o huevos (Lareschi & Drago 2017). En algunos casos, ante bajas de temperatura o ante la ausencia del hospedador, dependiendo de la especie de pulga, estas pueden soportar prolongados periodos de desecación, e incluso las pupas pueden permanecer quiescentes por meses, como respuesta a las condiciones desfavorables (Lareschi & Drago 2017).

Debido a que aún no se encuentran definidos los factores que determinan la distribución de las especies de pulgas, surge la siguiente pregunta de investigación: ¿La distribución de las pulgas está mediada por la distribución de su(s) hospedador(es), por las condiciones del medio en que habitan, o se debe al conjunto de ambos factores? Este estudio buscó responder esta pregunta, además de resaltar la relevancia de conocer la distribución potencial de las especies de pulgas, sus nichos y las interacciones con sus hospedadores.



HIPÓTESIS

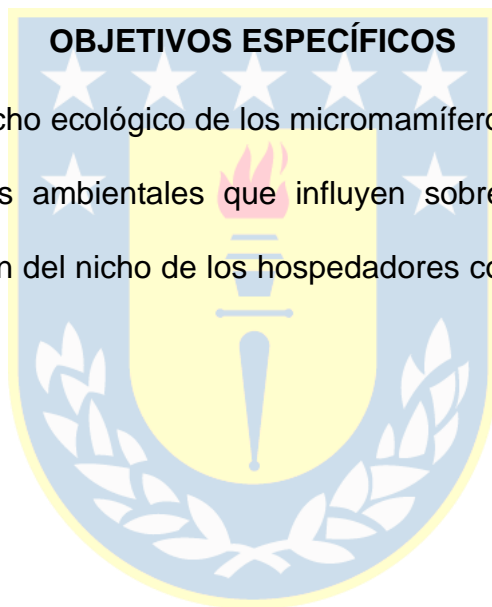
El nicho ecológico de las especies de pulgas presentes en Chile es independiente del nicho de sus hospedadores, y se encuentra mediado por las condiciones ambientales en el que viven, por lo cual, se espera que la interacción pulga-micromamífero ocurra sólo en localidades donde la distribución del hospedador se superpone con las condiciones adecuadas para el parásito (sobreposición incompleta entre nicho de hospedador y parásito).

OBJETIVO GENERAL

Evaluar los factores involucrados en la distribución de las pulgas que parasitan a los micromamíferos presentes en Chile.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Estimar y modelar el nicho ecológico de los micromamíferos y pulgas presentes en Chile.
2. Determinar los factores ambientales que influyen sobre la distribución de las especies de pulgas.
3. Evaluar la sobreposición del nicho de los hospedadores con el nicho de las pulgas asociadas a estos.



METODOLOGÍA

Recopilación de datos

Se utilizaron los registros de presencia de 2625 individuos correspondientes a 49 especies de pulgas presentes en Chile, asociadas a 16 especies de micromamíferos (n=1630), de las cuales 15 corresponden a roedores, y uno a un marsupial didelfimorfo (*Thylamys elegans*).

Los registros se obtuvieron desde 63 localidades a lo largo de todo el territorio chileno (20.2°S, 70.48°W a 53.16°S, -70.93°W) que representan los puntos de presencia de las especies de pulgas asociadas a un determinado hospedador. Los registros de especies de pulgas se obtuvieron desde el estudio de pulgas en micromamíferos de Chile (Moreno-Salas *et al.* 2020), en el que los ejemplares de pulgas fueron colectados desde 1501 ejemplares de micromamíferos procedentes de 28 localidades, desde la región de Antofagasta (21°28'S) a la región de Magallanes (56°30'S).

Se realizó una revisión de la colección de pulgas presente en Laboratorio de Ecología de Parásitos (Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción) y una revisión bibliográfica exhaustiva. En esta última se consultaron plataformas de datos biológicos como GBIF con las palabras clave: flea/pulga, Chile, y en algunas oportunidades haciendo énfasis en el nombre científico específico de las pulgas con pocas ocurrencias. Se generó una base de datos con la información de las pulgas y sus respectivos hospedadores asociados, rescatando datos de muestreo como el número de campaña, la fecha de captura, el número de captura, la localidad y coordenadas geográficas (latitud y longitud), así como el respectivo nombre científico de cada individuo y datos como sexo, edad y morfología de los hospedadores.

Análisis de datos

La distribución geográfica de las especies de micromamíferos y pulgas se modeló utilizando los registros de ocurrencia de los individuos. Como predictores ambientales se utilizaron capas climáticas y topográficas obtenidas de Worldclim (Fick & Hijmans 2017) y Envirem (Title & Bemmels 2018), respectivamente, para las cuales fue necesario ajustar sus dimensiones al territorio chileno. Se realizó la selección de variables, donde se seleccionaron a aquellas con un valor de factor de inflación de varianza (VIF) < 3. Se calcularon los mapas de riqueza observada y mapas de riqueza predicha para las especies de micromamíferos y pulgas, obteniendo dos enfoques diferentes de los patrones de biodiversidad de especies (Guisan & Rahbek 2011).

Para estimar el nicho y generar las predicciones geográficas se utilizaron dos aproximaciones. En primer lugar, se utilizó el algoritmo Maxent (Phillips *et al.* 2017),

para las especies que tuvieron más de 10 registros de ocurrencia. Este algoritmo permite calcular la distribución a partir de los predictores ambientales y los datos de ocurrencia de las especies conocidas. Por otro lado, para las especies que poseían entre 5 y 10 registros de ocurrencia se utilizó la técnica de ensamble de pequeños modelos (ESM) (Breiner *et al.* 2018). Método que es idóneo para situaciones en donde existen pocos registros de presencia de los taxones. Especies con menos de 5 puntos de ocurrencia (localidades) fueron omitidas de los modelos. Para calibrar los modelos, se utilizó el 70% de los datos para entrenar el modelo y el 30% restante para evaluar el modelo. El rendimiento de los modelos fue evaluado mediante el área bajo la curva característica operativa (AUC) del receptor. Además, se calculó la métrica ROC parcial, específica para modelos que utilizan solo presencias. Todos los análisis geoespaciales se realizaron con el programa ArcGIS, y los análisis estadísticos se implementaron en el software R (R Core Team 2021) utilizando los paquetes *dismo*, *brt*, *sdm* y *maxent* (**objetivo 1**).

Para el **objetivo 2**, se seleccionaron las variables que mostraron los valores más altos de significancia (> 30%), o en el caso de otros modelos (GLM), se consideraron los valores significativos ($p < 0.05$) como indicadores de mayor influencia. Se utilizó la misma metodología descrita anteriormente para calibrar los modelos.

Para evaluar la sobreposición del nicho de los hospedadores con el nicho de las pulgas asociadas a estos (**objetivo 3**) se realizó una segunda selección de variables ambientales (bajo los mismos criterios de la primera). La sobreposición de nicho se realizó en el paquete *dynRB* para cuantificar el tamaño y la superposición de hipervolúmenes. El paquete utiliza cajas de rango dinámico para superar esta problemática y así devuelve las superposiciones asimétricas por pares para cada dimensión de los nichos (Schreyer *et al.* 2018). Este modelo se estimó utilizando 999 aleatorizaciones (Warren *et al.* 2008). Valores significativos para la prueba de similitud de nicho indican que los nichos son más similares de lo que cabría esperar por azar (Warren *et al.* 2008). Los análisis se realizaron con el paquete “ENMTools” (Warren & Russell 2020) implementado en el software R (R Core Team 2021).

Los resultados de la sobreposición de nichos se resumieron en un mapa de calor (o “heatmap”), el cual se diseñó con celdas numeradas y acompañadas de un gradiente de colores que indica el grado de sobreposición entre especies de pulgas y roedores. El gradiente va numéricamente desde el valor mínimo 0, al valor máximo de 1, mientras que el gradiente de colores es también un indicativo del resultado del análisis, es decir, mientras más claro el color, indica una baja sobreposición entre las especies, mientras que un color más intenso, indica una alta sobreposición de las especies. Para facilitar la visualización de los resultados, se eliminó del gráfico las celdas con valores 0, es decir, sin sobreposición, sin embargo, estos valores también son importantes y se consideran para la

interpretación de los análisis, por lo que se entiende que aquellos lugares con ausencia de celdas representan un valor de 0 sobreposición.



RESULTADOS

Nicho ecológico de los micromamíferos y pulgas presentes en Chile.

Se modeló el nicho ecológico de 49 especies de pulgas y 16 especies de micromamíferos, de acuerdo con siete variables ambientales con valor VIF < 3. Debido a la alta contribución de las variables seleccionadas en la distribución de ambos grupos de especies (micromamíferos y pulgas), se utilizaron las mismas variables para modelar y estimar los nichos de ambos (Tabla 1).

Tabla 1. Selección de variables ambientales para la generación del modelamiento de los nichos ecológicos.

N°	Variables	VIF
1	Elevación media	2.695
2	Elevación (desviación estándar)	1.324
3	Índice de posición topográfica	1.010
4	Estacionalidad de la precipitación	2.292
5	Precipitación del trimestre más frío	1.683
6	Estacionalidad de la temperatura	1.221
7	Temperatura media del trimestre más seco	1.911

Las especies de pulga *Agastopsylla boxi*, *Delostichus phyllotis*, *Ectinorus* sp., *Neotyphloceras* spp., *S. ares* y *Tunga bonneti* fueron las que presentaron nichos más extensos, a diferencia de las especies *Delostichus smiti*, *Ectinorus nomisis*, *Tiamastus callens* y *X. cheopis*, las que mostraron nichos más restringidos respecto a su distribución geográfica (Tabla 2). En el caso de los micromamíferos, las especies con los nichos más amplios en Chile corresponden a *A. olivacea*, *Oligoryzomys longicaudatus*, *Loxodontomys micropus*, *Phyllotis darwini* y *R. rattus*, así mismo, las especies *A. lanosus*, *Octodon bridgesi* y *Reithrodon physodes*, fueron las que mostraron los nichos más reducidos del total de micromamíferos analizados (Tabla 3).

Tabla 2. Estimación y modelación de los nichos de las especies de pulgas. Se muestran las coordenadas de la distribución modelada de las especies de pulgas a lo largo de Chile, mostrando el rango de distribución del nicho.

Especies de pulgas	Rango de distribución			
	Latitud (S)	Longitud (W)	Latitud (S)	Longitud (W)
<i>Agastopsylla boxi</i>	-32.743511	-70.693622	-54.747471	-68.675863
<i>Barreropsylla excelsa</i>	-33.746766	-70.877199	-50.986808	-75.020705
<i>Chiliopsylla allophyla</i>	-34.838599	-72.127348	-50.375382	-73.481221
<i>Craneopsylla minerva</i>	-18.035867	-69.426035	-55.277712	-68.174913
<i>Ctenoparia inopinata</i>	-31.084433	-70.769045	-55.25862	-67.721836

<i>Ctenoparia jordani</i>	-35.861317	-72.603428	-53.75282	-73.419456
<i>Ctenoparia topali</i>	-33.010255	-71.238981	-54.296704	-72.526254
<i>Delostichus coxalis</i>	-18.199381	-69.823185	-37.214787	-73.227286
<i>Delostichus phyllotis</i>	-17.56136	-69.462456	-36.17046	72.137791
<i>Delostichus smiti</i>	-30.402877	-71.406083	-33.125262	-71.276958
<i>Delostichus sp.</i>	-17.84547	-69.735528	-17.845470	-69.735528
<i>Ectiborus nomisis</i>	-17.841626	-69.518371	-27.628057	-69.566275
<i>Ectinorus chilensis</i>	-26.951122	-70.783234	-36.157726	-70.635503
<i>Ectinorus cocyti</i>	-23.818433	-68.841231	-37.128398	-72.797453
<i>Ectinorus gallardoi</i>	-34.687012	-70.85611	-39.290348	-72.106217
<i>Ectinorus martini</i>	-36.181183	-71.319664	-39.448403	-71.508437
<i>Ectinorus mondacai</i>	-34.461972	-71.723506	-39.268228	-71.420963
<i>Ectinorus onychius</i>	-33.243281	-70.130484	-47.120138	-72.11865
<i>Ectinorus sp.</i>	-17.834999	-69.727478	-51.768147	-73.341103
<i>Hectopsylla cypha</i>	-17.539461	-69.478957	-55.341471	-68.659511
<i>Leptopsylla segnis</i>	-17.552894	-69.478957	-40.054091	-72.904512
<i>Listronius fortis</i>	-33.820924	-70.996948	-51.983083	-70.473040
<i>Neotyphloceras spp.</i>	-17.808132	-69.747628	-55.166835	-69.613293
<i>Nonnapsylla rothschildi</i>	-17.664851	-69.76598	-33.984127	-69.969282
<i>Nosopsyllus fasciatus</i>	-24.712691	-70.56093	-55.683598	-67.392898
<i>Plocopsylla crypta</i>	-19.581646	-69.977856	-33.235278	-71.182874
<i>Plocopsylla diana</i>	-33.45000	-71.056000	-50.797000	-75.268000
<i>Plocopsylla fuegina</i>	-46.87900	-75.560000	-54.829000	-70.015000
<i>Plocopsylla inti</i>	-18.085202	-69.519328	-51.412508	-73.427003
<i>Plocopsylla lewisi</i>	-32.627578	-70.683146	-55.20536	-69.008548
<i>Plocopsylla reigi</i>	-30.953843	-70.306783	-52.154864	-69.594762
<i>Plocopsylla sp.</i>	-31.817683	-71.052057	-39.95938	-72.516121
<i>Plocopsylla wolffsohni</i>	-26.583729	-70.683079	-44.417056	-72.386051
<i>Polygenis platenis</i>	-19.78947	-69.33678	-33.490808	-70.725251
<i>Pulex irritans</i>	-29.148584	-70.966633	-50.790692	-74.794611
<i>Rhopalopsyllidae</i>	-32.299613	-70.469582	-41.074437	-72.184898
<i>Sphinctopsylla ares</i>	-26.792271	-70.765654	-55.835091	-67.0883
<i>Sphinctopsylla inca</i>	-32.247476	-71.095361	-39.62866	-72.343104
<i>Tetrapsyllus amplus</i>	-22.585705	-70.267849	-55.866056	-67.146692
<i>Tetrapsyllus bleptus</i>	-17.694839	-69.811615	-29.713621	-69.890501
<i>Tetrapsyllus corfidii</i>	-26.786667	-70.763958	-37.536796	-72.673486
<i>Tetrapsyllus maulinus</i>	-31.983681	-70.309800	-47.197977	-71.889031
<i>Tetrapsyllus rhombus</i>	-30.826983	-71.187027	-55.291795	-67.223831
<i>Tetrapsyllus satyrus</i>	-32.699717	-70.660888	-50.410856	-75.263533
<i>Tetrapsyllus sp.</i>	-18.250966	-69.925247	-44.170131	-73.097893
<i>Tetrapsyllus tantillus</i>	-26.787518	-70.770231	-47.459634	-72.557989
<i>Tiamastus callens</i>	-34.653777	-72.022256	-42.987873	-73.391808
<i>Tunga bonneti</i>	-17.537714	-69.478862	-55.232141	-69.313028
<i>Xenopsylla cheopis</i>	-18.956274	-70.274632	-35.301542	-71.509559

Tabla 3. Estimación y modelación de los nichos de las especies de micromamíferos. En esta tabla se encuentra resumida la distribución de las especies de micromamíferos a lo largo de Chile, mediante las coordenadas de distribución del límite norte y sur.

Especies de micromamíferos	Rango de distribución			
	Latitud (S)	Longitud (W)	Latitud (S)	Longitud (W)
<i>Abrocoma bennetti</i>	-24.531	-70.563	-36.147	-72.157
<i>Abrothrix hirta</i>	-34.754	-72.062	-55.26	-67.222
<i>Abrothrix lanosus</i>	-32.742	-70.402	-41.07	-72.174
<i>Abrothrix longipilis</i>	-26.88	-70.811	-37.221	-73.514
<i>Abrothrix olivacea</i>	-22.571	-70.28	-55.242	-67.234
<i>Loxodontomys micropus</i>	-34.323	-70.527	-55.278	-66.844
<i>Octodon bridgesi</i>	-33.045	-70.563	-39.293	-72.088
<i>Octodon degus</i>	-29.69	-71.318	-34.258	-71.212
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	-24.873	-70.516	-47.321	-72.688
<i>Phyllotis darwini</i>	-20.405	-69.595	-39.848	-72.794
<i>Phyllotis limatus</i>	-17.654	-69.725	-25.003	-70.102
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	-17.743	-69.807	-54.552	-68.804
<i>Rattus norvegicus</i>	-30.615	-70.833	-44.624	-72.89
<i>Rattus rattus</i>	-23.497	-70.600	-46.549	-72.348
<i>Reithrodon physodes</i>	-30.865	-70.613	-40.049	-72.608
<i>Thylamys elegans</i>	-24.749	-70.563	-36.170	-72.150

Mediante la superposición de los mapas de distribución de las especies obtenidos a partir de los modelos estadísticos, se pudo observar la riqueza observada y predicha de las especies de pulgas y micromamíferos en el país. La mayor riqueza de especies, tanto para pulgas como para micromamíferos, se observó entre los 29°S, 71°O y 40°S, 72°O, con un total máximo de 19 especies en el caso de las pulgas, y 8 especies en el caso de los micromamíferos, esto según la distribución de colores indicada en los mapas de la Fig. 1. Por otro lado, en ambos extremos del país (17°55'S y 55°95'S), se registran menos especies, tanto de pulgas como de micromamíferos (Fig. 1).

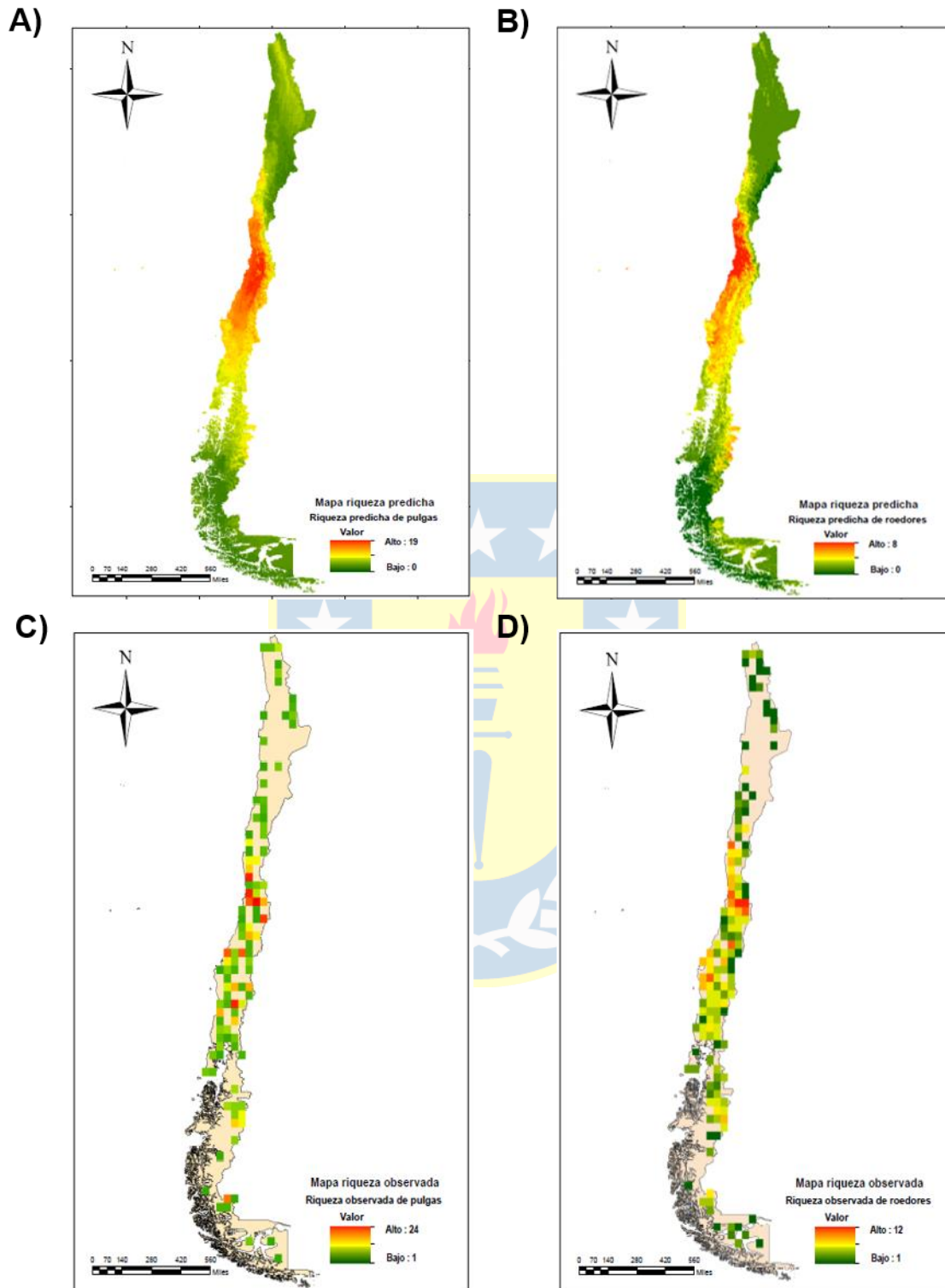


Figura 1. Mapas de distribución geográfica de la riqueza predicha (a) y observada de las especies de pulgas (b) y micromamíferos a lo largo de Chile (c-d respectivamente). El gradiente de colores indica el número de especies presentes, donde los valores máximos están categorizados con el color naranja y los valores

mínimos están categorizados con el color verde. **A)** riqueza predicha de las especies de pulgas. **b)** riqueza predicha de las especies de micromamíferos. **C)** riqueza observada de las especies de pulgas. **D)** riqueza observada de las especies de micromamíferos.

Factores que muestran una mayor influencia sobre la distribución de las especies de pulgas.

A partir del software Maxent se estimó la importancia de las variables ambientales en función del % de contribución de cada variable para 28 especies de pulgas. Para las 21 especies de pulgas, se estimó la importancia de las variables utilizando el modelo ESM- GLM (Ver tablas 4 y 5). Se realizó el mismo procedimiento para las especies de micromamíferos, utilizando el software de Maxent para 13 especies, mientras que el modelo ESM-GLM se empleó con las 3 especies restantes (Ver tablas 6 y 7).

Las variables que presentaron un mayor porcentaje de influencia y presentes en un mayor número de especies de pulgas fueron la precipitación del trimestre más frío (27 sp.) y la estacionalidad de la precipitación (31 sp.), tanto para los resultados obtenidos con el software Maxent y el modelo ESM-GLM (Tabla 4 y 5).

Tabla 4. Contribución de los factores ambientales para las especies de pulgas calculados a partir del software Maxent. En **negrita** los valores de contribución superiores o iguales al 30%, considerados como los más relevantes para la distribución de las especies.

Contribución de las variables ambientales							
Especies de pulgas	Elevación (Desviación estándar)	Elevación (Media)	Estacionalidad de la precipitación	Estacionalidad de la temperatura	Índice de posición topográfica	Precipitación del trimestre más frío	Temperatura media del trimestre más seco
<i>Agastopsylla boxi</i>	1.2	30.5	13.3	56.2	0	0	0
<i>Barreropsylla excelsa</i>	2.7	0	0	0	0	77.9	22.1
<i>Chiliopsylla allophyla</i>	18.2	1.2	29.1	0.1	5	61.9	1.4
<i>Ctenoparia inopinata</i>	0.1	5.4	41.5	0	2	47.9	0.3
<i>Ctenoparia topali</i>	0.1	5.2	0	0	0.3	69.2	7.1
<i>Delostichus coxalis</i>	5.8	9.9	56.4	0.1	0	2.2	31.3
<i>Delostichus phyllotis</i>	0.3	0	20.2	0	0	43.5	36.2
<i>Delostichus sp.</i>	58	0	49.4	24	0.6	0	20.2

<i>Ectinorus chilensis</i>	0	0.8	62.3	0.9	0	35.6	0.1
<i>Ectinorus sp.</i>	0	0	32.7	22.4	0	32	7
<i>Hectopsylla cypha</i>	0	0	13.2	0.2	3	81.5	2.1
<i>Leptopsylla segnis</i>	0	0.9	66.4	1.1	5.7	0	25.9
<i>Neotyphloceras spp.</i>	1.7	0.7	51	2.1	0	29.8	14.8
<i>Nosopsyllus fasciatus</i>	1.2	10.2	50.9	0.1	0.2	37.5	0
<i>Plocopsylla diana</i>	5.5	0	0	0	0	67.6	26.9
<i>Plocopsylla inti</i>	0	0	42.7	20.1	0	0	37.2
<i>Plocopsylla reigi</i>	1.4	0.5	0	98	0.1	0	0
<i>Plocopsylla wolffsohni</i>	4.7	1.9	51.8	5.9	9.9	25.5	0.3
<i>Pulex irritans</i>	0	0	8.5	6.1	11.8	32.3	41.3
<i>Sphinctopsylla ares</i>	2.4	4.7	22.7	0	0.3	50.8	19
<i>Tetrapsyllus amplus</i>	6.4	5.4	46.9	0	7.7	33.6	0.1
<i>Tetrapsyllus corfidii</i>	0.1	0.4	69.6	0.4	0	28.8	0.7
<i>Tetrapsyllus maulinus</i>	0	0	0	92.1	0.1	7.8	0
<i>Tetrapsyllus rhombus</i>	0.9	2.6	36.3	1.3	5.2	53	0.8
<i>Tetrapsyllus satyrus</i>	0	0	0	38.8	0	48	13.1
<i>Tetrapsyllus sp.</i>	1.7	0.1	42.5	5.1	0	1.2	49.4
<i>Tetrapsyllus tantillus</i>	1.9	4	45.7	0	7.8	40.6	0
<i>Tunga bonneti</i>	0	0	55	0	2.1	10.3	32.6

Tabla 5. Contribución de los factores ambientales para las especies de pulgas. Se muestran los resultados de la contribución de las variables calculados a partir del modelo ESM. En **negrita**, valores de contribución de las variables superiores o iguales a 1.0, considerados como los más relevantes para la distribución de las especies.

Contribución de las variables ambientales							
Especie de pulga	Elevación (desviación)	Elevación media	Estacionalidad de la precipitación	Estacionalidad de la temperatura	Índice de posición	Precipitación del trimestre más frío	Temperatura media del

	estándar)				topografía		trimestre más seco
<i>Craneopsylla minerva</i>	0.6	1.4	1.3	0.8	0.4	1.5	1.4
<i>Ctenoparia jordani</i>	0.7	1.5	0.7	0.7	0.8	2.0	1.0
<i>Delostichus smiti</i>	0.6	0.9	1.7	0.7	0.7	0.9	1.5
<i>Ectinorus cocyti</i>	0.8	0.9	1.2	0.6	1.4	0.9	1.3
<i>Ectinorus gallardoi</i>	1.1	0.9	1.0	1.3	0.6	0.9	1.2
<i>Ectinorus martini</i>	0.9	0.7	1.3	1.3	0.8	1.1	1.1
<i>Ectinorus mondacai</i>	0.6	0.8	1.2	1.4	1.0	1.4	0.7
<i>Ectinorus nomisis</i>	0.8	1.4	1.7	0.8	0.6	1.1	0.9
<i>Ectinorus onychius</i>	0.8	0.7	2.3	1.7	0.9	0.2	1.4
<i>Listronius fortis</i>	0.6	0.9	1.3	1.4	1.0	0.9	1.3
<i>Nonnapsylla rothschildi</i>	0.9	1.2	1.0	1.0	0.9	0.9	1.0
<i>Plocopsylla crypta</i>	0.9	1.2	1.1	1.3	1.0	0.8	0.7
<i>Plocopsylla fuegina</i>	0.5	1.4	0.4	1.9	1.7	1.4	0.0
<i>Plocopsylla lewisi</i>	1.2	0.8	0.1	1.1	1.2	1.1	1.3
<i>Plocopsylla sp.</i>	0.6	0.6	1.2	2.5	0.7	0.7	1.2
<i>Polygenis platenis</i>	1.2	0.9	1.2	0.8	1.0	1.0	0.7
<i>Rhopalopsyllidae</i>	0.6	0.7	0.9	2.2	1.0	1.4	0.6
<i>Sphinctopsylla inca</i>	0.7	0.7	1.4	1.7	0.7	1.0	1.0
<i>Tetrapsyllus bleptus</i>	0.6	1.2	1.6	0.9	0.7	1.1	1.2
<i>Tiamastus callens</i>	0.7	0.6	1.4	1.1	1.2	1.1	1.0
<i>Xenopsylla cheopis</i>	1.7	0.4	1.0	1.8	1.1	0.9	0.8

En el caso de los micromamíferos, las variables ambientales con valores superiores o iguales al 30%, calculados a partir del software Maxent, y valores significativos de los modelos GLM ($p < 0.05$), son la estacionalidad de la precipitación y la precipitación del trimestre más frío, influyendo sobre 11 especies de micromamíferos cada una (Tabla 7 y 8).

Tabla 6. Contribución de los factores ambientales y las especies de micromamíferos influenciadas por estos. Se muestran los resultados de la

contribución de las variables calculados a partir del software Maxent. En **negrita** valores de contribución superiores o iguales al 30% de contribución.

Contribución de las variables ambientales							
Especies de micromamíferos	Elevación (Desviación estándar)	Elevación (Media)	Estacionalidad de la precipitación	Estacionalidad de la temperatura	Índice de posición topográfica	Precipitación del trimestre más frío	Temperatura media del trimestre más seco
<i>Loxodontomys micropus</i>	5.4	6.2	23.9	16.2	0.9	34.7	12.6
<i>Phyllotis xanthopygus</i>	5.3	1.5	41	20	0.4	28.3	3.7
<i>Abrocoma bennetti</i>	4	2.9	50.6	0.1	0.7	17.5	24.2
<i>Rattus norvegicus</i>	2.9	2.1	27.1	3.6	0.3	28.5	35.6
<i>Thylamys elegans</i>	2.7	1.1	54.8	0	0.2	35.9	5.3
<i>Abrothrix olivacea</i>	2.6	8.9	24.8	4.3	1.1	41.5	16.7
<i>Rattus rattus</i>	1.8	12.4	48	2.8	0.3	29.3	5.3
<i>Abrothrix hirta</i>	1.4	5.3	27.8	6.2	0.6	47.2	11.5
<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	1	4.2	35.5	1.2	0.8	33.4	23.8
<i>Abrothrix longipilis</i>	0.8	4.2	51.2	4.1	0.1	30.6	9
<i>Octodon degus</i>	0.7	0	52.3	0.2	0.1	41.6	5.1
<i>Phyllotis darwini</i>	0.1	0.7	63.5	2.1	0	22.9	10.7
<i>Phyllotis limatus</i>	0	0	0	0	0	100	0

Tabla 7. Contribución de los factores ambientales y las especies de micromamíferos influenciadas por estos. Se muestran los resultados de la contribución de las variables calculados a partir del modelo ESM. En **negrita** valores de contribución de las variables superiores o iguales a 1.0, considerados como los más relevantes para la distribución de las especies.

Contribución de las variables ambientales							
---	--	--	--	--	--	--	--

Especies de micromamíferos	Elevación (Desviación estándar)	Elevación (Mediana)	Estacionalidad de la precipitación	Estacionalidad de la temperatura	Índice de posición topográfica	Precipitación del trimestre más frío	Temperatura media del trimestre más seco
<i>Abrothrix lanosus</i>	1.13	1.3	1.2	0.8	0.6	0.8	0.8
<i>Reithrodon physodes</i>	1.0	0.6	1.3	1.0	0.6	1.4	1.2
<i>Octodon bridgesi</i>	0.9	0.6	0.4	0.7	1.0	1.5	2.1

Sobreposición del nicho de los hospedadores con el nicho de las pulgas asociadas a estos.

Se evaluó la sobreposición del nicho de los hospedadores con el nicho de las pulgas, para esto se utilizaron 7 variables seleccionadas según el criterio de valor de VIF < 3 (Tabla 8).

Tabla 8. Selección de variables ambientales para la generación de modelos de sobreposición de nicho ecológico.

N°	Variables	VIF
1	Elevación media	2.705
2	Elevación (desviación estándar)	1.351
3	Índice de posición topográfica	1.010
4	Estacionalidad de la precipitación	2.293
5	Precipitación del trimestre más frío	1.727
6	Estacionalidad de la temperatura	1.211
7	Temperatura media del trimestre más seco	1.811

Mediante los datos y la implementación de los análisis estadísticos, se obtuvo el mapa de calor con los resultados de la sobreposición de las especies de pulgas con las especies de micromamíferos, mostrando en cada celda el grado de sobreposición entre las mismas (Figura 2).

Los resultados del gráfico de sobreposición entre las especies de pulgas y micromamíferos muestran agrupaciones de celdas que indican el nivel de sobreposición entre los nichos de las especies parásitas y hospedadoras. Estos resultados permiten ver la probabilidad de que exista interacción entre las especies debido a la sobreposición de sus nichos, cuanto más se sobrepongan, más alta la probabilidad de encontrar pulgas en las especies de micromamíferos.

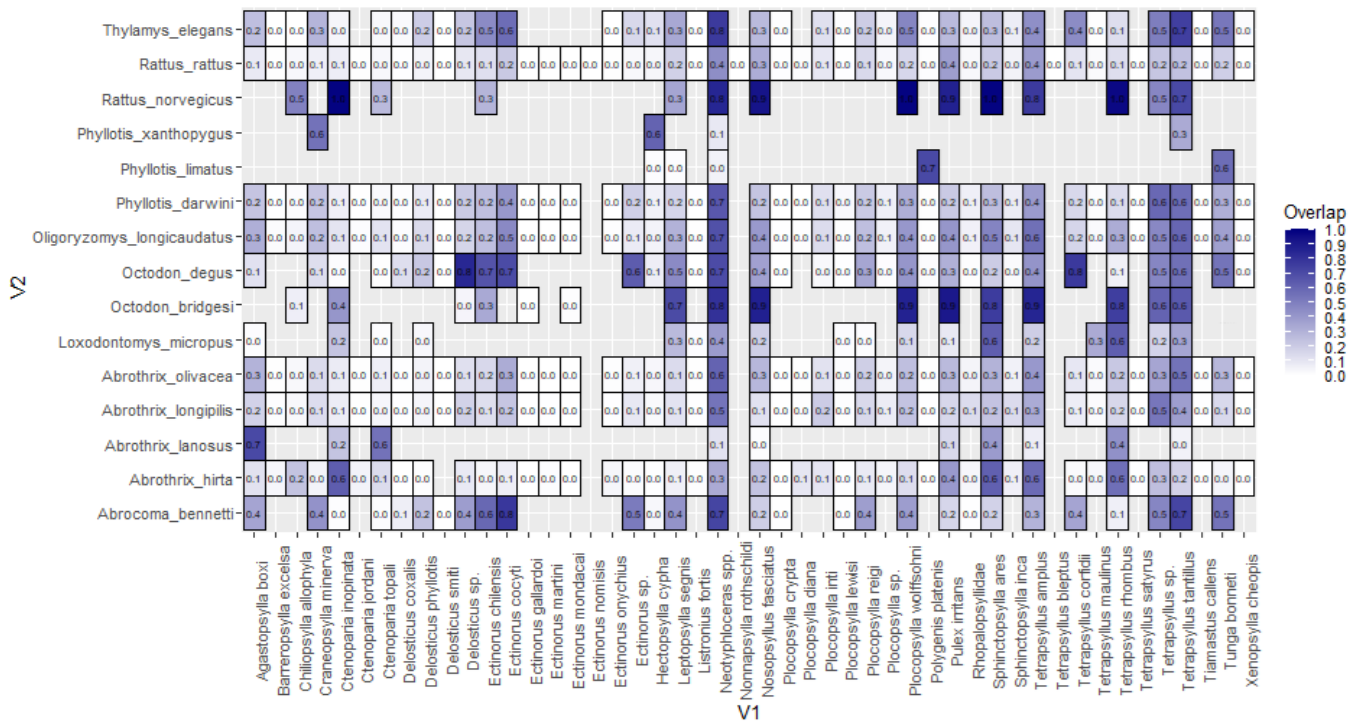


Figura 2. Sobreposición de las especies de pulgas con las especies de micromamíferos. El eje horizontal (V1) corresponde a las especies de pulgas, eje vertical (V2) indican las especies de micromamíferos. Cada celda representa un valor de sobreposición, en un gradiente de 0 a 1.0. La ausencia de celdas en ciertos lugares de la figura representa valores iguales a 0, es decir, sin sobreposición entre los nichos de las especies (Anexo 1, Tabla 9).

En general, se observó un variado gradiente de sobreposición entre las especies de pulgas y micromamíferos, el cual nos indica que mientras más alto el grado de solapamiento entre especies, más alta será la probabilidad de que estas se encuentren y que por tanto, el parásito infecte al hospedador, de igual forma, ante un bajo grado de solapamiento, interpretamos que la probabilidad de que ambas especies se encuentren es baja y por tanto, es menos probable que las especies de pulgas parasiten a las especies de micromamíferos (Anexo 1, Tabla 9). El máximo grado de sobreposición ocurrió entre *Plocopsylla wolffsohni* (0.99) y los roedores: *R. norvegicus* y *O. bridgesi*, así mismo, *S. ares* muestra una sobreposición máxima con la especie *R. norvegicus* (0.99). Por otro lado, el valor de sobreposición más pequeño ($\neq 0$) ocurrió entre las especies *Tetrapsyllus bleptus* y *R. rattus* ($6.12E-11$).

La ausencia de celdas, indica una considerable cantidad de resultados iguales o cercanos a cero, en los cuales no existe sobreposición de nicho entre las especies de pulgas y micromamíferos. Por ejemplo, en el caso de las especies *E. nomisis* ($8.44E-10$), *Nonnapsylla rothschildi* ($8.4E-10$) y *T. bleptus* ($6.1E-11$), existe sobreposición solo con el roedor *R. rattus*. En otro escenario, las pulgas del género *Neotyphloceras*, muestran sobreposición con todas las especies de roedores, en

distintos rangos de valores que van desde 0.05 con la especie *Phyllotis limatus*, a valores de 0.77 con la especie *T. elegans*.

Por otra parte, la especie de micromamífero que presentó sobreposición con un mayor número de especies de pulgas fue *R. rattus*. Por el contrario, *Phyllotys xanthopygus* fue el roedor que presentó sobreposición con un menor número de especies de pulgas.



DISCUSIÓN

En esta investigación se modeló la distribución y el nicho ecológico de 49 especies de pulgas y 16 especies de micromamíferos presentes en Chile, creando una completa base de datos, única en el país, referente a la diversidad de especies de pulgas presentes en micromamíferos de Chile. Los resultados indican que el 49% de las especies de pulgas y el 71% de especies de micromamíferos, se encuentran entre los 33°S y 40°S, correspondientes a la zona centro-sur del país, por lo que podemos destacar esta área como una zona de alta riqueza de especies (Figura 1c y Figura 1 d). Los resultados de los modelos de distribución muestran similitud en los factores que influyeron en la distribución, tanto de las pulgas como de los micromamíferos (estacionalidad de la precipitación y la precipitación del trimestre más frío), sin embargo, la sobreposición entre los nichos de las pulgas y hospedadores fue incompleta, lo que indicaría que la distribución de las pulgas no depende completamente de la presencia de un hospedador en particular, aceptando la hipótesis puesta a prueba.

Respecto a la distribución de las especies, la mayor riqueza de especies de pulgas y micromamíferos se estimó en la zona centro-sur (29°85'S, 71°32'O y 40°33'S, 72°99'O). Esta coincidencia en la riqueza de especies entre pulgas y micromamíferos se podría explicar por la alta disponibilidad de recursos en esta zona, la cual es considerada un *hotspot* de biodiversidad y donde se registra la mayor riqueza de especies de micromamíferos en Chile (Cofré *et al.* 2007). Así mismo, podemos relacionar esta riqueza de especies de pulgas y micromamíferos, con procesos ecológicos y evolutivos asociados a las interacciones entre los parásitos y sus respectivos hospedadores (Arroyo *et al.* 2006). Vemos que una importante cantidad de especies nativas se concentra en la zona centro-sur, por lo tanto, podemos estimar que esta alta riqueza de especies se da debido a las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales de los parásitos hacia los hospedadores disponibles, respuestas que pueden variar de especie en especie, pero que sin duda actúan como estrategias adaptativas a las características del hospedador, lo cual además juega un importante papel en la diversificación de las especies en esta determinada área (Richner 1998; Arroyo *et al.* 2016).

Respecto a los factores ambientales que influyen en cada especie de pulga y micromamífero, estos variaron dependiendo de la especie, sin embargo, la mayoría de ellas fue influenciada significativamente por las precipitaciones (estacionalidad de la precipitación y precipitación del trimestre más frío). Sin embargo, en el caso de las especies de pulgas, influyen adicionalmente variables relacionadas con la temperatura (estacionalidad de la temperatura y temperatura promedio del trimestre más seco). No llama la atención que estos sean los factores determinantes en la distribución de pulgas y roedores, ya que ambos elementos climáticos se han descrito anteriormente que influyen de manera más directa en la configuración de la distribución geográfica de los organismos (Pizarro *et al.* 2008; Errázuriz 1998). En efecto, para las pulgas, estas variables climáticas desempeñan un importante

papel en la distribución de las especies debido a que influyen en la sobrevivencia y reproducción de los individuos, principalmente en los estadios inmaduros (larva), en donde las pulgas son incapaces de cerrar sus espiráculos, lo que las vuelve extremadamente sensibles a medios con baja humedad (Roberts *et al.* 1996). Al respecto mayores esfuerzos son necesarios para conocer el efecto fisiológico de la temperatura y humedad sobre pulgas ya que los estudios que existen se han realizado es las especies de importancia en salud humana y animal, y se han encontrado que las variables ambientales que influyen dependen de la especie (Krasnov *et al.* 2001).

Respecto a la sobreposición de los nichos entre pulgas y roedores, se observó una baja sobreposición entre los nichos de ambos grupos, lo que indica que la distribución de las pulgas no depende exclusivamente de la especie de hospedador que parasita, sino que más bien estarían restringidas por las características del ambiente, pudiendo utilizar distintas especies de micromamíferos como alimento. Sin embargo, hubo algunas excepciones, como *H. cypha*, donde las hembras poseen estilos de vida sésiles, es decir, al llegar al estadio adulto se las puede encontrar asociadas de forma permanente al hospedador (Pampiglione *et al.* 2009). Para este estilo de vida, esta pulga presenta modificaciones en su aparato bucal que le permiten adherirse al hospedador, estas adaptaciones podrían explicar que el nicho de esta especie respecto a sus hospedadores sea más restringido ya que según la revisión de Beaucornu *et al.* (2014), los individuos del género *Phyllotis* parecen ser los hospedadores principales de estas pulgas. Aunque la distribución estimada para esta especie fue amplia (entre 17°S y 55°S), *H. cypha*, mostró una alta sobreposición con el nicho de *P. xanthophygus* (0.61).

Por otra parte, se observó especies de pulgas con distribución restringida a ciertas zonas geográficas con características ambientales similares como por ejemplo *D. smiti* y *Ectinorus gallardoi*, que se encontraron solo en la zona central de Chile con solapamiento bajo para 8 y 7 especies de roedores, respectivamente. Para estas especies se estimó que las condiciones ambientales que influenciaban su distribución eran la temperatura y precipitaciones para *D. smiti* y la temperatura para *E. gallardoi*. Lo que resalta nuevamente el comportamiento generalista de las pulgas hacia los hospedadores y factores ambientales que restringen su distribución.

En la mayoría de las especies de pulgas, se observaron diferentes respuestas relacionadas a la sobreposición de nichos. Por ejemplo, *A. boxi*, presentó una amplia distribución y un amplio gradiente de solapamiento entre especies de micromamíferos (12 de 16 especies) desde 0,71 con *A. lanosus* hasta 0.08 con *R. rattus*. Esta especie utilizaría hospedadores que se encuentran en simpatria mediante el uso de múltiples especies hospedadoras, que podemos considerar como hospedadores secundarios o alternativos (Poulin & Mouillot 2004). Para explicar este fenómeno, Combes (2001) formula la hipótesis de la “densidad de los parásitos”, la cual explica que debido a una alta presencia de parásitos en el

hospedador principal (en este caso las pulgas con amplias distribuciones a lo largo de Chile), aumenta la propagación infecciosa de los parásitos en el área, lo que beneficia la probabilidad de infección hacia otros hospedadores alternativos (Poulin 1998). De igual forma, la alta presencia y distribución de los parásitos puede relacionarse con mayor competencia por el hospedador principal, lo que también favorecería el uso de hospedadores secundarios (Emelianov 2007). En el sentido de los hospedadores, también se puede plantear la *hipótesis de la densidad del hospedador principal*, la cual menciona que, ante una disminución de la abundancia de la especie principal, las pulgas pueden parasitar otras especies de micromamíferos para sobrevivir, reduciendo su dependencia hacia un solo recurso (Bush & Kennedy 1994; Koh *et al.* 2004). Además de esa hipótesis, esta tendencia puede ser entendida mediante la hipótesis de la *similitud ecológica del hospedador*, que establece que es más probable que una especie parásita utilice hospedadores alternativos que estén relacionados ecológicamente con el hospedador principal (Timms & Read 1999; Cooper *et al.* 2012). Así también, se plantea la hipótesis de las *similitudes filogenéticas de los hospedadores*, la cual dicta que el rango de hospedadores potenciales de una especie parásita está determinado según las características fisiológicas e inmunológicas del hospedador (Combes 2001; Khokhlova *et al.* 2012).

Respecto a la sobreposición de nicho con especies de roedores invasores, se observó que *R. rattus* y *R. norvegicus* se sobrepusieron con el nicho de casi la totalidad de especies de pulgas analizadas. Esto no resulta extraño ya que son especies que han sido capaces de invadir ambientes naturales donde existen los registros de la mayoría de las especies de pulgas. Por ejemplo, las especies *E. nomisis*, *N. rothschildi* y *T. bleptus*, mostraron sobreposición con *R. rattus*, aunque el grado de sobreposición fue bajo, estas pulgas no han sido registradas en *R. rattus* previamente (Beaucornu *et al.* 2014), por lo que esta sobreposición de nichos indica que es posible que estas especies de pulgas interactúen con *R. rattus*, y que, por consiguiente, pudiese existir colonización de esta especie hacia estos roedores. Situación similar ocurre con *R. norvegicus*, la cual presenta sobreposición con varias especies de pulgas que parasitan especies nativas de roedores: *Ctenoparia inopinata* (0.99), *P. wolffsohni* (0.99), *S. ares* (0.99), *Tetrapsyllus rhombus* (0.97), *Nosopsyllus fasciatus* (0.93), *Pulex irritans* (0.87), *Neotyphloceras* spp. (0.85), *Tetrapsyllus amplus* (0.77) y *Tetrapsyllus tantillus* (0.71). De acuerdo con estos resultados se puede considerar a esta especie como un potencial hospedador de las especies de pulgas mencionadas. Especies con este alto potencial invasivo pueden provocar variadas respuestas en las poblaciones de parásitos y micromamíferos propios de nuestro país, produciendo un efecto de derrame o amplificación de parásitos nativos, produciendo un aumento de los parásitos en la fauna nativa (Daszak *et al.* 2000; Hoberg *et al.* 2002; Kelly *et al.* 2009; Chalkowski *et al.* 2018). Otra hipótesis tiene relación con el hecho de que una especie invasora pueden ser hospedadores no competentes para los parásitos nativos, produciendo un efecto contrario y disminuyendo la carga parasitaria para las especies nativas. Adquirir parásitos de la fauna silvestre también puede afectar de forma negativa a la especie invasora, disminuyendo el éxito en la invasión (Chalkowski *et al.* 2018).

En base a estos resultados, además de interpretar que existe un comportamiento generalista por parte de las especies de pulgas presentes en Chile hacia las especies hospedadoras, también vemos que la sobreposición de nicho varía dependiendo de la especie de pulga. Esto es debido a que los valores de sobreposición obtenidos en el presente estudio podrían interpretarse como la probabilidad de que estas especies se encuentren y no necesariamente estarían indicando que ocurre la infección, lo cual varía dependiendo de los requerimientos específicos de cada especie de pulga. Es decir, las pulgas, sí bien son insectos hematófagos de aves y mamíferos en su fase adulta (Lareschi & Drago 2017), varían de especie en especie en aspectos como el largo del aparato bucal incisivo-chupador (el cual puede variar dependiendo del grosor de la piel del hospedador principal de la pulga), la cabeza o casco de la pulga (característica que puede variar dependiendo del largo o grosor del pelaje del determinado animal al que parasite la pulga), el tamaño de la misma, entre otras características (Marrero & Fernández 2010). Lo cual nos indica que sí bien vemos especies de pulgas en sobreposición con una importante cantidad de hospedadores, no significa que podrán parasitar a todos estos micromamíferos; en los casos en que vemos alta sobreposición es más probable que ambas especies se encuentren al solaparse sus nichos, pero dependerá de los requerimientos específicos de cada especie de pulga para que esta interacción se lleve a cabo de forma exitosa.

Es posible afirmar entonces que, además de las características específicas de la especie de pulga hacia un hospedador, las restricciones climáticas del ambiente limitan la distribución de estas especies, puesto que vemos que en presencia de especies hospedadoras con nichos más o menos amplios, las especies de pulgas se mantienen restringidas a sus respectivos nichos y, por tanto, su distribución asociada a un determinado lugar y condiciones ambientales. Finalmente, es importante destacar que en este trabajo se estimó y modeló el nicho ecológico de pulgas como de micromamíferos, proyectando estos en mapas que permitieron dimensionar mejor la distribución de cada especie en relación a los posteriores resultados de sobreposición de nicho. Respecto a los mapas diseñados para cada nicho de cada especie, resulta importante resaltar la relevancia e innovación en el uso de algoritmos, modelos, paquetes y softwares para lograr estos hallazgos con datos asociados a la presencia de individuos de especies parásitas y de micromamíferos.

CONCLUSIÓN

Se modeló y estimó el nicho ecológico de las especies de pulgas y micromamíferos, observando la mayor riqueza de especies, tanto parásitas como hospedadoras, en la zona centro-sur de Chile ($29^{\circ}85'S$, $71^{\circ}32'O$ y $40^{\circ}33'S$, $72^{\circ}99'O$).

Los factores que restringieron el nicho de las especies de pulgas a determinadas áreas geográficas fueron las variables climáticas asociadas a las precipitaciones y a la temperatura, específicamente: la estacionalidad de la precipitación, la precipitación del trimestre más frío, la estacionalidad de la temperatura y la temperatura del trimestre más seco.

La evaluación de la sobreposición de las especies de pulgas con respecto a los micromamíferos, reveló que en ninguno de los casos existió una sobreposición total del nicho entre ambos grupos, existiendo una marcada variación entre especies de pulgas.

Se destaca la presencia de especies introducidas del género *Rattus*, con altos niveles de sobreposición con los nichos de especies de pulgas nativas. Estos hallazgos resaltan el impacto de las especies introducidas en la fauna nativa de parásitos en Chile, puesto que, en ningún caso, estos roedores son considerados como hospedadores finales o intermedios de estas especies de pulgas.

LITERATURA CITADA

Appelgren, A. S. C., V. Saladin, H. Richner, B. Doligez & K. D. McCoy. 2018. Gene flow and adaptive potential in a generalist ectoparasite. *BMC Evolutionary Biology*. 18: 1-13.

Arroyo, M. T. K., P. A. Marquet, C. Marticorena, J. Simonetti, L. Cavieres, F. Squeo, R. Rozzi & F. Massardo. 2006. El hotspot chileno, prioridad mundial para la conservación. *Biodiversidad de Chile: patrimonio y desafío*. Saball. 94-99.

Beaucournu, J. C., L. Moreno & D. González-Acuña. 2014. Fleas (Insecta-Siphonaptera) of Chile: a review. *Zootaxa*. 3900:2. 151-203.

Breiner, F. T., M. P. Nobis, A. Bergamini & A. Guisan. 2018. Optimizing ensembles of small models for predicting the distribution of species with few occurrences. *Methods in Ecology and Evolution*. 9:4. 802-808.

Bush, A. O. & C. R. Kennedy. 1994. Host fragmentation and helminth parasites: hedging your bets against extinction. *International Journal for Parasitology*. 24. 1333-1343.

Canals, M. 2015. Aproximación al nicho e interacciones de la araña del rincón *Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849) y de la araña de patas atigradas *Scytodes globula* (Nicolet, 1849). 1-182.

Carrasco, A. Z. 2018. Taxonomy, phylogeny and vector role of species of the order Siphonaptera. Doctoral dissertation, Universidad de Sevilla. Sevilla, España.

Chalkowski, K., C. A. Lepczyk & S. Zohdy. 2018. Parasite ecology of invasive species: conceptual framework and new hypotheses. *Trends in Parasitology*. 34:8. 655-663.

Cofré, H. L., H. Samaniego & P. A. Marquet. 2007. Patterns of small mammal species richness in mediterranean and temperate Chile. *Patrones en la riqueza de especies de pequeños mamíferos en las regiones mediterránea y templada de Chile. The quintessential naturalist: honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*. 134: 275 pp.

Combes, C. 2001. Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions. University of Chicago Press.

Cooper, N., R. Griffin, M. Franz, M. Omotayo & C. L. Nunn. 2012. Phylogenetic host specificity and understanding parasite sharing in primates. *Ecology Letters*. 15: 1370-1377.

Daszak, P., A. A. Cunningham & A. D. Hyatt. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. *Science*. 287:5452-443-449.

D'Elía, G., J. Canto, G. Ossa, L. D. Verde-Arregoitia, E. Bostelmann, A. Iriarte, L. Amador, M. Quiroga-Carmona, N. Hurtado, R. Cadenillas & L. Valdez. 2020. Lista actualizada de los mamíferos vivientes de Chile. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural*. 69:2. 67-98.

Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson. Londres, Inglaterra. 1-128.

Emelianov, I. 2007. How adaptive is parasite species diversity? *International Journal for Parasitology*. 37: 851-860.

Errázuriz, A. M. (Ed.). 1998. *Manual de geografía de Chile*. Andrés Bello. Santiago. Chile. 155 pp.

Fick, S. E. & R. J. Hijmans. 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37:12. 4302-4315.

Futuyma, D. J., & G. Moreno. 1988. The Evolution of Ecological Specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 207-233.

Grinnell, J. 1917. The niche-relationship of the California Thrasher. *The Auk*. 34:427-433.

Guisan, A., & C. Rahbek. 2011. SESAM—a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. *Journal of Biogeography*. 38:8. 1433-1444.

Guisan, A., & N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*. 135:2-3. 147-186.

Gutiérrez-Velázquez, A. L., R. A. Gutiérrez & L. O. Lozano. 2006. Patrones de distribución del orden Siphonaptera. Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, DF. Vols. I y II. 591-627.

Hoberg, E. P., S. J. Kutz, J. Nagy, E. Jenkins, B. Elkin, M. Branigan & D. Cooley. 2002. *Protostrongylus stilesi* (Nematoda: Protostrongylidae): Ecological isolation

and putative host-switching between Dall's sheep and muskoxen in a contact zone. *Comparative Parasitology*. 69:1. 1-9.

Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. Population studies: animal ecology and demography. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. 22:415-427.

Kelly, D. W., R. A. Paterson, C. R. Townsend, R. Poulin & D. M. Tompkins. 2009. Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? *Ecology*. 90:8. 2047-2056.

Khokhlova, I.S., L. J. Fielden, A. A. Degen & B. R. Krasnov. 2012. Ectoparasite fitness in auxiliary hosts: phylogenetic distance from a principal host matters. *Journal of Evolutionary Biology*. 25: 2005-2013.

Koh, L. P., R. R. Dunn, N. S. Sodhi, R. K. Colwell, H. C. Proctor & V. S. Smith. 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science*. 305: 1632-1634.

Korallo, N. P., Vinarski, M. V., Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Mouillot, D., & Poulin, R. 2007. Are there general rules governing parasite diversity? Small mammalian hosts and gamasid mite assemblages. *Diversity and Distributions*. 13:3. 353-360.

Krasnov, B. R., I. S. Khokhlova., L. J. Fielden & N. V. Burdelova. 2001. Effect of air temperature and humidity on the survival of pre-imaginal stages of two flea species (Siphonaptera: Pulicidae). *Journal of Medical Entomology*. 38:5. 629-637.

Krasnov, B. R., M. Sarfati., M. S. Arakelyan., I. S. Khokhlova., N. V. Burdelova & A. A. Degen. 2003. Host specificity and foraging efficiency in blood-sucking parasite: feeding patterns of the flea *Parapulex chephrenis* on two species of desert rodents. *Parasitology research*. 90:5. 393-399.

Krasnov, B. R., G. I. Shenbrot., I. S. Khokhlova & R. Poulin. 2004. Relationships between parasite abundance and the taxonomic distance among a parasite's host species: an example with fleas parasitic on small mammals. *International Journal for Parasitology*. 34. 1289-1297.

Krasnov, B. R., G. I. Shenbrot, I. S. Khokhlova & R. Poulin. 2006. Is abundance a species attribute? An example with haematophagous ectoparasites. *Oecologia*. 150: 132-140.

Krasnov, B. R. 2008a. Functional and evolutionary ecology of fleas: a model for ecological parasitology. Cambridge University Press, New York. 1-593.

Krasnov, B. R., D. Mouillot., I. S. Khokhlova., G. I. Shenbrot., & R. Poulin. 2008b. Scale-invariance of niche breadth in fleas parasitic on small mammals. *Ecography*. 31:5. 630-635.

Krasnov, B. R., G. I. Shenbrot., I. S. Khokhlova., M. Stanko, S. Morand & D. Mouillot. 2015. Assembly rules of ectoparasite communities across scales: combining patterns of abiotic factors, host composition, geographic space, phylogeny and traits. *Ecography*. 38:2. 184-197.

Lareschi, M., & F. B. Drago. 2017. Artrópodos ectoparásitos. Colección: Libros de Cátedra. 11: 179-182.

Lira, A., & A. T. Peterson. 2014. Range-wide ecological niche comparisons of parasite, hosts and dispersers in a vector-borne plant parasite system. *Journal of Biogeography*. 41: 1664-1673.

Maher, S. P., C. Ellis., K. L. Gage., R. E. Enscore & A. T. Peterson. 2010. Range-wide determinants of plague distribution in North America. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. 83:4. 736 pp.

Marcogliese, D. J. 2016. The Distribution and Abundance of Parasites in Aquatic Ecosystems in a Changing Climate: More than Just Temperature. *Integrative and Comparative Biology*. 56: 611- 619.

Margalit, Y & A. S. Shulov. 1972. Effect of temperature on development of prepupa and pupa of the rat flea, *Xenopsylla cheopis*. Rothschild. *Journal of medical entomology*. 9: 117-125.

Marrero, L. G., & Y. E. Fernández. 2010. Caracterización y control de especies de pulgas de importancia veterinaria para la salud animal y pública. *REDVET. Revista Electrónica de Veterinaria*. 11:6. 1-18.

Mateo, R. G., Á. M. Felicísimo & J. Muñoz. 2013. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista chilena de historia natural*. 84:2. 217-240.

Metzger, M. E & M. K. Rust. 1997. Effect of temperature on cat flea (Siphonaptera: Pulicidae) development and overwintering. *Journal of Medical Entomology*. 34: 173-178.

Molina, M., J. G. Martínez & J. M. Avilés. 2016. Criteria for host selection in a brood parasite vary depending on parasitism rate. *Behavioral Ecology*. 27: 1441-1448.

Morand, S., B. R. Krasnov & R. Poulin. (Eds.). 2007. Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management. Springer Science & Business Media. Tokyo. 1-640.

Moreno-Salas, L., M. Espinoza-Carniglia, N. Lizama-Schmeisser, L. G. Torres-Fuentes, M. C. Silva-de La Fuente, M. Lareschi & D. González-Acuña. 2020. Molecular detection of *Rickettsia* in fleas from micromammals in Chile. *Parasites & Vectors*. 13. 1-21.

Morláns, C., & B. María. 2014. Introducción a la ecología de poblaciones. Editorial Científica Universitaria. Universidad Nacional de Catamarca.

Mota, C., A. Encarnación, H. M. Ortega, D. A. Prieto, A. Peña & O. R. Rojas. 2020. Una breve introducción a los modelos de nicho ecológico. In Moreno, C.E. (Ed.) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Libermex, Ciudad de México. 39-63.

Pampiglione, S., M. L. Fioravanti, A. Gustinelli, G. Onore, B. Mantovani, A. Luchetti & M. Trentini. 2009. Sand flea (*Tunga* spp.) infections in humans and domestic animals: state of the art. *Medical and Veterinary Entomology*. 23:3. 172-186.

Phillips, S. J., R. P. Anderson., M. Dudík., R. E. Schapire & M. E. Blair. 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*. 40. 887-893.

Pizarro, R, F. Cornejo, C. González, K. Macaya & C. Morales. 2008. Análisis del comportamiento y agresividad de las precipitaciones en la zona central de Chile. *Tecnología y Ciencias del Agua*. 23:2. 91-109.

Poulin, R. 1998. *Evolutionary Ecology of Parasites: From Individuals to Communities*. Chapman & Hall. London. UK. 212 pp.

Poulin, R., & D. Mouillot. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology*. 126:5. 473-480.

Poulin, R., & D. Mouillot. 2004. The relationship between specialization and local abundance: the case of helminth parasites of birds. *Oecologia*. 140: 372-378.

Poulin, R., B. R. Krasnov, D. Mouillot & D. W. Thieltges. 2011. The comparative ecology and biogeography of parasites. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 366: 2379-2390.

Roach. N. 2016. *Octodon lunatus*. The IUCN Red List of Threatened Species. [<https://www.iucnredlist.org/species/15089/78321388>] Revisado: 10 Julio 2022.

Roberts, L. S., J. Janovy, & G. D. Schmidt. 1996. Foundations of parasitology, Wm. C. C. Brown, Co, Dubuque, Iowa. 659 pp.

Schreyer, M., W. Trutschnig., R. R. Junker., J. Kuppler., A. Bathke., J. H. Parkinson & R. Kutil. 2018. Package 'dynRB'. <https://cran.r-project.org/web/packages/dynRB/index.html>.

Shenbrot, G., B. Krasnov & L. Lu. 2007. Geographical range size and host specificity in ectoparasites: a case study with *Amphipsylla* fleas and rodent hosts. *Journal of Biogeography*, 34:10. 1679-1690.

Silverman, J., & M. K. Rust. 1983. Some abiotic factors affecting the survival of the cat flea, *Ctenocephalides felis* (Siphonaptera: Pulicidae). *Environmental Entomology*. 12:2. 490-495.

Soberón, J., L. Osorio-Olvera. & T. Peterson. 2017. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista mexicana de biodiversidad*. 88:2. 437-441.

Sportono, A. E., R. E. Palma & J. P. Valladares. 2000. Biología de roedores reservorios de hantavirus en Chile. *Revista chilena de infectología*. 17:3. 197-210.

Truman, M. 2022. The widespread distribution and niche breadth of *Rhadinopsylla* fleas: via dispersal routes of small rodents. *Eukaryon*. 18. 66-68.

Van der Mescht, L., S. Matthee & C. A. Matthee. 2015. Comparative phylogeography between two generalist flea species reveal a complex interaction between parasite life history and host vicariance: Parasite-host association matters. *BMC Evolutionary Biology*. 15: 1-15

Van der Mescht, L., P. C. Le Roux., C. A. Matthee., M. J. Raath & S. Matthee. 2016. The influence of life history characteristics on flea (Siphonaptera) species distribution models. *Parasites & vectors*. 9:1. 1-10.

R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [<http://www.R-project.org>] Revisado: 10 Julio 2022.

Richner, H. 1998. Host-parasite interactions and life-history evolution. *Zoology*. 101: 333-344.

Timms, R., & A. F. Read. 1999. What makes a specialist special? Trends in Ecology & Evolution. 14: 333-334.

Title, P. O. & J. B. Bemmels. 2018. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. Ecography. 41. 291-307.

Warren, D.L., R. E. Glor & M. Turelli. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. 62: 2868-2883.

Warren, D & D. Russell. 2020. ENMTools: Analysis of Niche Evolution using Niche and Distribution Models. R package version 1.0.1. [<https://CRAN.R-project.org/package=ENMTools>] Revisado: 22 Julio 2022.



ANEXOS

Anexo 1. Tabla S9. Sobreposición de las especies de pulgas con las especies de micromamíferos. En vertical se encuentran las especies de pulgas (V1, Figura 2), mientras que en horizontal están las especies de micromamíferos (V2, Figura 2).

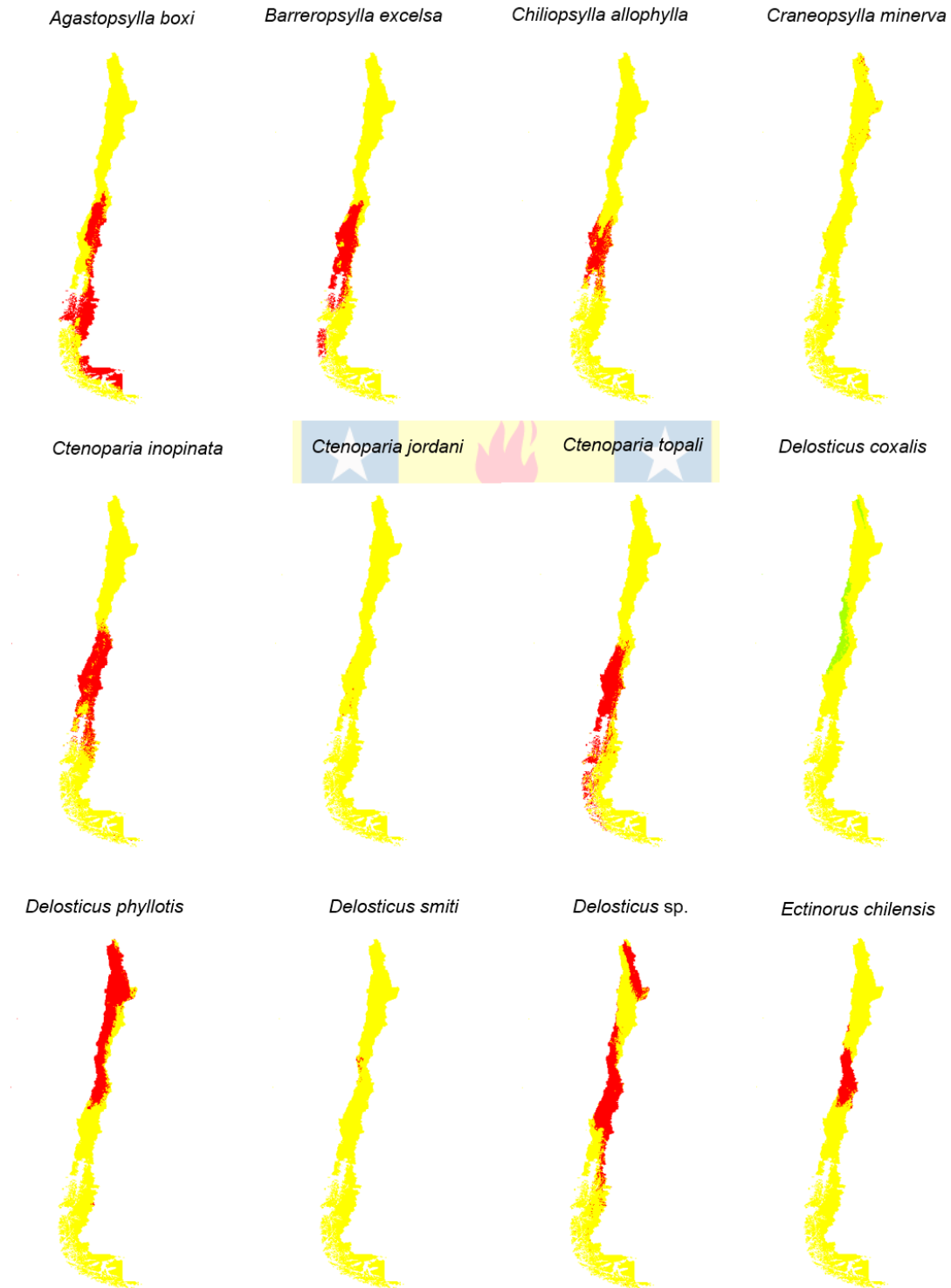
Especies de pulgas (V1)	Especies de micromamíferos (V2)														
	<i>Abrocoma bennettii</i>	<i>Abrothrix hirta</i>	<i>Abrothrix lanosus</i>	<i>Abrothrix longipilis</i>	<i>Abrothrix olivacea</i>	<i>Loxodontomys micropus</i>	<i>Octodon bridgesi</i>	<i>Octodon degus</i>	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i>	<i>Phyllotis darwini</i>	<i>Phyllotis limatus</i>	<i>Phyllotis xanthopygus</i>	<i>Rattus norvegicus</i>	<i>Rattus rattus</i>	<i>Thylamys elegans</i>
<i>Agastopsylla boxi</i>	0.3530	0.1127	0.71	0.1734	0.2970	0.01	0	0.1148	0.3130	0.2279	0	0	0	0.0841	0.2481
<i>Barreroopsylla excelsa</i>	0	0.0333	0	0.0074	0.0057	0	0	0	0.0138	0.0028	0	0	0	0.0050	0.0015
<i>Chiliopsylla allophylla</i>	0	0.2346	0	0.0282	0.0275	0	0.0639	0	0.0413	0.0165	0	0	0.49	0.0317	0.0013
<i>Craneopsylla minerva</i>	0.4227	0.0463	0	0.1309	0.1397	0	0	0.1282	0.2484	0.2240	0	0.55	0	0.0619	0.2890
<i>Ctenoparia inopinata</i>	0.0073	0.6327	0.23	0.0702	0.0773	0.23	0.4095	0.0105	0.1038	0.0597	0	0	0.99	0.0694	0.0391
<i>Ctenoparia jordani</i>	0	0.0450	0	0.0040	0.0049	0	0	0	0.0108	0.0013	0	0	0	0.0053	0
<i>Ctenoparia topali</i>	0.0108	0.1365	0.55	0.0332	0.0612	0.01	0	0.0056	0.1089	0.0247	0	0	0.27	0.0320	0.0271
<i>Delostichus coxalis</i>	0.0658	5.95E-05	0	0.0033	0.0028	0	0	0.1286	0.0097	0.0093	0	0	0	0.0024	0.0247
<i>Delostichus</i>	0.2377	0.0086	0	0.0380	0.0467	0.03	0	0.2128	0.1391	0.0774	0	0	0	0.0425	0.1933

<i>phyllo-</i>															
<i>s</i>															
<i>Delosti-</i>	2.67E-	0	0	3.29E-	2.96E-	0	0	0.0001	1.55E-	1.01E-	0	0	0	4.58E-	5.17E-
<i>chus</i>	05			06	06				05	05				06	05
<i>smiti</i>															
<i>Delosti-</i>	0.3824	0.0834	0	0.1747	0.1195	0	0.0404	0.8459	0.1635	0.2076	0	0	0	0.0940	0.2215
<i>chus</i>															
<i>sp.</i>															
<i>Ectinor-</i>	0.5914	0.0349	0	0.1248	0.1526	0	0.3343	0.6724	0.2495	0.2497	0	0	0.29	0.1236	0.4537
<i>us</i>															
<i>chilens-</i>															
<i>is</i>															
<i>Ectinor-</i>	0.7808	0.0654	0	0.2206	0.3227	0	0	0.7029	0.4586	0.4005	0	0	0	0.2111	0.5711
<i>us</i>															
<i>cocoyti</i>															
<i>Ectinor-</i>	0	3.22E-	0	5.73E-	2.63E-	0	0.0003	0	5.39E-	2.05E-	0	0	0	8.96E-	0
<i>us</i>		05		05	05				05	05				05	
<i>gallard-</i>															
<i>oi</i>															
<i>Ectinor-</i>	0	0.0103	0	0.0031	0.0010	0	0	0	0.0014	0.0005	0	0	0	0.0038	0
<i>us</i>															
<i>martini</i>															
<i>Ectinor-</i>	0	2.98E-	0	1.88E-	1.37E-	0	0.0094	0	4.93E-	1.16E-	0	0	0	3.42E-	0
<i>us</i>		06		05	05				05	05				05	
<i>monda-</i>															
<i>cai</i>															
<i>Ectinor-</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.44E-	0
<i>us</i>														10	
<i>nomisi-</i>															
<i>s</i>															
<i>Ectinor-</i>	0	0.0340	0	0.0033	0.0068	0	0	0	0.0076	0.0014	0	0	0	0.0042	0.0007
<i>us</i>															
<i>onychi-</i>															
<i>us</i>															
<i>Ectinor-</i>	0.5150	0.0163	0	0.0885	0.0581	0	0	0.6378	0.0784	0.1811	0	0	0	0.0276	0.1497
<i>us sp.</i>															
<i>Hectop-</i>	0.0292	0.0028	0	0.0231	0.0325	0	0	0.0646	0.0446	0.0535	0.01	0.61	0	0.0341	0.1144
<i>sylla-</i>															
<i>cypha-</i>															
<i>Leptop-</i>	0.4198	0.0582	0	0.1078	0.1385	0.27	0.7042	0.4545	0.2994	0.1626	0.01	0	0.35	0.1795	0.3385
<i>sylla-</i>															
<i>segnis</i>															
<i>Listron-</i>	0	0.0058	0	0.0021	0.0053	0.01	0	2.83E-	0.0049	0.0026	0	0	0	0.0017	0.0012
<i>ius</i>								05							
<i>fortis</i>															

<i>Neotyp hlocera s spp.</i>	0.7266	0.3295	0.11	0.5429	0.6091	0.39	0.8066	0.7006	0.6806	0.6536	0.05	0.09	0.85	0.4408	0.7703
<i>Nonna psylla rothsc hildi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.44E- 10	0
<i>Nosop syllus fasciat us</i>	0.1915	0.2323	0.01	0.1158	0.2807	0.19	0.8745	0.3684	0.3983	0.2286	0	0	0.93	0.3207	0.2683
<i>Plocop sylla crypta</i>	0.0004	3.12E- 05	0	0.0003	0.0017	0	0	0.0018	0.0036	0.0012	0	0	0	0.0029	0.0085
<i>Plocop sylla diana</i>	0	0.0979	0	0.0059	0.0044	0	0	0	0.0071	0.0012	0	0	0	0.0124	0
<i>Plocop sylla inti</i>	0	0.0980	0	0.1977	0.1113	0	0	0.0274	0.1339	0.1193	0	0	0	0.0926	0.1197
<i>Plocop sylla lewisi</i>	0.0025	0.0024	0	0.0091	0.0112	0.01	0	0.0020	0.0082	0.0258	0	0	0	0.0030	0.0060
<i>Plocop sylla reigi</i>	0.3789	0.0793	0	0.1476	0.1869	0.01	0	0.3485	0.2491	0.2053	0	0	0	0.1478	0.1949
<i>Plocop sylla sp.</i>	0	0.0394	0	0.0744	0.0418	0	0	0.0096	0.0534	0.0598	0	0	0	0.0259	0.0437
<i>Plocop sylla wolffso hni</i>	0.3825	0.1292	0	0.2333	0.2496	0.15	0.8649	0.4092	0.4047	0.3127	0	0	0.99	0.1543	0.4730
<i>Polyge nis plateni s</i>	0	0.0003	0	0.0027	0.0042	0	0	0.0150	0.0039	0.0052	0.71	0	0	0.0075	0.0063
<i>Pulex irritans</i>	0.1572	0.3980	0.15	0.1539	0.2712	0.09	0.9100	0.3098	0.4094	0.2066	0	0	0.87	0.3778	0.2684
<i>Rhopal opsylli dae</i>	0.0022	0.0332	0	0.1365	0.0420	0	0	0.0067	0.0555	0.0619	0	0	0	0.0269	0.0379
<i>Sphinc topsyll a ares</i>	0.1728	0.6215	0.39	0.2319	0.2987	0.63	0.7636	0.1993	0.4803	0.2532	0	0	0.99	0.2045	0.2523

<i>Sphinctopsylla inca</i>	0	0.0593	0	0.1370	0.0523	0	0	0.0197	0.0953	0.0717	0	0	0	0.0495	0.0693
<i>Tetrapsyllus amplus</i>	0.2968	0.5771	0.07	0.3286	0.3999	0.19	0.8533	0.4174	0.5608	0.3911	0	0	0.77	0.3905	0.4347
<i>Tetrapsyllus bleptus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6.12E-11	0
<i>Tetrapsyllus corfidii</i>	0.3527	0.0191	0	0.0685	0.0930	0	0	0.7728	0.1626	0.1506	0	0	0	0.1050	0.4486
<i>Tetrapsyllus maulinus</i>	0	0.0314	0	0.0153	0.0180	0.33	0	0	0.0178	0.0120	0	0	0	0.0199	0.0051
<i>Tetrapsyllus rhombus</i>	0.0611	0.5653	0.43	0.1555	0.2134	0.63	0.7541	0.0569	0.3243	0.1335	0	0	0.97	0.1255	0.1282
<i>Tetrapsyllus satyrus</i>	0	0.0032	0	0.0007	0.0002	0	0	0	0.0002	0.0001	0	0	0	0.0009	0
<i>Tetrapsyllus sp.</i>	0.4711	0.2516	0	0.5336	0.3490	0.17	0.6101	0.4714	0.4627	0.5887	0	0	0.47	0.2219	0.5045
<i>Tetrapsyllus tantillus</i>	0.7252	0.1764	0.05	0.3783	0.5484	0.35	0.6472	0.5606	0.5966	0.5668	0	0.33	0.71	0.2417	0.7491
<i>Tiamastus callens</i>	0	0.0024	0	0.0024	0.0022	0	0	0	0.0022	0.0017	0	0	0	0.0030	0.0001
<i>Tunga bonneti</i>	0.5456	0.0396	0	0.1460	0.2761	0	0	0.5439	0.3716	0.3122	0.57	0	0	0.1862	0.5295
<i>Xenopsylla cheopis</i>	0	5.20E-06	0	0.0003	0.0011	0	0	0.0021	0.0020	0.0006	0	0	0	0.0014	0.0159

Anexo 2. Figura S3. Mapas modelados del nicho de las especies de pulgas, en estos vemos representados geográficamente los nichos, a partir de los puntos de ocurrencia, donde las zonas de color rojo (y verde, en el caso de *Tetrapsyllus* sp.), representan idóneamente la extensión del hábitat de cada especie a lo largo de Chile.



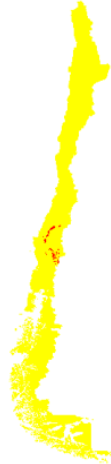
Ectinorus cocyti



Ectinorus gallardoii



Ectinorus martini



Ectinorus mondacai



Ectinorus nomisis



Ectinorus onychius



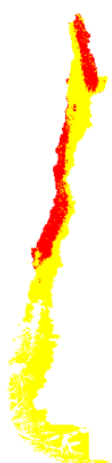
Ectinorus sp.



Hectopsylla cypha



Leptopsylla segnis



Listronius fortis



Neotyphloceras spp.



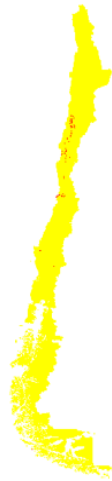
Nonnapsylla rothschildi



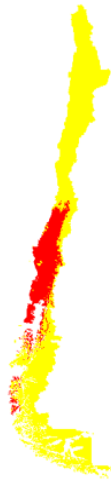
Nosopsyllus fasciatus



Plocopsylla crypta



Plocopsylla diana



Plocopsylla fuegina



Plocopsylla inti



Plocopsylla lewisi



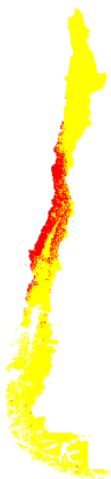
Plocopsylla reigi



Plocopsylla sp.



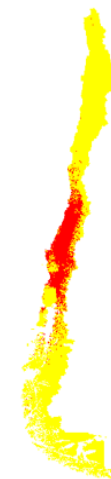
Plocopsylla wolffsohni



Polygenis platenis



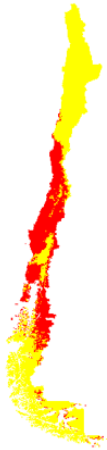
Pulex irritans



Rhopalopsyllidae



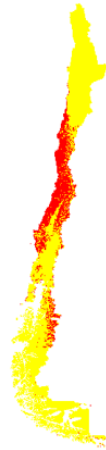
Sphinctopsylla ares



Sphinctopsylla inca



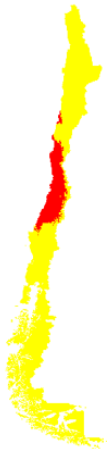
Tetrapsyllus amplus



Tetrapsyllus bleptus



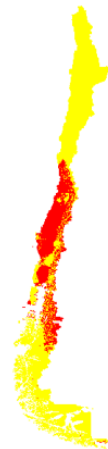
Tetrapsyllus corfidii



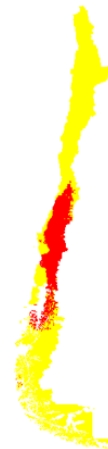
Tetrapsyllus maulinus



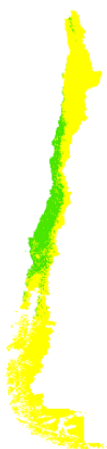
Tetrapsyllus rhombus



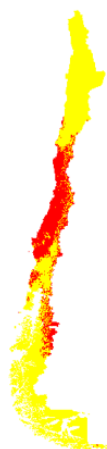
Tetrapsyllus satyrus



Tetrapsyllus sp.



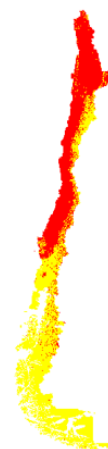
Tetrapsyllus tantillus



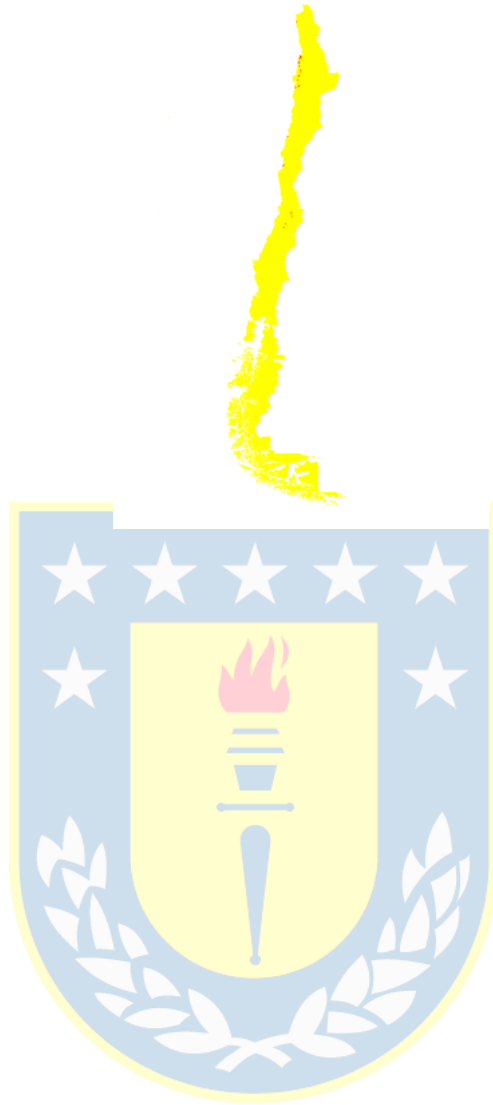
Tiamastus callens



Tunga bonneti

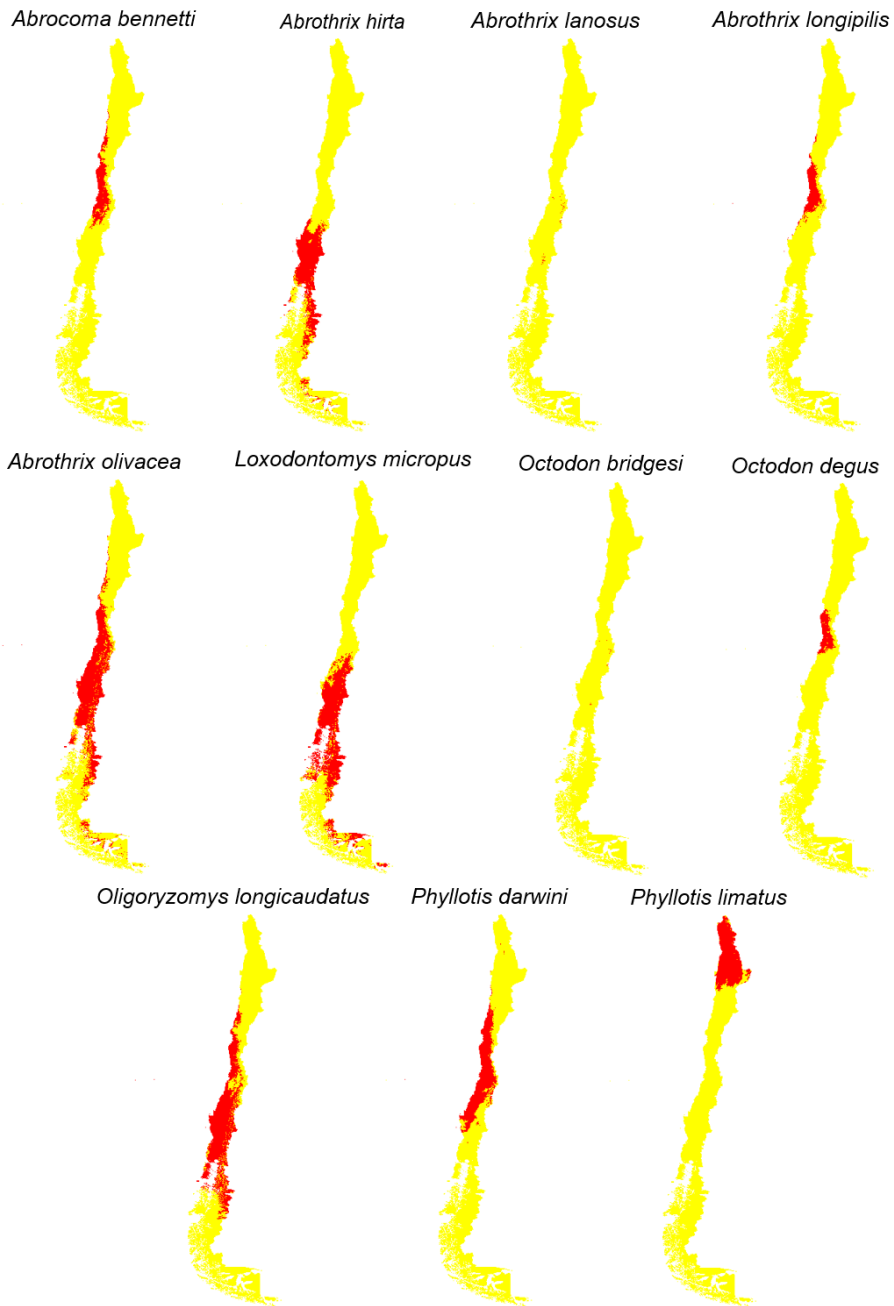


Xenopsylla cheopis



Anexo 3. Figura S4. Mapas modelados del nicho de las especies de micromamíferos, en estos vemos representados geográficamente los nichos, a partir de los puntos de ocurrencia, donde las zonas de color representan idóneamente la extensión del hábitat de cada especie a lo largo de Chile.

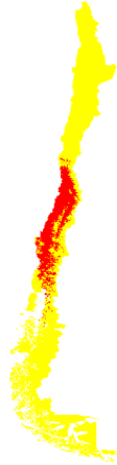
Nichos modelados de las especies de micromamíferos



Phyllotis xanthopygus



Rattus norvegicus



Rattus rattus



Reithrodon physodes



Thylamys elegans

