



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas -Programa de Magíster en Ciencias con
mención en Zoología



**Caracterizando patrones ecológicos en la estructura
parasitaria: Influencia ecorregional y hospedadora en un
modelo Phthiraptera-Aves del Norte de Chile**

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en
Zoología

LUCIO FABIÁN BELTRÁN SAAVEDRA
CONCEPCIÓN-CHILE
2015

Profesor Guía: Daniel González Acuña
Profesor Co-guía: Lucila Moreno Salas
Dpto. de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas
Universidad de Concepción

ÍNDICE

RESUMEN	3
ABSTRACT	4
1. INTRODUCCIÓN	5
1.1. GENERALIDADES	5
1.2. DISTRIBUCIÓN PARASITARIA EN HOSPEDADORES.....	6
1.3. DISTRIBUCIÓN PARASITARIA ESPACIAL	8
1.4. CLIMATOLOGÍA DEL NORTE DE CHILE	9
1.5. ECORREGIONES DEL NORTE DE CHILE	10
1.6. ESTUDIOS PREVIOS SOBRE PHTHIRAPTERA EN AVES DEL NORTE DE CHILE	11
1.7. JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO	12
1.8. HIPÓTESIS DE LA INVESTIGACIÓN	13
1.9. OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN	14
2. MATERIALES Y MÉTODOS	15
2.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	15
2.2. TRABAJO DE CAMPO	15
2.3. TRABAJO DE LABORATORIO	15
2.4. ANÁLISIS DE DATOS	15
3. RESULTADOS	19
3.1. DESCRIPCIÓN DE LA ABUNDANCIA PARASITARIA EN HOSPEDADORES AVIARES, SEGÚN TAXA PARASITARIOS	19
3.2. AMPLITUD DE NICHOS ECOLÓGICOS DE HOSPEDADORES AVIARES	20
3.3. DISTRIBUCIÓN PARASITARIA EN ORDENES Y ESPECIES DE HOSPEDADORES AVIARES.....	20
3.4. ABUNDANCIA PARASITARIA EN ECORREGIONES DEL NORTE DE CHILE.....	21
4. DISCUSIÓN	23
4.1. CARACTERÍSTICAS DE LA ABUNDANCIA PARASITARIA EN HOSPEDADORES AVIARES	23
4.2. PATRÓN DE AMPLITUD DE NICHOS ECOLÓGICOS DE PHTHIRAPTERA DE AVES	24
4.3. PATRÓN DE GREGARISMO PARASITARIO EN PHTHIRAPTERA DE AVES	25
4.4. CARACTERÍSTICAS DE LA ABUNDANCIA PARASITARIA EN ECORREGIONES DEL NORTE DE CHILE	25
5. CONCLUSIONES	28
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29
TABLA 1.1. ECORREGIONES DEL NORTE DE CHILE.	37
TABLA 1.2. ESPECIES DE PIOJOS Y HOSPEDADORES AVIARES REGISTRADOS ANTERIORMENTE EN EL NORTE DE CHILE.	39
TABLA 2.1. LOCALIDADES Y MESES DE CAPTURAS DE AVES EN EL NORTE DE CHILE, DURANTE 2010 A 2012.	40

TABLA 3.1. ESPECIES AVIARES CAPTURADAS Y EVALUADAS EN ESTE ESTUDIO, Y SUS LOCALIDADES DE CAPTURA EN EL NORTE DE CHILE.	41
TABLA 3.2. PARÁMETROS DE ESTIMACIÓN POBLACIONAL PARASITARIA EN HOSPEDADORES AVIARES, NORTE DE CHILE.	43
TABLA 3.3. COMPARACIÓN DE TASAS DE PREVALENCIAS, Y DE RANGOS DE INTENSIDADES Y ABUNDANCIAS PARASITARIAS DE SUBÓRDENES, GÉNEROS Y ESPECIES DE PIOJOS, SEGÚN HOSPEDADORES AVIARES.	45
TABLA 3.4. AMPLITUD DE NICHOS ECOLÓGICOS DE COLUMBIFORMES CON PIOJOS ISCHNOCERA DE ESTE ESTUDIO Y SEGÚN OTROS AUTORES. ÍNDICES DE ESPECIFICIDAD PARASITARIA TAXONÓMICA (STD) Y SU VARIANZA (VAR STD). SE DETALLAN LOS PAÍSES PREVIAMENTE REPORTADOS.	46
TABLA 3.5. AMPLITUD DE NICHOS ECOLÓGICOS DE PASSERIFORMES CON PHTHIRAPTERA DE ESTE ESTUDIO Y SEGÚN OTROS AUTORES. ÍNDICES DE ESPECIFICIDAD PARASITARIA TAXONÓMICA (STD) Y SU VARIANZA (VAR STD). SE DETALLAN LOS PAÍSES PREVIAMENTE REPORTADOS.	47
TABLA 3.6. DISTRIBUCIÓN DE PIOJOS AMBLYCERA E ISCHNOCERA EN AVES DEL NORTE DE CHILE.	49
TABLA 3.7. PARÁMETROS DE ESTIMACIÓN POBLACIONAL PARASITARIA EN ÓRDENES AVIARES, SEGÚN ECORREGIONES DEL NORTE DE CHILE.	51
TABLA 3.8. COMPARACIÓN DE TASAS DE PREVALENCIAS, Y DE RANGOS DE ABUNDANCIAS MEDIAS PARASITARIAS DE SUBÓRDENES Y GÉNEROS DE PIOJOS, SEGÚN ECORREGIONES DEL NORTE DE CHILE.	55
FIGURA 2.1. ECORREGIONES Y LOCALIZACIONES DE CAPTURA DE HOSPEDADORES AVIARES Y DE PIOJOS EN EL NORTE DE CHILE, Y SU SITUACIÓN GEOGRÁFICA EN AMÉRICA DEL SUR.	56
FIGURA 2.2. REGRESIONES LINEALES, EMPLEANDO LOGARITMOS NATURALES CON CORRELACIÓN NO PARAMÉTRICA DE SPEARMAN BASADA EN RANGOS, ENTRE A) TODOS LOS HOSPEDADORES CAPTURADOS Y LAS AVES CON PIOJOS (PREVALENCIA PARASITARIA); Y B) TODOS LOS HOSPEDADORES CAPTURADOS Y EL TOTAL DE PIOJOS (ABUNDANCIA MEDIA PARASITARIA).	57
FIGURA 3.1. NIVELES DE GREGARISMO DE PHTHIRAPTERA EN AVES, MEDIANTE EL ÍNDICE DE DISCREPANCIA, SEGÚN A) ÓRDENES DE HOSPEDADORES VS SUBÓRDENES (AMBLYCERA E ISCHNOCERA) Y GÉNEROS PARASITARIOS, Y B) ESPECIES DE HOSPEDADORES VS ESPECIES PARASITARIAS.	58
FIGURA 3.2. REGRESIONES LINEALES CON DISTRIBUCIÓN DE POISSON EMPLEANDO LA PRUEBA DE SOBREDISPERSIÓN, DE LA PREVALENCIA (%) DE: A) CINCO ESPECIES DE PIOJOS AMBLYCERA CON SUS RESPECTIVOS NIVELES DE GREGARISMO; Y B) 10 ESPECIES DE PIOJOS ISCHNOCERA CON SUS RESPECTIVOS NIVELES DE GREGARISMO. C) PRUEBA DE WILCOXON ENTRE LOS GREGARISMOS DE AMBLYCERA E ISCHNOCERA.	59
ANEXO 1. CLASIFICACIÓN FILOGENÉTICA DE AVES, SEÑALANDO SU PRESENCIA EN EL NORTE DE CHILE	60
ANEXO 2. ESPECIES DE HOSPEDADORES CAPTURADOS EN EL NORTE DE CHILE, Y LAS PROPORCIONES (PRESENCIA [%] E INTENSIDAD MEDIA) DE PIOJOS REGISTRADAS EN LOS MISMOS	61

Caracterizando patrones ecológicos en la estructura parasitaria: Influencia ecorregional y hospedadora en un modelo Phthiraptera-Aves del Norte de Chile

RESUMEN

De acuerdo a las características de distribución espacialmente fragmentada de los parásitos en sus hospedadores, se ha observado algunos patrones recurrentes: (i) la amplitud de nicho de un parásito, en términos de especificidad hospedadora, refleja su posición exacta y su papel en la biósfera, y determina la probabilidad que tenga éxito en invadir un nuevo hábitat o adaptarse a nuevos hospedadores; (ii) el gregarismo responde a una situación donde un pequeño número de hospedadores concentra la mayoría de los parásitos, y los niveles intermedios del gregarismo parasitario pueden haber sido favorecidos por la selección natural; y (iii) la distribución parasitaria espacial puede estar influenciada por interacciones de los parásitos con condiciones ambientales, donde los hospedadores representan “parches” favorables para el crecimiento y reproducción, así también las regiones húmedas presentan mayores prevalencias y abundancias parasitarias, que las regiones áridas, incluso a través de la distribución geográfica de sus hospedadores. Los parásitos son modelos muy convenientes para el estudio de los patrones de la estabilidad y variabilidad de los parámetros ecológicos de una especie. El objetivo principal de este estudio fue el de evaluar si los niveles del parasitismo de piojos en sus hospedadores aviares y en un área geográfica, son congruentes: (i) al patrón de amplitud de nicho ecológico de esta taxa parasitaria particular; (ii) al patrón universal de gregarismo parasitario; y (iii) a una especificidad parasitaria espacial, para caracterizar aspectos de la estructura de la abundancia y distribución parasitaria de un modelo Phthiraptera-aves en el norte de Chile. Este estudio fue realizado entre los años 2010 a 2012, realizándose recolecciones en 14 localidades, distribuidas en seis ecorregiones, dentro el territorio norte de Chile. Fueron evaluadas 923 aves, incluidas en tres órdenes (Apodiformes-Caprimulgiformes, Columbiformes y Passeriformes), caracterizándose en este estudio los siguientes patrones ecológicos: (i) particulares a la taxa parasitaria en esta geografía: Moderada a baja especificidad de nicho ecológico de Amblycera, y alta especificidad de nicho ecológico de Ischnocera; (ii) universales: Distribución gregaria de Amblycera e Ischnocera, y la mayor dispersión parasitaria, produce un menor gregarismo en Amblycera e Ischnocera; y (iii) particulares a la geografía: Especificidad ecorregional y variabilidad en la abundancia parasitaria de Ischnocera.

Palabras claves: Amblycera, Aves, Chile, Especificidad geográfica, Especificidad hospedadora, Gregarismo, Ischnocera.

Characterizing ecological patterns in parasite structure: ecoregional and host influence, in a model Phthiraptera-Aves from North of Chile

ABSTRACT

According to the characteristics of spatially fragmented distribution of parasites in their hosts has been observed some recurring patterns: (i) the niche amplitude of a parasite, in terms of host specificity reflects its exact position and role in the biosphere, and determines the probability to success to invade a new habitat or adapt to new hosts; (ii) the aggregation responds to a situation where a small number of hosts concentrate most parasites, and intermediate levels of parasitic aggregated may have been favored by natural selection; and (iii) the parasitic spatial distribution can be influenced by interactions of parasites with environmental conditions where hosts represent favorable "patches" for the growth and reproduction, in this way humid regions have higher parasite prevalence and abundance, than arid regions, even across the geographical distribution of their hosts. Parasites are very convenient models for the study of patterns of stability and variability of ecological parameters of a species. The main objective of this study was to assess whether levels of parasitism of lice in their avian hosts and geographic area, are congruent: (i) to the pattern of ecological niche breadth of this particular parasite taxa; (ii) to the universal pattern of parasitic aggregated; and (iii) to a parasitic spatial specificity to characterize aspects of the structure of the abundance and distribution parasitic of the a Phthiraptera-birds model in northern Chile. This study was conducted between 2010-2012, performing collections in 14 localities in six ecoregions within the territory of northern Chile. They were evaluated 923 birds, including three orders (Apodiformes-Caprimulgiformes, Columbiformes, and Passeriformes), characterized in this study the existence of ecological patterns: (i) particular to parasitic taxa in this geography: moderate to low specificity of ecological niche of Amblycera lice, and high specificity of ecological niche of Ischnocera lice; (ii) universals: Amblycera and Ischnocera aggregated distribution, and most parasitic dispersion produces less aggregation in Amblycera and Ischnocera); and (iii) to this particular geography: ecoregional specificity of Phthiraptera, and variability in parasite abundance of Ischnocera.

Key words: Aggregation, Amblycera, Aves, Chile, geographical specificity, host specificity, Ischnocera.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Generalidades

El potencial para predecir y entender el funcionamiento de los sistemas ecológicos reside en la capacidad de dilucidar los mecanismos que subyacen a los patrones ecológicos observables (García 2008), aportando al desarrollo y la maduración de la teoría ecológica, lo que representa un paso importante en la comprensión de la naturaleza (Poulin 2007). Desde una perspectiva ecológica espacial, estos patrones pueden ser: (i) dependientes de una escala espacial particular, cuando se expresan exclusivamente en una dimensión concreta de un gradiente potencial de escalas analizables; o (ii) independientes, cuando mantienen su magnitud o signos a lo largo de más de una escala espacial o sobre un gradiente de escalas (García 2008). Este segundo caso corresponde a las verdaderas leyes generales, porque se aplican más o menos universalmente bajo casi cualquier circunstancia, ya que implican procesos universales que deben generar los mismos patrones repetidamente, sin limitarse a determinados taxones o hábitats específicos (Poulin 2007).

De acuerdo a las características de distribución espacialmente fragmentada de los parásitos en sus hospedadores, numerosos estudios han permitido observar algunos patrones recurrentes e inferir posibles leyes universales, como el gregarismo que a su vez han generado estudios sobre las causas de la heterogeneidad en los niveles de infestación entre los hospedadores, los cuales parecen estar restringidos a un intervalo relativamente estrecho y predecible; por lo tanto antes que se estudie una población de parásitos por primera vez, puede hacerse una predicción que estos se agregarán, y de acuerdo al nivel de abundancia media parasitaria que se obtenga, puede predecirse con cierta confianza el nivel exacto del gregarismo. Por otra parte, la prevalencia parasitaria generalmente tiene una correlación positiva con la abundancia media de parásitos en sus hospedadores, observándose esto en diferentes taxa parasitarios. Así también aquellos parásitos con mayor prevalencia local tienden a ocurrir en un mayor número de localidades dentro de una región geográfica (Barker et al. 1996, Morand & Guégan 2000, Cone et al. 2006, Poulin 2007).

También se ha observado otros posibles patrones en un limitado número de estudios realizados en macroparásitos, y casi en su totalidad en el hemisferio norte, como la especificidad hospedadora, donde los hospedadores principales presentan mayores niveles de abundancia parasitaria, disminuyendo estos niveles en hospedadores secundarios (Poulin & Mouillot 2003, Krasnov et al. 2004, Poulin 2005, Hinojosa-Sáez et al. 2009). Poulin & Mouillot (2003), indican que los diferentes hospedadores explotados por un parásito, difieren en dos niveles importantes: (i) Desde la perspectiva ecológica, algunos hospedadores presentan mayores prevalencias y abundancias parasitarias que otros; (ii) desde la perspectiva evolutiva, algunas de las especies hospedadoras explotadas por un parásito, están más relacionadas filogenéticamente, que especies hospedadoras distantes.

La búsqueda de patrones ecológicos parasitarios puede ser afectada por el esfuerzo de captura de hospedadores, dado que un bajo número de hospedadores disminuirá la posibilidad de encontrar los pocos hospedadores que concentran los mayores números de parásitos (Poulin 2013), y también puede ocasionar una aparente estrecha amplitud de nicho (Poulin 1992). Las identificaciones taxonómicas equivocadas, así como las especies crípticas de parásitos y de hospedadores, pueden generar falsos nichos ecológicos estrechos, y afectar los niveles del parasitismo. Por otro lado, también puede presentarse un sesgo (error sistemático) en el diseño de estudios en fauna silvestre mediante capturas (muestreos no probabilísticos), dado que existe la posibilidad de capturar solamente animales activos, los que pueden conformar un subgrupo de la población hospedadora (Beldomenico 2008), por lo mismo son necesarios realizar estudios sistemáticos con el fin de evaluar patrones macroecológicos parasitarios.

1.2. Distribución parasitaria en hospedadores

a. Amplitud de nicho ecológico

El concepto moderno del nicho fue propuesto por Hutchinson en 1957 para abordar las formas en que las tolerancias y requisitos interactúan para definir las condiciones y recursos que necesita una especie con el fin de practicar su forma de vida. En otras palabras, una especie puede ocurrir y persistir en una zona que se caracteriza por tener condiciones dentro de ciertos límites favorables y que contiene todos los recursos necesarios. Para esto la especie debe ser capaz de poder llegar al lugar, y persistir a la competencia y depredación de otras especies (Begon et al. 2006). Lo que también se aplica a las especies de parásitos, dado que sus hospedadores y el microhábitat ocupado, son considerados su nicho ecológico (Combes 2001).

La amplitud de nicho es el número de categorías de recursos utilizados por una población o especie, ponderándose por la frecuencia de uso de cada categoría (Jaksic, 2001), y la amplitud del nicho de un parásito, en términos de la especificidad de hospedadores, se define tradicionalmente como el número de especies de hospedadores explotados por una especie parasitaria dada. Una especie parasitaria que utiliza una especie hospedadora única se considera que tiene un nicho estrecho, mientras que si explota múltiples especies de hospedadores se considera que tiene un amplio nicho ecológico (Krasnov & Poulin 2010). La especificidad hospedadora refleja mejor que cualquier otro parámetro la amplitud de su nicho ecológico y por tanto su posición exacta y su papel en la biósfera, y determina la probabilidad que un parásito tenga éxito en invadir un nuevo hábitat, o adaptarse a nuevos hospedadores a partir de su introducción a nuevas áreas geográficas (Poulin & Mouillot 2003). En este sentido, los piojos *Amblycera* son generalmente más móviles que los *Ischnocera* (Johnson & Clayton 2003), por lo mismo podrían existir diferencias en sus nichos ecológicos.

Desde una perspectiva ecológica, si una especie es parásita de más de un hospedador, pueden existir diferencias entre sus prevalencias, abundancias medias e intensidades

medias, lo cual sugiere diferencias en la explotación de sus hospedadores (Poulin & Mouillot 2003). En este sentido, el índice de especificidad desarrollado por Poulin & Mouillot (2003) enfatiza en determinar la distancia filogenética o taxonómica entre especies de hospedadores, pero ignora diferencias ecológicas. Mientras que el índice de especificidad posteriormente desarrollado por Poulin & Mouillot (2005), integra información ecológica (prevalencia) y filogenética sobre la especie hospedadora explotada por un parásito en particular. Sin embargo, la principal limitante de aplicación ecológica en este último índice es la carencia general de datos sobre prevalencias o abundancias medias para cada parásito en todos sus hospedadores, dentro y fuera de un área de estudio.

b. Distribución gregaria

Se reconocen tres patrones principales de distribución (aunque también forman parte de uno continuo), los cuales son: distribución azarosa, regular y gregaria (Begon et al. 2006). La mayoría de los organismos de vida libre tienen una distribución gregaria debido a la heterogeneidad de hábitats, con concentraciones de individuos en algunos "puntos calientes" y algunos otros individuos esparcidos por otros lugares (Combes 2001). La unidad de análisis de distribución de los parásitos no se define arbitrariamente, dado que naturalmente es el individuo hospedador (Combes 2001).

El gregarismo responde a una situación donde un pequeño número de hospedadores concentra la mayoría de los parásitos (Morand & Deter 2009). Esta distribución altamente gregaria (ó "sobredispersión") puede autolimitarse cuando sus consecuencias generan una "baja dispersión", o por mecanismos que limitan la extensión de la "sobredispersión". En otras palabras, cuando los parásitos son altamente gregarios se produce una regulación denso-dependiente que, dependiendo del caso, puede producir la muerte de los hospedadores más parasitados y consecuentemente la muerte de un gran número de parásitos (Combes 2001); o alternativamente, los niveles elevados de prevalencia, o una mayor dispersión de parásitos entre hospedadores disponibles, produce a su vez un menor gregarismo (Poulin 2013). Por lo tanto, los niveles intermedios del gregarismo parasitario pueden haber sido favorecidos por la selección natural, y podemos predecir con cierta confianza el nivel exacto del gregarismo esperado en base a la abundancia media observada (Poulin 2007). Las raras excepciones a este patrón universal, en general, apuntan a circunstancias inusuales (Poulin 2007). Debido a que los piojos *Amblycera* son generalmente más móviles que los *Ischnocera* (Johnson & Clayton 2003), podrían existir diferencias en sus dispersiones y en los grados de gregarismos que presentan.

Estudios previos en diferentes regiones del mundo, demostraron que las especies de piojos parásitos de aves, presentan poblaciones gregarias (Johnson & Clayton 2003 y referencias incluidas). Algunos estudios de piojos en aves, encontraron diferencias en el

grado de gregarismos por: (i) el tipo de transmisión de piojos en sus hospedadores, el cual fue mayor en transmisiones verticales, y menor en transmisiones horizontales; y (ii) el comportamiento de los hospedadores, dado que fue mayor en hospedadores territoriales y menor en los que conforman colonias (Lee & Clayton 1995, Rékási et al. 1997). Además de esto, el tamaño de la muestra hospedadora limita fuertemente el hallazgo de parásitos y sus cargas, es por esto que un tamaño de muestra grande es un factor que permite detectar gregarismos parasitarios (Shaw & Dobson 1995).

1.3. Distribución parasitaria espacial

Los límites de rangos geográficos de una especie pueden determinarse por: (i) barreras físicas produciendo su presencia o ausencia; (ii) por inter-relación con factores abióticos, siendo que estos últimos pueden influir en la tolerancia de cada especie para su presentación; y (iii) por interacciones específicas como es la competencia entre especies (Krasnov 2008).

Las condiciones ambientales son factores abióticos que influyen el funcionamiento de los organismos vivos, señalándose entre las más importantes: la temperatura, la humedad relativa, el pH, la salinidad y las concentraciones de polución (Begon et al. 2006). Si una zona se caracteriza por tener condiciones ambientales dentro de los límites aceptables para una determinada especie, y además contiene todos los recursos necesarios, entonces la especie puede potencialmente presentarse y persistir allí (Begon et al. 2006).

De forma similar, la vida parasitaria puede implicar una interacción con condiciones ambientales, las cuales tienen un papel fundamental en la regulación de las poblaciones (Tinsley 2006). Los parásitos se encuentran en una amplia diversidad de ambientes, en todas las regiones habitadas de la tierra, y también dentro de los ambientes creados por los organismos de vida libre que habitan esas regiones. Los hospedadores representan “parches” favorables para el crecimiento y reproducción de los parásitos, y los espacios entre estos “parches” pueden representar condiciones adversas (Tinsley 2006).

Los parásitos se encuentran restringidos a sub-áreas del rango geográfico de sus hospedadores por influencias ambientales (Bush et al. 2009). Por ejemplo, las especies de piojos pueden estar ausentes de parte del rango geográfico de sus hospedadores por reemplazo por otras especies congénicas, extinción en la región o debido a condiciones ambientales que podrían determinar la presencia-ausencia de especies (Johnson & Clayton 2003), sin embargo estas últimas evidencias son poco comprendidas, dificultando conocer si los patrones de especificidad geográfica son reales (Bush et al. 2009).

Entre las condiciones ambientales se encuentra el clima, que es determinado por procesos meteorológicos, los que pueden afectar de diferente forma a la distribución

geográfica, abundancia y ciclos biológicos de los parásitos, y en especial durante los estadios de vida libre (Tinsley 2006).

En relación a ectoparásitos terrestres con estadios de vida libre, por ejemplo, en especies de pulgas, anteriormente se ha podido observar que la temperatura ambiental y la humedad relativa influyen en su presencia, abundancia y rango de distribución geográfica (Krasnov 2008); En garrapatas duras del complejo *Amblyomma cajennense* (Fabricius, 1787) de América del sur, se observó que la temperatura ambiental influye en su rango de distribución, y en menor medida la humedad relativa (Estrada-Peña et al. 2004); y en ácaros parasitiformes se ha observado que la temperatura ambiental y la precipitación pluvial, influyen en su presencia en nidos de aves (Proctor & Owens 2000).

Aunque los piojos no tienen estadios de vida libre, dado que permanecen continuamente en sus hospedadores, también se ha observado que aves de regiones húmedas tienen mayor prevalencia y abundancia media de piojos Ischnocera que aquellas que habitan en regiones áridas, incluso a través de la distribución geográfica de los hospedadores (Moyer et al. 2002). La presencia-ausencia en el rango de distribución geográfica de ciertas especies de piojos Ischnocera, puede deberse a su adaptabilidad a la variabilidad de la humedad relativa en el área de distribución de sus hospedadores, como por ejemplo, en Charas californianas *Aphelocoma californica* (Vigors 1839, Passeriformes) de Estado Unidos de Norte América se observó que los piojos *Myrsidea* sp. (Amblycera) solo estaban presentes en áreas con humedad relativa ambiental baja (< 55%), los piojos *Brueelia deficiens* (Piaget 1885, Ischnocera) solamente en áreas con humedad relativa alta (\geq 55%), y los piojos *Philopterus crassipes* (Burmeister 1838, Ischnocera) estaban presentes en toda el área de distribución, sin ser limitados por los diferentes niveles de humedad relativa (Bush et al. 2009).

1.4. Climatología del norte de Chile

El clima del norte de Chile en general presenta diferencias latitudinales, dado que contiene una franja costera, una franja intermedia con desiertos, valles, bosquetes higrófilos (en Fray Jorge), y una franja cordillerana (Di Castri & Hajek 1976), produciendo diversas condiciones favorables y adversas para la presentación y persistencia de las especies.

El norte tiene características de aridez con estructuras térmicas de franjas latitudinales marcadas entre las latitudes 17,5°S y 26°S, donde la franja costera presenta temperaturas medias anuales de 13 a 18°C. En la franja intermedia, la Pampa del Tamarugal muestra un marcado gradiente zonal de temperatura entre los 14 y 16°C, en dirección sur la cuenca del Salar de Atacama (al sureste de Calama) se presenta como una zona muy isotermal, y posteriormente la zona de los valles intermedios presenta entre 10 y 13°C (Dirección Meteorológica de Chile 2001); La precipitaciones media anual mantienen un patrón de fuerte gradiente longitudinal, donde se presenta una marcada intensificación desde la zona litoral hasta la zona desértica central, dado que los

registros anuales apenas superan algunas décimas de milímetro (Dirección Meteorológica de Chile 2001); y la franja costera presenta una humedad relativa de 75% con vegetación semidesértica. La franja interior presenta aridez acentuada con escasa vegetación desértica y en el área de colindancia con la cordillera de los Andes esta tiene características semi-desérticas con humedad relativa de 64% (Di Castri & Hajek 1976, Dirección Meteorológica de Chile 2011, 2012, 2013).

A lo largo de la zona cordillerana se registran las temperaturas medias más bajas con 8 a 13°C (Dirección Meteorológica de Chile 2001); La precipitación media anual alcanza hasta los 90 mm. (Dirección Meteorológica de Chile 2001); y se caracteriza por tener vegetación de estepas y pajonales (Di Castri & Hajek 1976, Dirección Meteorológica de Chile 2011, 2012, 2013).

En la zona andina, el comportamiento térmico medio anual registra valores entre 9 y 11°C (Dirección Meteorológica de Chile 2001); y la influencia de la precipitación estival aportada por el “invierno boliviano” produce que los niveles sean superiores a los 100 milímetros (Dirección Meteorológica de Chile 2001).

En el sur del territorio norte, entre las latitudes 26°S y 32°S, las temperaturas son más homogéneas, donde la zona costera presenta valores de 13 y 15°C; En los valles intermedios se registran temperaturas entre 11 y 14°C y estos producen una distorsión de las anteriores estructuras térmicas (Dirección Meteorológica de Chile 2001); La precipitación media anual presenta un escaso aporte de lluvias en la costa y en el interior, denotando las características secas de la zona (Dirección Meteorológica de Chile 2001); y la costa y el interior presentan un gradiente de aridez de humedad relativa de 25% con vegetación semi-desértica (Di Castri & Hajek 1976, Dirección Meteorológica de Chile 2011, 2012, 2013).

En el extremo sur, el régimen pluviométrico presenta un gran cambio con respecto a aquellas zonas ubicadas más al norte del país, con valores anuales significativos como recurso hídrico, donde los sectores costero e intermedio presentan entre 60 y 240 mm., mientras que la zona cordillerana presenta registros superiores a los 300 milímetros (Dirección Meteorológica de Chile 2001); y además, presenta una humedad relativa anual de 84%, con neblina y vegetación de bosquetes higrófilos templados (Di Castri & Hajek 1976, Dirección Meteorológica de Chile 2011, 2012, 2013).

1.5. Ecorregiones del norte de Chile

Una ecorregión es definida como un área relativamente grande y ambientalmente homogénea terrestre o acuática, diagnosticada por un grupo de comunidades naturales que contienen un conjunto geográficamente distinto de especies y comparten una dinámica ecológica; que comparten condiciones ambientales similares; y que interactúan ecológicamente de forma crítica para su persistencia a largo plazo (Morrone & Escalante 2009 y referencias incluida).

Di Castri (1968), empleando criterios ecológicos, diferenció 15 ecorregiones en Chile. Posteriormente, di Castri & Hajek (1976) incluyeron un análisis climatológico enfocado a caracterizar condiciones ambientales que permitirían la existencia y persistencia de los organismos vivos en cada una de estas ecorregiones. Más tarde Hajek (1991), integró nueva información a las anteriores descripciones de las ecorregiones de Chile.

El norte de Chile incluye seis ecorregiones de acuerdo a di Castri (1968), di Castri & Hajek (1976) y Hajek (1991), las cuales se presentan en la Tabla 1.1.

1.6. Estudios previos sobre Phthiraptera en Aves del norte de Chile

En el mundo se han registrado aproximadamente 4464 especies de piojos masticadores, de los cuales 3910 especies parasitan aves (Price et al. 2003). La mayoría de los piojos presentes en Chile, también fueron descritos en Argentina, en hospedadores comunes, y por lo mismo, los casos de endemismo se presentan en piojos que parasitan especies endémicas de aves y mamíferos (González-Acuña 2008). En 102 aves silvestres y cinco aves domésticas de Chile, anteriormente fueron registradas 167 especies (y otras 12 no identificadas) de Phthiraptera, de los subordenes Amblycera e Ischnocera (Cicchino 1986, Cicchino & Castro 1996, Cicchino & Castro 1998 [revisión], Clayton & Price 1999, Price et al. 1999, Price et al. 2003 [revisión], González et al. 2005, San Martín-Órdenes et al. 2005, González-Acuña et al. 2006a, 2006b, 2006c, Ortiz 2006, Cicchino & González-Acuña 2008, González-Acuña et al. 2003a, 2003b, González et al. 2004a, 2004b, González-Acuña et al. 2008a, 2008b, Reyes 2008, Cicchino & González-Acuña 2009a, 2009b, 2009c, González-Acuña et al. 2009 [revisión], Hinojosa-Sáez et al. 2009, Mey 2004, Arriagada et al. 2010, González-Acuña et al. 2010, González-Acuña et al. 2011a, 2011b, Cicchino & González-Acuña 2012, Soto et al. 2013, Cicchino et al. 2014, González-Acuña et al. 2014).

En el norte de Chile existen seis estudios de carácter taxonómico relacionados a piojos de aves. En la Tabla 1.1. se observa las especies de piojos, sus hospedadores aviares, localidades y referencias.

1.7. Justificación del estudio

Los modelos de estudio, son esquemas teóricos de un sistema o realidad compleja, que son elaborados para facilitar su comprensión (Morrone & Escalante 2009). En este sentido, los parásitos son una taxa muy conveniente para el estudio de los patrones de la estabilidad y la variabilidad de los parámetros ecológicos, al menos por dos razones: en primer lugar, es relativamente fácil obtener muestras replicadas de parásitos (por ejemplo, individuos hospedadores, poblaciones de hospedadores, o especies de hospedadores), haciendo posible examinar la variación de parámetros ecológicos en el espacio; y en segundo lugar, el nicho ecológico de un parásito es a menudo más fácil de definir que el de un organismo de vida libre debido a que el hábitat de un parásito y su alimento están representados por su hospedador (Krasnov & Poulin 2010).

Los piojos (Phthiraptera: Amblycera e Ischnocera) de aves son ectoparásitos permanentes que desarrollan su ciclo de vida completo sobre el hospedador. Su transmisión es altamente dependiente de un contacto directo entre hospedadores (Rózsa 1997), donde los piojos Amblycera son generalmente más móviles que los Ischnocera (Johnson & Clayton 2003).

Las aves poseen plumas que recubren y aíslan sus cuerpos, permitiéndoles regular la temperatura corporal y facilitar el vuelo. A pesar de su capacidad para volar, siguen las reglas de distribución de los animales, dado que cada especie se halla en un área geográfica determinada y en un ambiente particular. Algunas aves son residentes, pero muchas especies migran de una región a otra con los cambios de estación, ya sea latitudinalmente o altitudinalmente.

El norte de Chile, incluye aproximadamente el 67,86 a 66,73 % (n= 321 a 335) de especies aviares registradas en todo el territorio nacional (n= 473 a 502), y también forma parte de la distribución de cinco de ocho Aves endémicas y de tres de siete Aves cuasi-endémicas (Martínez & González 2003, Jaramillo 2011). Presenta condiciones bioclimáticas relativamente cambiantes longitudinalmente; contiene seis de las 15 ecorregiones definidas para Chile (di Castri 1968, di Castri & Hajek 1976, Hajek 1991). Por lo tanto, el sistema de piojos-aves, a un nivel de distribución hospedadora y distribución geográfica, representan un modelo para derivar patrones ecológicos, que son el primer paso en la búsqueda de procesos que los generan, para aportar a establecer patrones en este escenario, según: (i) una taxa parasitaria particular; (ii) una distribución parasitaria universal; y (iii) una escala espacial particular.

1.8. Hipótesis de la investigación

Hipótesis 1

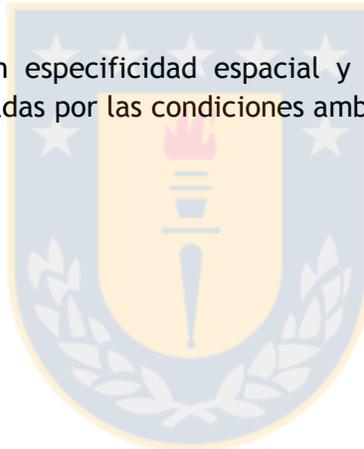
Los piojos *Amblycera* se caracterizan por presentar una moderada a baja especificidad de nicho ecológico, debido a que al ser más móviles que los piojos *Ischnocera*, tienen mayor capacidad de invadir nuevos hospedadores.

Hipótesis 2

Los piojos *Amblycera* presentan un menor gregarismo, debido a que al ser más móviles que los piojos *Ischnocera*, se dispersan a más hospedadores.

Hipótesis 3

Los piojos de aves presentan especificidad espacial y variabilidad en la abundancia parasitaria, que son influenciadas por las condiciones ambientales de las ecorregiones en el norte de Chile.



1.9. Objetivos de la investigación

Objetivo 1

Evaluar si los niveles del parasitismo de piojos *Amblycera* e *Ischnocera* en sus hospedadores aviares y en un área geográfica, presentan diferencias en la especificidad de nicho ecológico, de acuerdo a su movilidad.

Objetivo específico

- Recopilar los taxa de los hospedadores aviares, para cada especie de piojo encontrada
- Describir grados de especificidad parásito-hospedador a niveles de especies, para establecer especificidades de nicho ecológico

Objetivo 2

Evaluar si los niveles del parasitismo de piojos *Amblycera* e *Ischnocera* en sus hospedadores aviares y en un área geográfica, presentan diferencias en niveles de gregarismo parasitario, de acuerdo a su movilidad.

Objetivos específicos

- Describir el tipo de distribución de los piojos a nivel de especie, género y subórdenes, en sus respectivos hospedadores, para contrastar con el patrón esperado de gregarismo parasitario
- Evaluar la posible reciprocidad (correlación) entre la distribución parasitaria y los niveles de abundancia parasitaria (prevalencia, abundancia media e intensidad parasitaria) de piojos a nivel de subórdenes y especies en sus hospedadores
- Explorar diferencias significativas entre prevalencias, abundancias medias y distribuciones de piojos *Amblycera* e *Ischnocera*

Objetivo 3

Evaluar si los niveles del parasitismo de piojos en sus hospedadores aviares y en un área geográfica, son congruentes a una especificidad parasitaria espacial, para caracterizar aspectos de la estructura de la abundancia y distribución parasitaria de un modelo Phthiraptera-aves en el norte de Chile.

Objetivo específico

- Describir la prevalencia y abundancia media de piojos a niveles de especies, géneros y subórdenes, en ecorregiones del norte de Chile
- Explorar diferencias significativas entre las prevalencias y entre las abundancias medias de piojos a nivel de especies, géneros y subórdenes, según ecorregiones, para establecer algunas características de presencia y distribución de la taxa parásita en el norte de Chile

2. Materiales y métodos

2.1. Área de estudio

Entre los años 2010 a 2012 se realizaron recolecciones en 14 localidades distribuidas en seis ecorregiones (di Castri 1968), entre las latitudes -16,5 a -32,5, y las longitudes -69 a -72, dentro del territorio norte de Chile (Figura 2.1. y Tabla 2.1.).

2.2. Trabajo de campo

Para la captura de Aves se emplearon redes niebla (Ecotone®, Gdynia, Polonia y Avinet Inc., New York, USA) de 12 y 18 m de longitud, con orificios de 28 y 36 mm de diámetro respectivamente. Las mismas fueron dispuestas a nivel del suelo en sitios de presencia de agua y matorrales, siguiendo protocolos descritos por Ralph et al. (1996). Durante las capturas se registraron las especies de aves (Jaramillo, 2011), su edad y biometría. Cada ave capturada fue anillada en el tarso derecho con un código alfa-numérico, para establecer sus posibles recapturas.

Posteriormente a cada ave capturada, durante cinco minutos se le revisó sistemáticamente los orificios auriculares, la piel y el plumaje, para recolectar ectoparásitos y depositarlos en viales plásticos con alcohol 70°, hasta su posterior identificación morfológica. Acabado el trabajo, cada ave fue liberada en el sitio de captura.

2.3. Trabajo de laboratorio

Los Phthiraptera fueron aclarados en hidróxido de potasio 20%, teñidos en alcohol-fenol-eosina, clarificados en alcohol-fenol y montados permanentemente en bálsamo de Canadá, siguiendo las metodologías de Palma (1978) y del Dr. Armando Cicchino (comunicación personal). Fueron observados en estéreo-microscopio (Motic SMZ-168, Hong Kong, China) y microscopio de luz (Olympus CX21, Tokio, Japón). Posteriormente, fueron identificados mediante claves dicotómicas hasta géneros, siguiendo a Price et al. (2003) y las especies fueron identificadas según claves morfológicas, en conjunto con los expertos Dr. Armando Cicchino (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata, Argentina) y Dr. Daniel González (Laboratorio de Zoología, Facultad de Medicina Veterinaria, Universidad de Concepción, Chile).

2.4. Análisis de datos

Los órdenes aviares fueron separados de acuerdo a la clasificación de grupos filogenéticos de Hackett et al. (2008) y de Pacheco et al. (2011). Ver en anexo 1 la clasificación filogenética de Aves y su presencia en el norte de Chile.

Se definió un valor mínimo de tamaño de muestra para disminuir la variabilidad de la abundancia y su sobre-estimación (Rózsa 1997), y un mayor número de hospedadores para incrementar la posibilidad de encontrar los pocos hospedadores que concentran los mayores números de parásitos (Poulin 2013), esto debido a que permiten detectar gregarismos parasitarios (Shaw & Dobson 1995) e incrementar la precisión de la prevalencia (Jovani & Tella 2006). De los 10 órdenes de aves capturadas inicialmente se seleccionaron a los Apodiformes-Caprimulgiformes, Columbiformes y Passeriformes, ya que para estos órdenes se capturaron más de 76 individuos (n= 115, 77 y 1095 respectivamente). Se excluyeron los órdenes con pocos individuos aviares capturados (n= 1 a 7). Posteriormente, para los tres órdenes aviares mencionados, se seleccionaron 12 especies aviares con un tamaño de muestra hospedadora mayor a 34 individuos. Se excluyeron otras 58 especies que no cumplían con estos criterios. Ver en Anexo 2 el listado total de especies de hospedadores capturados y las proporciones de piojos registradas en los mismos.

2.4.1. Evaluando el posible sesgo de captura de Aves sobre la abundancia parasitaria

Para evaluar el posible sesgo de captura en posteriores análisis de distribución geográfica, se evaluó la reciprocidad entre el número de hospedadores capturados de todas las especies aviares y la prevalencia y abundancia media de las especies de piojos que les explotan (hospedadores y piojos seleccionados de acuerdo a criterios previamente descritos en 2.4. Análisis de datos). Se empleó la prueba de regresión lineal con logaritmos naturales (normalización de distribuciones) y se determinó su significancia mediante la prueba de correlación no paramétrica de Spearman (ρ) basada en rangos, con un 95% de confiabilidad. Las muestras que presentaron asociación significativa fueron excluidas de posteriores análisis estadísticos. Estos análisis fueron realizados mediante el programa JMP® 7.0.1 (SAS Institute Inc. 2007). En el conjunto de Aves estudiadas pudo establecerse que no existieron sesgos de captura entre los hospedadores capturados con la prevalencia ($R^2= 0,31$; $P= 0,0602$) y la abundancia media ($R^2= 0,03$; $P= 0,5745$) parasitaria, con niveles de confianza de 95% (ver Fig. 2.2.a y b), dado que no existieron reciprocidades, permitiendo realizar análisis de distribución de piojos Phthiraptera parásitos de Aves.

2.4.2. Descripción de la abundancia parasitaria en hospedadores aviares

Los descriptores de la abundancia parasitaria obtenidos fueron: (a) prevalencia (%) (i.e. el número de hospedadores infestados por una especie parásita, dividido por el número de hospedadores examinados; la prevalencia proporciona información sobre el tamaño poblacional relativo de los hospedadores infestados y no infestados, y se correlaciona con la abundancia media parasitaria); (b) Intensidad media (i.e. el número total de parásitos de una especie en particular que se encuentran en una muestra, dividido por el número de hospedadores infestados con el parásito; los hospedadores infestados son

caracterizados por la intensidad, que por tanto proporciona información independiente de la prevalencia); y (c) abundancia media (i.e. el número total de individuos de una especie parásita particular en una muestra de hospedadores de una especie hospedadora particular, dividida por el número total de hospedadores examinados, incluyendo hospedadores parasitados y no parasitados; esta medida puede indicar la dispersión de los parásitos entre los hospedadores) (Bush et al. 1997, Rózsa et al. 2000). Los tres descriptores fueron calculados para piojos a nivel de especies, géneros y subórdenes, según hospedadores. Los resultados fueron acompañados de intervalos de confiabilidad de 95% con ≥ 2.000 réplicas Bootstrap. Estos análisis fueron obtenidos mediante el programa Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa et al. 2000). Las comparaciones de las tasas de prevalencias, y de rangos de intensidades medias y abundancias medias parasitarias de subórdenes, géneros y especies de piojos, según hospedadores aviares, fueron realizadas mediante Chi cuadrado y test exacto de Fisher, t estadístico con 2000 réplicas bootstraps y Kruskal-Wallis. Estos análisis se realizaron mediante los programas Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa et al. 2000), y JMP 7.0.1. (SAS Institute Inc. 2007).

2.4.3. Evaluando la amplitud de nicho ecológico en hospedadores aviares

La especificidad parásito-hospedador, se obtuvo mediante el índice de especificidad de Distancia Taxonómica Estadística (STD, por sus siglas en inglés), según Poulin & Mouillot (2003), para establecer rangos de hospedadores (ó de recursos) de las especies de piojos identificadas y sus hospedadores aviares capturados en el presente estudio y además mediante la revisión bibliográfica, según la jerarquía de clasificación Linneana, considerando relaciones evolutivas filogenéticas de las aves (Hackett et al. 2008 y Pacheco et al. 2011). El máximo valor es de cinco (para hospedadores de diferentes clases) y el mínimo valor computable es de uno (para hospedadores con-genéricos), y el valor de cero es asignado cuando los parásitos solamente tienen un hospedador. Estos análisis fueron realizados mediante el programa TaxoBiodiv2 (University of Otago, Nueva Zelanda).

2.4.4. Caracterización de la distribución parasitaria, y evaluación de los niveles de gregarismo parasitario de piojos en hospedadores aviares

Se utilizó el exponente k del modelo de distribución binomial negativa para diferenciar entre distribuciones azarosa y gregaria (donde $k > 20$ indica una distribución de Poisson; $k = 5$ indica una distribución gregaria; y $k = 1$ indica una distribución altamente gregaria) y el índice de discrepancia, para comparar cuantitativamente diferencias en distribuciones gregarias (donde $D = 0$ indica la inexistencia de gregarismo; y $D > 0$ a $1 =$ indica diferentes grados de gregarismo) (Wilson et al. 2002; Poulin 2013). Estos parámetros permitieron establecer el tipo de distribución de los piojos a nivel de especies, géneros y subórdenes, en poblaciones de sus respectivos hospedadores, y contrastar con el patrón

de gregarismo parasitario. Estos análisis fueron realizados mediante el programa Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa et al. 2000).

La relación entre la distribución parasitaria y la prevalencia (%) parasitaria de especies de piojos, se evaluó mediante la prueba de regresión lineal con distribución de Poisson (dado que tiene la ventaja de acomodarse a conteos de distribución gregaria), empleando la prueba de sobredispersión (debido a que la varianza es mayor al promedio), acompañándose de correlación de estimados y de perfiles predictivos con un soporte de intervalos de confidencialidad de 95%, para evaluarse efectos significativos ($P \leq 0,05$). Y las comparaciones de grados de gregarismo de subórdenes de piojos, fueron realizadas mediante Wilcoxon, basada en rangos, con un 95% de confidencialidad. Estos análisis fueron obtenidos mediante el programa JMP 7.0.1. (SAS Institute Inc. 2007).

2.4.5. Caracterización de la abundancia parasitaria de Phthiraptera aviares, según ecorregiones en el norte de Chile

Los descriptores de la abundancia parasitaria utilizados fueron prevalencia (%), intensidad media y abundancia media (Bush et al. 1997, Rózsa et al. 2000) de piojos a nivel de especies, géneros y subórdenes, según las ecorregiones del norte de Chile. Los resultados fueron acompañados de intervalos de confidencialidad de 95% con ≥ 2.000 réplicas Bootstrap. Estos análisis fueron realizados mediante el programa Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa et al. 2000). Las comparaciones de las tasas de prevalencias (%), y de rangos de abundancias medias parasitarias de subórdenes y géneros de piojos, según ecorregiones del norte de Chile, fueron realizadas respectivamente, mediante Chi cuadrado y test exacto de Fisher, t estadístico con 2000 réplicas bootstraps, y Kruskal-Wallis. Estos análisis fueron obtenidos mediante los programas Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa et al. 2000), y JMP 7.0.1. (SAS Institute Inc. 2007).

3. Resultados

Se evaluaron un total de 928 aves del norte de Chile, incluidas en tres órdenes (Apodiformes-caprimulgiformes, Columbiformes y Passeriformes), distribuidas en seis ecorregiones del norte de Chile. En la Tabla 3.1. se presenta el número de individuos a nivel de orden y especie aviar, y su distribución (incluyendo localidades) en cada ecorregión.

3.1. Descripción de la abundancia parasitaria en hospedadores aviares, según taxa parasitarios

En el total de aves estudiadas, los piojos del suborden Amblycera tuvieron una menor prevalencia ($p= 0,8\%$; $IC= 0,3\% - 1,55\%$) respecto al suborden Ischnocera ($p= 8,1\%$; $IC= 6,4\% - 10,03\%$). De forma similar la abundancia media parasitaria de Amblycera ($Am= 0,04$; $IC= 0,01 - 0,12$), fue inferior respecto a Ischnocera ($Am= 0,47$; $IC= 0,33 - 0,70$). Pero las intensidades medias parasitarias de Amblycera ($Im= 5,71$; $IC= 1 - 10,71$) e Ischnocera ($Im= 5,76$; $IC= 4,25 - 9,07$) fueron similares. En la Tabla 3.2. se detallan los parámetros de estimación poblacional de piojos en los tres órdenes y en las 14 especies de aves.

Descripción de la abundancia media de piojos en aves

Los piojos a nivel de subórdenes presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las abundancias medias de Amblycera (0,04) e Ischnocera (0,47) del conjunto de Aves, pero no así ($P > 0,05$) entre abundancias medias de Amblycera de aves Apodiformes-Caprimulgiformes y Passeriformes, y de Ischnocera de Columbiformes y Passeriformes; A nivel de géneros no existieron diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las abundancias medias de *Brueelia* y *Philopterus* (Ischnocera) de aves Passeriformes, y entre las abundancias medias de *Columbicola* y *Physconelloides* (Ischnocera) en aves Columbiformes. Según especies de piojos, existieron diferencias significativas ($P < 0,05$) de abundancias medias entre cuatro especies de *Brueelia* (siendo más abundantes *Brueelia* n.sp. 4 [0,77] y menos abundante *Brueelia* n.sp. 2 [0,28]), pero no existieron estas diferencias ($P < 0,05$) entre cuatro especies de *Philopterus* ($P > 0,05$). En todos los casos con un 95% de confiabilidad (Tabla 3.3.).

Descripción de la prevalencia de piojos en aves

Los piojos a nivel de subórdenes presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las prevalencias (%) de Amblycera (0,8%) e Ischnocera (8,1%) del conjunto de Aves, y entre prevalencias (%) de Ischnocera de aves Columbiformes (23,7%) y Passeriformes (8,2%), pero no presentaron diferencias significativas ($P > 0,05$) entre prevalencias (%) de Amblycera de Apodiformes-Caprimulgiformes y Passeriformes; Según géneros, existieron

diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las prevalencias (%) de *Columbicola* (23,7%) y *Physconelloides* (7,9%) (Ischnocera) en aves Columbiformes, pero no así ($P > 0,05$) entre las prevalencias (%) de *Brueelia* y *Philopterus* (Ischnocera) de aves Passeriformes; y a nivel de especies de piojos, las prevalencias (%) de cuatro especies de *Brueelia* (siendo más prevalentes *Brueelia* n.sp. 5 [25,7%] y menos prevalente *Brueelia yal* Cicchino & Gonzalez-Acuña, 2008 [4,2%]) (Ischnocera), presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$), pero las prevalencias (%) de cinco especies de *Philopterus* no presentaron diferencias significativas ($P > 0,05$) (Tabla 3.3.).

3.2. Amplitud de nicho ecológico de hospedadores aviares

En las aves del orden Apodiformes-Caprimulgiformes, el análisis de especificidad parasitaria estimó nichos ecológicos estrechos (STD= 0,00; var STD= 0,00) para los piojos *Trochiloecetes* sp. y *Leremenopon* sp. (Amblycera), dado que cada uno estuvo presente en una sola especie hospedadora.

En el orden Columbiformes, también se observaron nichos ecológicos estrechos para el piojo *Columbicola drowni* (Clayton & Price, 1999) (STD= 1,00; var STD= 0,00) presente en dos hospedadores del género *Metropelia*, y para *Physconelloides emersoni* (Tendeiro, 1987) (STD= 0,00; var STD= 0,00) presente en un hospedador del género *Metriopelia* (Tabla 3.4.).

Los Passeriformes afectados por piojos Amblycera representaron un nicho ecológico estrechos para *Ricinus* sp. (STD= 0,00; var STD= 0,00) el que se presentó en un hospedador del género *Xenospingus*; 11 especies de piojos Ischnocera fueron reportadas cada una en un hospedador diferente, estimando nichos ecológicos estrechos (STD= 0,00; var STD= 0,00) para estas aves (Tabla 3.5.). Se estimó un nicho ecológico moderado para *Ricinus australis* (Kellogg, 1896) (STD= 1,81; var STD= 0,73) presente en siete especies hospedadoras de dos familias y tres géneros, y amplio para *Myrsidea serini* (Séguy, 1944) (STD= 2,70; var STD= 0,41) presente en cinco especies hospedadoras de tres familias y cuatro géneros aviares (Tabla 3.5.).

3.3. Distribución parasitaria en órdenes y especies de hospedadores aviares

El conjunto de aves estudiadas presentó distribuciones parasitarias altamente gregarias, tanto de Amblycera ($k = 0,0027$; $D = 0,996$) como de Ischnocera ($k = 0,0301$; $D = 0,965$). En la Tabla 3.6. se presentan los valores de la distribución binomial negativa (exponente k), y en la Tabla 3.6. y en la Fig 3.1. se presentan los niveles de gregarismo, mediante el índice de discrepancia (D) de Phthiraptera en órdenes y especies de aves.

Relación entre la abundancia y los niveles de gregarismo de piojos en aves

En las regresiones simples de Poisson con prueba de sobredispersión, los grados de gregarismo de piojos presentaron efectos sobre la prevalencia parasitaria (%) a niveles especies de *Amblycera* ($P= 0,001$), y de especies de *Ischnocera* ($P= 0,001$) (Figura 3.2. a y b), siendo los *Amblycera Trochiloecetes* sp. y los *Ischnocera Brueelia* n.sp. 5., más prevalentes (4,9% y 25,7% respectivamente) pero con el menor nivel de gregarismo (0,929 y 0,817 respectivamente), mientras que los *Amblycera Ricinus* sp. y los *Ischnocera Philopterus* n.sp. fueron menos prevalentes (1,4% y 5% respectivamente), pero con el mayor nivel de gregarismo (0,972 y 0,966 respectivamente). También pudo comprobarse que los rangos de gregarismo de piojos *Amblycera* e *Ischnocera* no presentaron diferencias significativas ($P= 0,1101$) (Figura 3.2 c).

3.4. Abundancia parasitaria en ecorregiones del norte de Chile

En las seis ecorregiones fueron capturadas aves que presentaron piojos, a excepción de la ecorregión Desértica interior. En la Tabla 3.7. se detallan los parámetros de estimación poblacional de piojos obtenidos de tres órdenes aviáres capturados en las seis ecorregiones estudiadas.

Las ecorregiones Tropical marginal y Desértica interior no presentaron piojos en aves capturadas de los órdenes Apodiformes-Caprimulgiformes y Passeriformes, respectivamente (Tabla 3.7.).

Los piojos *Amblycera Trochiloecetes* sp., *M. serini* y *R. australis*, e *Ischnocera P. emersoni*, *Brueelia diucae* (Cichino & González-Acuña, 2009), *B. yal*, *Brueelia* n.sp. 1, *Brueelia* n.sp. 4, *Brueelia* sp., *Philopterus* n.sp. 2 y *Philopterus* n.sp. 4, solamente estuvieron presentes cada uno en una ecorregión, aunque sus hospedadores aviáres específicos también se distribuyeron en dos, tres o cuatro ecorregiones; Y los piojos *Ischnocera Philopterus* n.sp. 5 y *Philopterus* n.sp. 7, estuvieron presentes cada uno en dos ecorregiones, aunque sus hospedadores específicos estuvieron presentes en cuatro y seis ecorregiones respectivamente (Tabla 3.7.).

Caracterización de la prevalencia y la abundancia media de piojos en ecorregiones del norte de Chile

En el orden de aves Passeriformes, las ecorregiones Tropical de altura, Tropical marginal, Desértica costera, Mediterránea per árida y Mediterránea árida, presentaron diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las tasas de prevalencias (%) y rangos de abundancias medias parasitarias de los *Ischnocera* (confirmado por los géneros *Brueelia* y *Philopterus*) (siendo Mediterránea per árida la de mayores niveles parasitarios [Prevalencia=14,9%; Abundancia media= 0,99] y Tropical de altura las de menores niveles [Prevalencia= 1%; Abundancia media= 0,01]) y el género *Brueelia* (siendo

Desértica costera la más prevalente [17,8%] y Mediterránea árida la de mayor abundancia media [1,17], y contrariamente Tropical de altura tuvo menores niveles parasitarios [Prevalencia= 1,1%; Abundancia media= 0,01] (Tabla 3.8.).

También el piojo *Philopterus* n.sp. 5 tuvo mayor prevalencias (%) ($P < 0,05$) en la ecorregiones Mediterránea per árida (66,7%) con respecto a la ecoregión Mediterránea árida (6,1%) (Tabla 3.8.).

Por otro lado, no existieron diferencias significativas ($P > 0,05$), entre ecorregiones, en las tasas de prevalencias (%) y rangos de abundancias medias parasitarias de los Amblycera y de los géneros *Ricinus* (Amblycera) y *Philopterus* (Ischnocera), y de los piojos *Philopterus* n.sp. 7 que afectaron aves Passeriformes; tampoco en los Amblycera presentes en hospedadores aviares Apodiformes-Caprimulgiformes; e Ischnocera y *C. drowni* que parasitó a *Metriopelia melanoptera* (Molina, 1782) (Columbiformes) (Tabla 3.8.).



4. Discusión

En este estudio no se encontraron sesgos de captura de aves sobre la abundancia parasitaria. Sin embargo, considerando que la captura de fauna silvestre conlleva a muestreos no probabilísticos, debido a que existe la posibilidad de capturar solamente hospedadores activos (Beldomenico 2008), y dado que el número de localidades estudiadas fue limitada, se considera que los datos parasitológicos obtenidos representan una aproximación a la estructura parasitaria en sus hospedadores aviares y en un área geográfica determinada, que aportan a derivar algunos patrones ecológicos parasitarios particulares y universales.

4.1. Características de la abundancia parasitaria en hospedadores aviares

En un estudio realizado de 2008 a 2009 en bosques de Cerrado, región central de Brasil, pudo determinarse niveles similares de prevalencia (%) de piojos *Amblycera* (2% a 100%) e *Ischnocera* (3% a 60%) en ocho especies de aves Passeriformes (Junqueira et al. 2012); mientras que en un contexto más cercano, un estudio realizado con especímenes de ocho especies de aves Passeriformes del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, recolectados en el centro sur a sur de Chile (IV Región a XII Región), los niveles de prevalencia (%) de piojos *Amblycera* (1,9% a 2,7%), fueron menores a los de *Ischnocera* (14,8% a 100%) (González-Acuña et al. 2006a), en este último caso, similar a lo encontrado en el presente estudio. La diferencia ($P < 0,05$) entre las prevalencias y abundancias medias de los piojos *Amblycera* en comparación a los *Ischnocera* (Tabla 3.3.), podría deberse a que los *Amblycera* son susceptibles a extinguirse en poblaciones hospedadoras decrecientes y con más aves solitarias (Vas et al. 2011), un aspecto que requiere ser investigado en las especies aviares de este estudio, dado que los hospedadores con piojos *Amblycera* como Apodiformes-Caprimulgiformes *O. estella* y *S. sephanooides* tienen un comportamiento solitario, y los Passeriformes *X. concolor* generalmente se encuentran solos o en pares, pero contrariamente *P. plebejus* (Passeriformes) generalmente son coloniales (Fjeldsa & Krabbe 1990). Por otro lado, los piojos *Amblycera* son generalmente más móviles que los *Ischnocera* (Johnson & Clayton 2003), existiendo un posible sesgo en su captura, pudiendo afectar la medición de su abundancia parasitaria en este estudio.

Las diferencias ($P < 0,05$) entre prevalencias de *Ischnocera* de aves Columbiformes y Passeriformes observadas en este estudio (Tablas 3.2. y 3.3.), podrían deberse a características particulares de comportamiento gregario de las especies que conformaron cada orden aviar, produciendo respectivamente, una mayor y una menor dispersión de piojos, dado que los Columbiformes generalmente conforman colonias, y los Passeriformes, dependiendo la especie, se encuentran solos, en pares o en grupos (Fjeldsa & Krabbe 1990).

También se encontraron diferencias ($P < 0,05$) entre las prevalencias, abundancias medias e intensidades medias, en cuatro especies de piojos *Ischnocera* del género *Brueelia*, de sus respectivas especies de aves Passeriformes (Tablas 3.2. y 3.3.). Los

primeros dos parámetros sugieren posibles diferencias de comportamiento gregario hospedador, afectando las dispersiones parasitarias, sin embargo, contrariamente a lo esperado, *P. alaudinus*, *P. fruticeti* y *X. concolor* generalmente se encuentran solos o en pares, y *T. bonariensis* se encuentran solos o conforman grupos (Fjeldsa & Krabbe 1990), requiriéndose realizar mayores estudios en estos hospedadores. El tercer parámetro, posiblemente se deba a diferencias en la densidad de los hospedadores (Roberts et al. 2002). Además de esto, también existió un efecto ecorregional sobre los niveles de parasitismo, como se expone más adelante.

4.2. Patrón de amplitud de nicho ecológico de Phthiraptera de aves

El análisis de especificidad parasitaria de Phthiraptera en especies hospedadoras de tres órdenes aviares de este estudio y a través de la revisión bibliográfica, se estimaron nichos ecológicos en 18 especies de piojos (Amblycera= 5; Ischnocera= 13). Sin embargo, debido a la escases de reportes para la mayoría de estos piojos, y la existencia de un sesgo en la apreciación de sus nichos ecológicos, solamente se consideró que los piojos Ischnocera *C. drowni* y *P. emersoni* (STD= 0,00 a 1,00; var STD= 0,00 a 0,00) tuvieron una elevada especificidad hospedadora (Tabla 3.4.), dado que están presentes en especies aviares congénéricas (Poulin & Mouillot 2005). Los piojos Amblycera *M. serini* y *R. australis* (STD= 1,81 a 2,70; var STD= 0,41 a 0,73), presentan moderada a baja especificidad hospedadora (Tabla 3.5.), de acuerdo a la distancia filogenética de sus hospedadores aviares (Hackett et al. 2008, Pacheco et al. 2011), ya que en este último caso existieron especies aviares hospedadoras de diferentes géneros y familias (Poulin & Mouillot 2005).

Los piojos son ectoparásitos permanentes que desarrollan su ciclo de vida completo sobre el hospedador y su transmisión es principalmente dependiente de un contacto directo entre hospedadores (Rózsa 1997). Por lo mismo, son considerados altamente específicos (Wall & Shearer 2001), hecho que concuerda con nuestros hallazgos en el caso de los piojos Ischnocera, pero no así para los Amblycera, debido a que estos últimos al ser más móviles (Johnson & Clayton 2003), tiene mayores probabilidades de invadir nuevos hábitats y adaptarse a nuevos hospedadores aviares (Poulin & Mouillot 2003). Las diferencias de especificidad hospedadora entre piojos Amblycera e Ischnocera de este estudio en el norte de Chile, concuerdan con los hallazgos de Hinojosa-Sáez et al. (2009) en el centro de Chile, donde anteriormente reportaron una especificidad elevada en Ischnocera (STD= 1,20; var STD= 0,06) y moderada en Amblycera (STD= 1,80; var STD= 0,09) en aves Anseriformes.

La valoración de nichos ecológicos de este estudio deben tomarse con cautela, debido a que el índice empleado de Poulin & Mouillot (2003), no incluye aspectos ecológicos del índice de Poulin & Mouillot (2005), debido a que otros estudios no presentaron prevalencias (%) para integrarlos a los análisis. Sin embargo, permite obtener una aproximación sobre diferencias en la estrecha historia evolutiva entre los piojos Amblycera e Ischnocera con sus hospedadores aviares.

4.3. Patrón de gregarismo parasitario en Phthiraptera de aves

En este estudio se estableció que las aves presentaron distribuciones de piojos altamente gregarias, tanto a nivel de subórdenes, géneros y especies (Tabla 3.6. y Figura 3.1.), concordando con los hallazgos de otros autores en el mundo (Eveleigh & Threlfall 1976, Fowler & Williams 1985, Clayton & Tompkins 1995, Lee & Clayton 1995, Rózsa et al. 1996, Clayton et al. 1996, Johnson & Clayton 2003).

Se ha sugerido que los niveles intermedios de gregarismo pueden haber sido favorecidos por selección natural, pudiendo predecirse con cierta confianza el nivel exacto del gregarismo esperado en base a la prevalencia (%) y la abundancia media (Poulin 2007, Poulin 2013). En este estudio se evidenció que a medida que incrementaron las prevalencias (%) en especies de hospedadores aviares, disminuyeron los niveles de gregarismo parasitarios de especies de *Amblycera* (explicado en un 92%) y especies de *Ischnocera* (explicado en un 82%) de piojos (Fig 3.2.a y b). Esto es concordante con Poulin (2013), quien indica que una mayor prevalencia de parásitos entre hospedadores disponibles, produce un menor gregarismo parasitario.

Aunque los piojos *Amblycera* son generalmente más móviles que los *Ischnocera* (Johnson & Clayton 2003), no se encontraron diferencias en los grados de gregarismos, observándose sin embargo una mayor variabilidad de niveles de gregarismo en *Ischnocera*. El resultado contrario a lo esperado, podría deberse a que la muestra de piojos *Amblycera* fue limitada, existiendo un posible sesgo en su captura.

Lee & Clayton (1995) y Rékási et al. (1997), encontraron diferencias en los niveles de gregarismo en piojos de aves por el tipo de transmisión parásito-hospedador y el comportamiento hospedador, aspectos que no fueron posibles de analizar en este estudio y requieren de investigaciones particulares.

4.4. Características de la abundancia parasitaria en ecorregiones del norte de Chile

Aunque se considera que los piojos son parásitos que presentan una alta especificidad como resultado de la adaptación a características particulares de su hospedador, estas características no son el único factor determinante de la presencia de los Phthiraptera, dado que la especificidad geográfica es una consecuencia de la interacción entre factores bióticos y abióticos (Bush et al. 2009). De las seis ecorregiones estudiadas, en cinco se capturaron aves con piojos y solo en la ecorregión Desértica interior no se encontraron piojos, en donde se capturaron los Passeriformes *Conirostrum tamarugense* (Johnson & Millie, 1972) y *Zonotrichia capensis* (Muller, 1776), hospedadores potenciales de los *Ischnocera* *Brueelia* n.sp. 1 y *Philopterus* n.sp. 7 (Tabla 3.2. y Tabla 3.7.). Esto se debería a que la baja humedad ambiental reduce el número de piojos en las aves incluso a través de la distribución geográfica de los hospedadores (Moyer et al. 2002), y esta ecorregión presenta aridez acentuada todo el año, con poca influencia oceánica y tropical (di Castri & Hajek 1976, Hajek 1991). Contrariamente, Carrillo et al. (2007) en la Península Ibérica, encontraron que ciertas especies de piojos *Ischnocera*, en hábitats

de baja humedad, no necesariamente presentan bajas cargas en sus hospedadores aviáres, si se cuantifican también los huevos, dado que el ciclo biológico puede sincronizarse durante el año a presentar fases más resistentes (huevos) en meses de baja humedad, mientras que las larvas y adultos se presentarían en meses de mayor humedad. Sin embargo, en este estudio todas las aves capturadas y revisadas en la ecorregión Desértica interior, no presentaron huevos de piojos, por lo tanto las condiciones ambientales de esta ecorregión en particular, no serían favorables para la presentación y persistencia de piojos aviáres.

En las cinco ecorregiones donde se encontraron piojos aviáres, aunque se capturaron hospedadores potenciales para las especies de *Amblycera* e *Ischnocera*, su presentación no fue homogénea (Tabla 3.7.). La no presencia de especies de piojos en ecorregiones que formaron parte de la distribución de hospedadores aviáres potenciales se debería principalmente a diferencias en condiciones ambientales (Moyer et al. 2002) que caracterizan a cada ecorregión (di Castri & Hajek 1976, Hajek 1991). Sin embargo, esto también puede estar subestimado por una baja abundancia de hospedadores, misma que no fue medida en este estudio.

La ecorregión Mediterránea per árida presentó las mejores, y la ecorregión Tropical de altura, las peores condiciones ambientales para la presencia y persistencia de piojos *Ischnocera* en aves Passeriformes (Tablas 3.7. y 3.8.). La ecorregión Desértica costera permite a los piojos del género *Brueelia* (*Ischnocera*) presentarse en más hospedadores disponibles, y en la ecorregión Mediterránea árida, estos piojos son más abundantes en sus hospedadores. Ambos niveles de abundancia parasitaria, fueron contrarios en la ecorregión Tropical de altura (Tablas 3.7. y 3.8.). Estas diferencias podrían deberse a que la ecorregión Tropical de altura tiene una marcada estacionalidad con mayor actividad vegetativa entre enero y febrero (di Castri & Hajek 1976, Hajek 1991), afectando la abundancia parasitaria y presencia continua de piojos aviáres el resto del año, con posibles repoblamiento estacionales, requiriendo realizarse estudios de dinámica poblacional.

Adicionalmente, la mayor prevalencia de piojos *Ischnocera* del género *Brueelia*, en la ecorregión Desértica costera, se puede explicar por el mayor porcentaje de humedad relativa promedio (75%) (di Castri & Hajek 1976, Hajek 1991). Esto concuerda con Bush et al. (2009), quienes encontraron que *B. deficiens* de aves *A. californica* de Estado Unidos de Norte América, estuvieron presentes en áreas con humedad relativa alta ($\geq 55\%$).

Las diferencias significativas ($P < 0,05$) observadas entre prevalencias ecorregionales de piojos *Ischnocera Philopterus* n. sp. 5 de Passeriformes *Phrygilus fruticeti* (Kittlitz, 1833), con mayor presentación en hospedadores de la ecorregión Mediterránea per árida y menor presentación en hospedadores en la ecorregión Mediterránea árida (Tablas 3.7. y 3.8.), concuerda con lo anteriormente mencionado por Moyer et al. (2002), debido a que la primera ecorregión presenta humedad relativa promedio de 25%, mientras que la segunda ecorregión tiene una aridez más acentuada (di Castri & Hajek 1976, Hajek

1991). Sin embargo, Bush et al. (2009), anteriormente reportaron que los Ischnocera *P. crassipes* de aves *A. californica* de Estado Unidos de Norte América estaban presentes en toda el área de distribución hospedadora, sin ser limitados por los diferentes niveles de humedad relativa. Las diferencias entre ambos estudios podrían deberse a que no necesariamente todas las especies del género *Philopterus* están adaptadas a diferentes grados de humedad relativa, como el caso de *Philopterus* n.sp. 5; pero al realizar el análisis a nivel de género *Philopterus* (incluyendo *Philopterus* n.sp. 2, *Philopterus* n.sp. 4, *Philopterus* n.sp. 5 y *Philopterus* n.sp. 7), el conjunto de estos piojos no presentaron diferencias significativas ($P > 0,05$) entre prevalencias y abundancias medias parasitarias en ambas ecorregiones (Tablas 3.7. y 3.8.), concordando a este nivel con Bush et al. (2009).

Adicionalmente, en la ecorregión Mediterránea per árida, existirían otros factores ambientales, además de la humedad relativa, que favorecieron al género *Philopterus*, dado que en esta ecorregión se presentaron cuatro de sus especies, mientras que en Mediterránea árida se presentaron dos de estas especies, pese a que en ambas ecorregiones existieron cuatro especies de sus hospedadores potenciales. Y tampoco se presentaron especies del género *Philopterus* en las demás ecorregiones con presencia de hospedadores potenciales (Tropical de altura y Tropical marginal con *P. fruticeti* y *Z. capensis*; Desértica interior y Desértica costera con *Z. capensis*) (Tablas 3.1. y 3.7.).

El presente trabajo permitió derivar patrones ecológicos parasitarios particulares y universales en Phthiraptera de aves en un área geográfica particular, sin embargo es importante: (i) Ampliar estudios parasitarios en Amblycera dado que su muestreo fue escaso; (ii) Profundizar las características de abundancia parasitaria en cada especie aviar y de acuerdo a su comportamiento gregario particular; (iii) Incrementar el número de reportes de piojos en hospedadores aviares, a través de su distribución, para establecer nichos ecológicos con hospedadores primarios y secundarios; (iv) Realizar estudios particulares de niveles de gregarismo parasitario de acuerdo al tipo de transmisión de piojos y al comportamiento de sus hospedadores aviares; y, (v) realizar estudios de dinámica poblacional parasitaria, para predecir y entender los mecanismos subyacentes a los patrones ecológicos parasitarios estudiados.

5. Conclusiones

En general, los piojos *Ischnocera* presentan un patrón de alta especificidad de nicho ecológico, y los piojos *Amblycera* presentan un patrón de moderada a baja especificidad de nicho ecológico en hospedadores aviares del norte de Chile, en concordancia a lo esperado sobre su capacidad de invadir nuevos hospedadores aviares.

Los piojos de aves estudiadas, presentan un patrón de distribución altamente gregaria. Y los niveles de gregarismo de Phthiraptera en aves, están influenciados negativamente por el incremento en la prevalencia parasitaria entre sus hospedadores. Sin embargo no se encontraron diferencias entre los gregarismos de *Amblycera* e *Ischnocera*, en relación a su capacidad de dispersión.

En el grupo de aves terrestres estudiadas del norte de Chile, los piojos *Amblycera* son escasos, debido a posibles condiciones ambientales adversas. Particularmente, la ecorregión Desértica interior, la que tiene mayor aridez, presenta condiciones ambientales adversas extremas, ocasionando presumiblemente la extinción o condiciones no favorables de piojos, pese a existir potenciales hospedadores aviares. Los niveles de abundancia parasitaria entre especies de piojos *Ischnocera* en sus hospedadores aviares estudiados, presentan mayor variabilidad. Y estos piojos posiblemente fueron afectados por diferentes condiciones ambientales características de cada ecorregión, determinando su presencia-ausencia y dispersión a través de las áreas de distribución de sus hospedadores aviares, estableciendo especificidades geográficas.

El modelo Phthiraptera-Aves del norte de Chile detectó los siguientes patrones ecológicos: (i) particulares a la taxa parasitaria en esta geografía: Moderada a baja especificidad de nicho ecológico de *Amblycera*, y alta especificidad de nicho ecológico de *Ischnocera*; (ii) universales: Distribución gregaria de *Amblycera* e *Ischnocera*, y la mayor dispersión parasitaria, produce un menor gregarismo en *Amblycera* e *Ischnocera*; y (iii) particulares a la geografía: Especificidad ecorregional y variabilidad en la abundancia parasitaria de *Ischnocera*.

Referencias bibliográficas

- Arriagada P, A Cicchino, S Mironov, K Ardiles, D Doussang & D González-Acuña. 2010. Parasitismo externo y gastrointestinal en torcaza *Columba araucana* Lesson, 1827 (Aves, Columbidae) de la Comuna de Pinto, Provincia de Ñuble, Chile. *Revista Ibero-Latinoamericana* 69(2): 158-162.
- Barker DE, DJ Marcogliese & DK Cone. 1996. On the distribution and abundance of eel parasites in Nova Scotia: local versus regional patterns. *The Journal of Parasitology* 82: 697-701.
- Begon M, CR Townsend & JL Harper. 2006. *Ecology from Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing. Reino Unido. 738 p.
- Beldomenico PM. 2008. *Ecoepidemiología: salud en animales silvestres*. Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional del Litoral. Esperanza, Argentina. 59 p.
- Bush AO, KD Lafferty, JM Lotz & AW Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of Parasitology* 83(4): 575-583.
- Bush SE, CW Harbison, DL Slager, AT Peterson, RD Price & DH Clayton. 2009. Geographic variation in the community structure of lice on western scrub-jays. *The Journal of Parasitology* 95(1): 10-13.
- Carrillo CM, F Valera, A Barbosa & A Moreno. 2007. Thriving in an arid environment: high prevalence of avian lice in low humidity conditions. *Ecoscience* 14(2): 241-249.
- Cicchino AC. 1986. Contribución al conocimiento de los Malófagos Argentinos. XIX. Cuatro nuevas especies del género *Brueelia* Kéler, 1936 (Phlopterae [sic]) parásitas de especies de *Turdus* Linné 1758 (Aves, Passeriformes, Muscicapidae, Turdinae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 44(1):91-102.
- Cicchino AC & DC Castro. 1996. Revisión preliminar de las especies del género *Brueelia* Kéler, 1936 (Phthiraptera, Philopterae) parásitas de Icterinae (Aves, Passeriformes, Fringillidae). *Graellsia* 52:3-30.
- Cicchino AC & DC Castro. 1998. Capítulo 8: Amblycera. pp 84-103. En: JJ Morrone & S Coscarón (eds) *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos, una Perspectiva Biotaxonomica*. SUR La Plata. Buenos Aires, Argentina.
- Cicchino A & D González-Acuña. 2008. Two new species of *Brueelia* (Phthiraptera: Philopteridae s. l.) parasitic on two species of *Phrygilus* (Aves: Emberizidae) from Chile. *Neotropical Entomology* 37(3): 301-304.
- Cicchino A & D González-Acuña. 2009a. Chewing lice (Insecta: Phthiraptera) from parrots and parakeets of the genera *Cyanoliseus* and *Enicognathus* in Chile and Argentina, with descriptions of a new species. *Zootaxa* 2117: 37-42.

Cicchino AC & DA González-Acuña. 2009b. A new species of *Aquanirmus* Clay & Meinertzhagen (Phthiraptera: Philopteridae) parasitic on the great grebe, *Podiceps major* (Aves: Podicipedidae), in Argentina and Chile. *Neotropical Entomology* 38(3): 384-388.

Cicchino A & D González-Acuña. 2009c. A new species of *Brueelia* Kéler (Phthiraptera: Philopteridae) parasitic on the Common Diuca-Finch, *Diuca diuca diuca* (Aves: Emberizidae) in Chile. *Neotropical Entomology* 38(4): 504-507.

Cicchino A & DF González-Acuña. 2012. Species in the genus *Bonomiella* Conci, 1942 (Phthiraptera: Menoponidae) from Argentina and Chile. *Zootaxa* 3427: 47-56.

Cicchino A, MP Valim & D González-Acuña. 2014. A review of the louse genus *Tinamotaecola* (Insecta: Phthiraptera: Philopteridae *sensu lato*), with description of new species. *Zootaxa* 3835(3): 349-363.

Clayton DH & DM Tompkins. 1995. Comparative effect of mites and lice on the reproductive success of Rock Doves (*Columba livia*). *Parasitology* 110: 195-206.

Clayton DH, RD Price & RDM Page. 1996. Revision of *Dennyus* (*Collodennyus*) lice (Phthiraptera: Menoponidae) from swiftlets, with descriptions of new taxa and a comparison of host-parasite relationship. *Systematic Entomology* 21: 179-204.

Clayton DH & RD Price. 1999. Taxonomy of new world *Columbicola* (Aves), with descriptions of five new species. *Annals of the Entomological Society of America* 92(5): 675-685.

Combes C. 2001. *Parasitism: The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. University of Chicago, USA. p. 728.

Cone DK, DJ Marcogliese, AM Barse & MDB Burt. 2006. The myxozoan fauna of *Fundulus diaphanus* (Cyprinodontidae) from freshwater localities in eastern North America: prevalence, community structure, and geographic distribution. *The Journal of Parasitology* 92: 52-57.

Di Castri F. 1968. Esquisse écologique du Chili. En: Delamare-Deboutteville C & E Rapaport (eds). *Biologie de L'Amérique australe*. pp. 7-52. Volumen IV. CRNS. Paris, Francia.

Di Castri F & E Hajek. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile. Editorial de la Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 161 p.

Dirección de Meteorología de Chile. 2001. *Climatología Regional*. Departamento de Climatología y meteorología. Santiago, Chile. 45 p.

Dirección de Meteorología de Chile. 2011. *Anuario climatológico 2010*. Subdepartamento de Climatología y meteorología aplicada. Santiago, Chile. 92 p.

Dirección de Meteorología de Chile. 2012. Anuario climatológico 2011. Subdepartamento de Climatología y meteorología aplicada. Santiago, Chile. 103 p.

Dirección de Meteorología de Chile. 2013. Anuario climatológico 2012. Subdepartamento de Climatología y meteorología aplicada. Santiago, Chile. 90 p.

Estrada-Peña A, AA Guglielme & AJ Mangold. 2004. The distribution and ecological 'preferences' of the tick *Amblyomma cajennense* (Acari: Ixodidae), an ectoparasite of humans and other mammals in the Americas. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*, 98(3): 283-292.

Eveleigh ES & W Threlfall. 1976. Population dynamics of lice (Mallophaga) on auks (Alcidae) from Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* 54: 1694-1711.

Fjeldsa J & N Krabbe. 1990. Birds of the High Andes. Zoological Museum, University of Copenhagen. Copenhagen, Dinamarca.

Fowler JA & LR Williams. 1985. Population dynamics of Mallophaga and Acari on Reed Buntings occupying a communal winter roost. *Ecological Entomology* 10(4): 377-383.

Galloway TD. 2005. Ectoparasites from native and introduced birds from Christchurch and surrounding areas, New Zealand. *Tuhinga* 16: 13-20.

García D. 2008. El concepto de escala y su importancia en el análisis espacial. En: Maestre FT, A Escudero & A Bonet (eds) *Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones*. 35-849 pp. DYKINSON, S.L. Madrid, España.

González-Acuña D. 2008. Orden Phthiraptera (piojos, liendres). Invertebrados Terrestres. Capítulo II: Nuestra Diversidad Biológica. 137-138 pp. En: Rovira J, J Ugalde & M Stutzin (eds) *Biodiversidad de Chile, Patrimonio y Desafíos*. 3a edición. Comisión Nacional del Medio Ambiente. Santiago, Chile.

González-Acuña D, A Dauschies, K Pohlmeier, L Rubilar, O Skewes & E Mey. 2003a. Ectoparásitos de la perdiz chilena (*Nothoprocta perdicaria*) en la provincia de Ñuble, Chile. *Parasitología Latinoamericana* 58: 75-77.

González-Acuña D, A Dauschies, K Pohlmeier, L Rubilar-Contreras, O Skewes-Ramm, E Mey & E Casanueva. 2003b. Ectoparásitos de la codorniz (*Callipepla californica*) en la provincia de Ñuble, Chile y su correlación con el sexo, edad y hábitat de captura. *Lundiana* 4(2): 129-134.

González D, G Castillo, J López, L Moreno, S Donoso, O Skewes, R Martínez & J Cabello. 2004a. Parásitos gastrointestinales y externos de la paloma domestica (*Columba livia*) en la ciudad de Chillán, Chile. *Agrociencia* 20(2):107-112.

González D, A Dauschies, L Rubilar, K Pohlmeier, O Skewes & E Mey. 2004b. Fauna parasitaria de la tórtola común (*Zenaida auriculata*, de Murs 1847) (Columbiformes: Columbidae) en Ñuble, Chile. *Parasitología Latinoamericana* 59: 37-41.

González D, O Skewes, C Candia, R Palma & L Moreno. 2005. Estudio del parasitismo gastrointestinal y externo del Caiquén *Chloephaga picta* Gmelin, 1789 (Aves, Anatidae) en la Región de Magallanes, Chile. *Parasitología Latinoamericana* 60(1-2): 86-89.

González-Acuña D, F Vergara, L Moreno, C Barrientos, K Ardiles & A Cicchino. 2006a. Lice (Insecta: Phthiraptera) from species of the families Furnariidae, Tyrannidae, Turdidae and Icteridae (Aves: Passeriformes) from Chile. *Gayana* 70(2): 210-219.

González-Acuña D, C Fischer, R Palma, L Moreno, C Barrientos, L Muñoz, K Ardiles, A Cicchino. 2006b. Piojos (Phthiraptera: Insecta) de aves de la familia Laridae (Aves: Charadriiformes) en Chile. *Parasitología Latinoamericana* 61: 188-191.

González-Acuña D, R Muñoz, A Cichino & R Figueroa. 2006c. Lice of Chilean owls: A first description. *Journal of Raptor Research* 40(4): 301-301.

González-Acuña D, P Olmedo & A Cicchino. 2008a. Parásitos de *Vanellus chilensis chilensis* (Aves, Charadriidae) en Chillán, Centrosur de Chile. *Boletín Chileno de Ornitología* 14(1): 36-48.

González-Acuña D, K Ardiles, RA Figueroa, C Barrientos, P González, L Moreno & A Cicchino. 2008b. Lice of chilean diurnal raptors. *The Journal of Raptor Research* 42(4): 281-286.

González-Acuña D, J Lara & A Cicchino. 2009. Nuevos registros de piojos (Insecta: Phthiraptera) en aves domésticas y ornamentales en Chile. *Archivos de Medicina Veterinaria* 41: 181-184.

González-Acuña D, L Moreno, A Cicchino, S Mironov & M Kinsella. 2010. Checklist of the parasites of the black-necked swan, *Cygnus melanocoryphus* (Aves: Anatidae), with new records from Chile. *Zootaxa* 2637: 55-68.

González-Acuña D, F Corvalan, C Barrientos, D Dougssang, C Mathieu, L Nilsson, ME Casanueva & RL Palma. 2011a. Community structure of lice (Insecta: Phthiraptera) from two sympatric gull species: Kelp Gull (*Larus dominicanus*) and Franklin's Gull (*Larus pipixcan*) in Talcahuano, Chile. *Neotropical Entomology* 40(3): 300-304.

González-Acuña D, E Lohse, A Cicchino, S Mironov, RA Figueroa, K Ardiles & M Kinsella. 2011b. Parasites of the american kestrel (*Falco sparverius*) in south-central Chile. *The Journal of Raptor Research* 45(2): 188-193.

González-Acuña D, K Ardiles, L Moreno, S Muñoz, RA Vásquez, C Celis, R Rozzi & AC Cicchino. 2014. Louse species (Insecta: Phthiraptera) from Chilean Picidae (Aves: Piciformes). *Entomological News* 124(2): 109-119.

Hackett SJ, RT Kimball, S Reddy, RCK Bowie, EL Barun, MJ Braun, JL Chojnowski, WA Cox, K-L Han, J Harshman, CJ Huddleston, BD Marks, KJ Miglia, WS Moore, FH Sheldon, DW Steadman, CC Witt & T Yuri. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320: 1763-1767.

Hajek E. 1991. Medio ambiente en Chile. En: Hajek E (ed) *La situación ambiental en América Latina, Algunos Estudios de Casos*. Balado-Buschi: 237-294. CIEDLA, Buenos Aires, Argentina.

Hinojosa-Sáez A, D González-Acuña & M George-Nascimento. 2009. Parásitos metazoos de *Anas georgica* Gmelin, 1789 (Aves: Anseriformes) en Chile central: especificidad, prevalencia y variaciones entre localidades. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 337-345.

Jaksic F. 2001. *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 233 p.

Jaramillo A. 2005. *Aves de Chile: incluye la Península Antártica, las Islas Malvinas y Georgia del Sur*. Lynx Ediciones. Barcelona, España. 240 p.

Johnson KP & DH Clayton. 2003. The biology, ecology, and evolution of chewing lice. 449-476 pp. En: Price RD, RA Hellenthal, RL Palma, KP Johnson & DH Clayton (eds) *The Chewing Lice: World Checklist and Biological Overview*. Illinois Natural History Survey Special Publication 24.

Johnson KP, DL Reed, SLH Parker, D Kim & DH Clayton. 2007. Phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial genes supports species groups for *Columbicola* (Insecta: Phthiraptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 506-518.

Johnson KP, JD Weckstein, MJ Meyer & DH Clayton. 2011. There and back again: switching between host orders by avian body lice (Ischnocera: Gonioididae). *Biological Journal of the Linnean Society* 102: 614-625.

Junqueira Enout AM, DN Campos Lobato, F Carvalho & Y Antonini. 2012. Chewing lice (Insecta, Phthiraptera) and feather mites (Acari, Astigmata) associated with birds of the Cerrado in Central Brazil. *Parasitology* 111(4): 1731-1742.

klockenhoff HF. 1984. A redescription of *Myrsidea serini* (Mallophaga: Menoponidae), a parasite from passerine birds. *New Zealand Journal of Zoology* 11: 17-22.

Krasnov BR, GI Shenbrot, IS 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 BR & R Poulin. 2010. Capítulo 8: Ecological properties of a parasite: species-specific stability and geographical variation. 99-113 pp. En: Morand S & BR Krasnov (eds) The biogeography of host-parasite interactions. Oxford University Press. New York, USA.
- Lee PLM & DH Clayton. 1995. Population biology of whift (*Apus apus*) ectoparasites in relation to host reproductive success. *Ecological Entomology* 20: 43-50.
- Martínez D, G González. 2005. Las Aves de Chile, Nueva Guía de Campo. Ediciones del Naturalista. Santiago, Chile. 620 p.
- Mey E. 2004. Zur Taxonomie, Verbreitung und Parasitophyletische Evidenz des Philopterus Komplex (Insecta, Phthiraptera, Ichnocera). *Ornithologischer Anzeiger* 43: 149-203.
- Morand S & JF Guégan. 2000. Distribution and abundance of parasite nematodes: ecological specialization, phylogenetic constraint or simply epidemiology? *Oikos* 88: 563-573.
- Morand S & J Deter. 2009. Capítulo 6: Parasitism and regulation of the host population. 84-105 p. En: Thomas F, JF Guégan, F Renaud (eds) Ecology and evolution of parasitism. Oxford University Press. Gran Bretaña.
- Morrone JJ & T Escalante. 2009. Diccionario de biogeografía. D.R. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., México. 230 p.
- Moyer BR, DM Drown & DH Clayton. 2002. Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. *OIKOS* 97: 223-228.
- Nelson BC. 1972. A revision of the New World species of *Ricinus* (Mallophaga) occurring on Passeriformes (Aves). University of California Press. Los Ángeles, Londres. 175 p.
- Ortiz RA. 2006. Fauna ectoparasitaria de las palomas domésticas (*Columba livia*) de la ciudad de Chillán. Departamento de Ciencias Pecuarias, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad de Concepción. Memoria de Título en Medicina Veterinaria, Chillán. 30 p.
- Pacheco MA, FU Battistuzzi, ML Lentino, RF Aguilar, S Kumar & AA Escalante. 2011. Evolution of modern birds revealed by mitogenomics: timing the radiation and origin of major orders. *Molecular Biology and Evolution* 28(6): 1927-1942.
- Poulin R. 1992. Determinants of host-specificity in parasites of freshwater fishes. *International Journal of Parasitology* 22:753-758.
- Poulin R. 2005. Relative infection levels and taxonomic distances among the host species used by a parasite: insights into parasite specialization. *Parasitology* 130: 109-115.
- Poulin R. 2007. Are there general laws in parasite ecology?. *Parasitology* 134: 763-776.

Poulin R. 2013. Explaining variability in parasite aggregation levels among host samples. *Parasitology* 140: 541-546.

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

Poulin R & D Mouillot. 2005. Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity. *Journal of parasitology* 91(3): 511-514.

Poulin R, BR Krasnov & S Morand. 2006. Capítulo 13: Patterns of Host Specificity in Parasites Exploiting Small Mammals: 233-256. En: Morand S, BR Krasnov & R Poulin (eds) *Micromammals and macroparasites*. Springer. Tokio, Japón.

Price RD, DH Clayton & RA Hellenthal. 1999. Taxonomic review of *Physconelloides* (Phthiraptera: Philopteridae) from the Columbiformes (Aves), including descriptions of three new species. *Journal of Medical Entomology* 36(2): 195-206.

Price RD, RA Hellenthal & RL Palma. 2003. World Checklist of Chewing Lice with Host Associations and Keys to Families and Genera: 1-448 pp. En: Price RD, RA Hellenthal, RL Palma, KP Johnson & DH Clayton (eds) *The Chewing Lice: World Checklist and Biological Overview*. Illinois Natural History Survey Special Publication 24.

Proctor H & I Owens. 2000. Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 15(9): 358-364.

Rabinovich JE. 1978. *Ecología de Poblaciones Animales*. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos, Secretaría General de la Organización de Estados Americanos. Washington D.C., EE.UU. 114 p.

Rékási J, L Rózsa & BJ Kiss. 1997. Patterns in the distribution of avian lice (Phthiraptera, Amblycera, Ischnocera). *Journal of Avian Biology* 28: 150-156.

Reyes J. 2008. Estudio del parasitismo gastrointestinal y externo de Fío-Fío *Elaenia albiceps chilensis*. Hellmayr, 1927 (Aves, Tyrannidae) en la Provincia de Ñuble, Chile. Departamento de Ciencias Pecuarias, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad de Concepción. Memoria de Título en Medicina Veterinaria, Chillán. 34 p.

Roberts MG, AP Dobson, P Arneberg, GA de Leo, RC Krecek, MT Manfredi, P Lanfranchi & E Zaffaroni. 2002. Capítulo 4: Parasite community ecology and biodiversity. 63-82 p. En: Hudson PJ, A Rizzoli, BT Grenfell, H Heesterbeek, AP Dobson (eds) *The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford University Press. Gran Bretaña.

Roberts MG, AP Dobson, P Arneberg, GA de Leo, RC Krecek, MT Manfredi, P Lanfranchi & E Zaffaroni. 2002. Capítulo 4: Parasite community ecology and biodiversity. 63-82 p. En: Hudson PJ, A Rizzoli, BT Grenfell, H Heesterbeek, AP Dobson (eds) *The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford University Press. Gran Bretaña.

- Rózsa L. 1997. Patterns in the abundance of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera). *Journal of Avian Biology* 28: 249-254.
- Rózsa L, J Rékási & J Reiczigel. 1996. Relationship of host coloniality to the population ecology of avian lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology* 65: 242-248.
- Rózsa L, J Reiczigel & G Majoros. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *The Journal of Parasitology* 86(2): 228-232.
- San Martín-Órdenes J, C Brevis-Ibañez, L Rubilar-Contreras, R Schmäsche, A Dausgchies & D González-Acuña. 2005. Ectoparasitismo del tiuque común *Milvago chimango chimango* (Vieillot, 1816) (Aves, Falconidae) en la zona de Ñuble, Chile. *Lundiana* 6(1): 49-55.
- Shaw DJ & Dobson AP. 1995. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife host populations: A quantitative review. *Parasitology* 111: S111-S133.
- Soto M, L Moreno, MS Sepúlveda, JM Kinsella, S. Mironov & D González-Acuña. 2013. First records of parasites from the long-tailed meadowlark *Sturnella loyca* (Passeriformes: Icteridae) from the Bío Bío Region, Chile. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1316-1320.
- Storer TI, RL Usinger, RC Stebbins & JW Nybakken. 2003. Capítulo 33: Clase Aves. 784-817 p. En: Storer TI, RL Usinger, RC Stebbins & JW Nybakken (eds) *Zoología general*. Ediciones Omega S.A. Barcelona, España.
- Tinsley RC. 2006. Chapter 6: Parasitism and hostile environments. 85-112 p. En: Thomas F, F Renaud & J-F Guégan (eds) *Parasitism and ecosystems*. Oxford University Press. New York, EE.UU.
- Wall R & D Shearer. 2001. *Veterinary ectoparasites: biology, pathology and control*. 2a edición. Blackwell Science, 262 p.
- Wilson K, ON Bjørnstad, AP Dobson, S Merler, G Pogliayen, SE Randolph, AF Read & A Skoring. 2002. Capítulo 2: Heterogeneities in Macroparasite Infections: Patterns and Processes. 6-44 pp. En: Hudson PJ, A Rizzoli, BT Grenfell, H Heesterbeek, AP Dobson (eds) *The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford University Press. Gran Bretaña.
- Whiteman, NK & PG Parker. 2004. Effects of host sociality on ectoparasite population biology. *Journal of Parasitology*. 90: 939-947.
- Vas Z., L Lefebvre, KP Johnson, J Reiczigel & L Rózsa. 2011. Clever birds are lousy: covariation between avian innovation and the taxonomic richness of their amblyceran lice. *International Journal for Parasitology*. 41: 1295-1300.

Tabla 1.1. Ecorregiones del norte de Chile.

Ecorregión	Localización	Vegetación	Clima / Actividad vegetativa
Tropical de altura	Banda árida paralela a la Cordillera	Estepas arbustivas de tolares y de pajonales dominando las gramíneas de los géneros <i>Stipa</i> y <i>Festuca</i> (Familia: Poaceae), y en menor medida con llaretales de los géneros <i>Laretia</i> y <i>Azorella</i> (Familia: Apiaceae)	*Actividad vegetativa, principalmente entre enero y febrero
Tropical marginal	Banda situada entre Tropical de Altura y Desértica Interior, y hacia el norte colinda con Mediterránea per árida	Vegetación semidesértica con caméfitos y arbustivas de los géneros <i>Tessaria</i> y <i>Baccharis</i> (Familia: Asteraceae)	Lluvias de verano, ocurriendo gran *actividad vegetativa entre enero y febrero
Desértica Interior	Banda situada entre Tropical marginal y Desértica costera, y hacia el sur colinda con Mediterránea per árida	Escasa vegetación concentrada en algunos valles y sabanas de tamarugos (<i>Prosopis tamarugo</i> , Familia: Fabaceae)	Aridez acentuada todo el año, con poca influencia oceánica (de neblina) y tropical (de lluvias esporádicas en invierno)
Desértica costera	Banda a lo largo de la costa	Vegetación semidesértica de caméfitos, cactáceas (Familia: Cactaceae) y plantas anuales	Humedad relativa superior a 75%, con cierta influencia oceánica y mediterránea, donde las escasas lluvias ocurren con más frecuencia en invierno, estación en la que se produce la mayor *actividad vegetativa
Mediterránea per árida	Hacia el sur colinda con Mediterránea árida	Vegetación semidesértica de caméfitos y cactáceas, aumentando su densidad hacia el sur. En los valles costeros se asocian <i>Euphorbia</i> sp. (Familia: Euphorbiaceae) con cactáceas, y sabanas de Chañar (<i>Geoffroea decorticans</i> , Familia: Fabaceae) existentes a lo largo de los ríos	Humedad relativa promedio de 25%, con un gradiente de aridez desde la costa (9 meses) hacia el interior (11 meses)

Mediterránea árida	Hacia el norte colinda con Mediterránea per árida	Su fisonomía vegetal pasa de desierto absoluto hasta bosquetes higrófilos templados de neblina y en el interior existen matorrales espinosos densos, sin embargo la mayoría de la ecorregión se conforma de una estepa empobrecida	De menor influencia desértica con un periodo seco de 8 a 9 meses, y en la cual se alternan años lluviosos con secos, y con inviernos subhúmedos
-----------------------	------------------------------------------------------------	---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Fuente: di Castri (1968); di Castri & Hajek (1976); Hajek (1991).

*= Periodo cálido con suficiente disponibilidad hídrica, que posibilita el desarrollo de las plantas (di Castri & Hajek, 1976).



Tabla 1.2. Especies de piojos y hospedadores aviarios registrados anteriormente en el norte de Chile.

Phthiraptera	Hospedador	Localidad	Referencias
Amblycera			
<i>Machaerilaemus laticapitus</i>	<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	Copiapo	1
<i>Menacanthus pici</i>	<i>Veniliornis lignarius</i>	Las Chinchillas, Coquimbo	2
Ischnocera			
<i>Brueelia boae</i>	<i>Sturnella loyca</i>	Huilmo, Coquimbo	3
<i>Brueelia diucae</i>	<i>Diuca diuca</i>	Punitaqui, Coquimbo	4
<i>Brueelia coquimbana</i>	<i>Phrygilus gayi</i>	Punitaqui, Coquimbo	5
<i>Brueelia magellanica</i>	<i>Turdus flacklandii</i>	Punitaqui, Coquimbo	6
<i>Brueelia marcoi</i>	<i>Curaeus curaeus</i>	Huilmo, Coquimbo	3
<i>Brueelia yal</i>	<i>Phrygilus fruticeti</i>	Punitaqui, Coquimbo	5
<i>Saemundssonina lari</i>	<i>Larus pipixcan</i>	Río Lluta, Arica	7
<i>Tinamotaecola andinae</i>	<i>Tinamotis pentlandii</i>	Visviri, Tarapaca	8

1: Price et al. 2002; 2: González-Acuña et al. 2014; 3: Cicchino & Castro 1996; 4: Cicchino & González-Acuña 2009c; 5: Cicchino & González-Acuña 2008; 6: Cicchino 1986; 7: González-Acuña et al. 2006b; 8: Cicchino et al. 2014.



Tabla 2.1. Localidades y meses de capturas de aves en el norte de Chile, durante 2010 a 2012.

Ecorregión / Localidad	Latitud y longitud (grados centígrados)		2010				2011		2012
			Abr	Ago	Dic	Mar	May	Oct	Mar
Tropical de altura									
Lago Chungara - PN Lauca	-18.25048	-69.17693						x	x
Valle del Inca - Ollagüe	-21.22445	-68.25138					x	x	x
Tropical marginal									
Valle de Jeré - Toconao	-23.18237	-67.9849					x	x	
Putre	-18.19583	-69.56885					x	x	x
Chusmiza	-19.6831	-69.17695					x	x	x
Socoroma	-18.26502	-69.60265						x	x
Desértica interior									
RN Pampas de Tamarugal	-20.48232	-69.71692						x	x
Desértica costera									
Caleta Vitor	-18.7574	-70.3357					x	x	x
Valle de Azapa	-18.52761	-70.16462						x	x
Valle de Lluta	-18.40603	-69.99405						x	x
Mediterránea per árida									
PN Llanos de Challe	-28.04333	-71.11444	x	x	x	x			
PN Pan de Azúcar	-26.15972	-70.66694	x		x	x			
Mediterránea árida									
PN Fray Jorge	-30.64056	-71.65056		x	x	x			
RN Las Chinchillas	-31.50944	-71.1	x	x	x	x			

PN= Parque Nacional; RN= Reserva Nacional.

*Los muestreos en las ecorregiones y sus localidades, no pudieron ser realizados en mismos años y estaciones, debido a limitantes logísticas.

Tabla 3.1. Especies aviarias capturadas y evaluadas en este estudio, y sus localidades de captura en el norte de Chile.

Especie aviar	n	Ecorregiones					
		TA	TM	DI	DC	MPA	MA
Apodiformes-Caprimulgiformes							
<i>Oreotrochilus estella</i>	41	C (n= 19)	P (n= 12) S (n= 10)				
<i>Sephanoides sephaniodes</i>	45						FJ (n= 39) LCh (n= 6)
Columbiformes							
<i>Metriopelia melanoptera</i>	38	C (n= 24)	P (n=9) S (n= 5)				
Passeriformes							
<i>Catamenia analis</i>	37	C (n= 7)	P (n= 24) S (n= 5)			VA (n= 1)	
<i>Conirostrum tamarugense</i>	61	C (n= 1)	P (n= 7)	PT (n= 16)	CV (n= 35) VL (n= 2)		
<i>Diuca diuca</i>	35					LIC (n= 17) PA (n= 8)	FJ (n= 9) LCh (n= 1)
<i>Phrygilus alaudinus</i>	103					LIC (n= 92)	FJ (n= 11)
<i>Phrygilus fruticeti</i>	72	VI (n= 5) C (n= 7)	P (n= 8) S (n= 16)			LIC (n= 2) PA (n= 1)	FJ (n= 16) LCh (n= 17)
<i>Phrygilus plebejus</i>	81	LC (n= 2) VI (n= 75) C (n= 1)	P (n= 3)				
<i>Thraupis bonariensis</i>	47	C (n= 3)	P (n= 1) S (n= 43)				

<i>Xenospingus concolor</i>	70				CV (n= 40)		
					VA (n= 10)		
					VL (n= 20)		
<i>Zonotrichia capensis</i>	298	C (n= 4)	VJ (n= 4)	PT (n= 20)	CV (n= 14)	LIC (n= 21)	FJ (n= 101)
			P (n= 23)		VA (n= 22)		LCh (n= 39)
			S (n= 38)		VL (n= 9)		

n= Número de individuos hospedadores capturados. TA= Tropical de altura, TM= Tropical marginal, Desértica interior= DI, Desértica costera= DC, Mediterránea per árida= MPE, MA= Mediterránea árida; Tropical de altura: C= Chusmiza, VI= Valle del Inca - Ollagüe, LC= Lago Chungara - PN Lauca; Tropical marginal: VJ= Valle de Jeré - Toconao, P= Putre, S= Socoroma; Desértica interior: PT= RN Pampas de Tamarugal; Desértica costera: CV= Caleta Vitor, VA= Valle de Azapa, VL= Valle de Lluta; Mediterránea per árida: LIC= PN Llanos de Challe, PA= PN Pan de Azúcar; Mediterránea árida: FJ= PN Fray Jorge, LCh= RN Las Chinchillas.



Tabla 3.2. Parámetros de estimación poblacional parasitaria en hospedadores aviares, norte de Chile.

Hospedadores	N° Hospedadores	Hospedadores + N° parásitos	Niveles de parasitismo	P (%)	IC*	Im	IC**	Am	IC**	
Aves	928	7	40	Amblycera	0,8	0,3 - 1,55	5,71	1 - 10,71	0,04	0,01 - 0,12
	928	75	432	Ischnocera	8,1	6,4 - 10,03	5,76	4,25 - 9,07	0,47	0,33 - 0,70
Apodiformes-caprimulgiformes	86	3	20	Amblycera	3,5	0,7 - 9,9	6,67	1 - 12,3	0,23	0,02 - 1,04
	86	1	2	<i>Trochiloecetes</i>	2,3	0,3 - 8,1	1	-	0,02	0 - 0,06
<i>Oreotrochilus estella</i>	86	1	18	<i>Leremenopon</i>	1,2	0 - 6,3	18	-	0,21	0 - 0,63
	41	2	2	Amblycera	4,9	0,6 - 16,5	1	-	0,05	0 - 0,12
<i>Sephanoides sephaniodes</i>	41	2	2	<i>Trochiloecetes</i> sp.	4,9	0,6 - 16,5	1	-	0,05	0 - 0,12
	45	1	18	Amblycera	2,2	0,1 - 11,8	18	-	0,4	0 - 1,2
Columbiformes	45	1	18	<i>Leremenopon</i> sp.	2,2	0,1 - 11,8	18	-	0,4	0 - 1,2
	38	9	72	Ischnocera	23,7	11,4 - 40,2	8	4,56 - 15,4	1,89	0,82 - 4,44
<i>Metriopelia melanoptera</i>	38	9	61	<i>Columbicola</i>	23,7	11,4 - 40,2	6,78	3,67 - 14,7	1,61	0,63 - 4,25
	38	3	11	<i>Physconelloides</i>	7,9	1,7 - 21,4	3,67	2 - 4,67	0,29	0,05 - 0,82
	38	9	72	Ischnocera	23,7	11,4 - 40,2	8	4,56 - 15,4	1,89	0,82 - 4,44
Passeriformes	38	9	61	<i>Columbicola drowni</i>	23,7	11,4 - 40,2	6,78	3,65 - 14,5	1,61	0,66 - 4,20
	38	3	11	<i>Physconelloides emersoni</i>	7,9	1,7 - 21,4	3,67	2 - 4,67	0,29	0,05 - 0,76
	188	4	20	Amblycera	2,1	0,6 - 5,4	5	1 - 9	0,11	0,01 - 0,47
<i>Catamenia analis</i>	37	1	17	<i>Myrsidea</i>	2,7	0,1 - 14,2	17	-	0,46	0 - 1,38
	151	3	3	<i>Ricinus</i>	2	0,4 - 5,7	1	-	0,02	0 - 0,05
<i>Phrygilus plebejus</i>	37	1	17	Amblycera	2,7	0,1 - 14,2	17	-	0,46	0 - 1,38
	37	1	17	<i>Myrsidea serini</i>	2,7	0,1 - 14,2	17	-	0,46	0 - 1,38
	81	2	2	Amblycera	2,5	0,3 - 8,6	1	-	0,02	0 - 0,06

	81	2	2	<i>Ricinus australis</i>	2,5	0,3 - 8,6	1	-	0,02	0 - 0,06
<i>Xenospingus concolor</i>	70	1	1	Amblycera	1,4	0 - 7,7	1	-	0,01	0 - 0,04
	70	1	1	<i>Ricinus</i> sp.	1,4	0 - 7,7	1	-	0,01	0 - 0,04
Passeriformes	804	66	360	Ischnocera	8,2	6,4 - 10,3	5,45	3,86 - 9,34	0,45	0,29 - 0,76
	469	41	166	<i>Brueelia</i>	8,7	6,3 - 11,7	4,05	2,59 - 8,12	0,35	0,21 - 0,76
	508	27	194	<i>Philopterus</i>	5,3	3,5 - 7,6	7,19	4,44 - 15,80	0,38	0,22 - 1
<i>Conirostrum tamarugense</i>	61	1	1	Ischnocera	1,6	0 - 8,8	1	-	0,02	0 - 0,05
	61	1	1	<i>Brueelia</i> n.sp. 1	1,6	0 - 8,8	1	-	0,02	0 - 0,05
<i>Diuca diuca</i>	35	3	92	Ischnocera	8,6	1,8 - 23,1	30,7	11 - 48,70	2,63	0,32 - 10,30
	35	1	16	<i>Brueelia diucae</i>	2,9	0,1 - 14,9	16	-	0,46	0 - 1,37
	35	2	76	<i>Philopterus</i> n.sp. 2	5,7	0,7 - 19,2	38	11 - 38	2,17	0 - 8,3
<i>Phrygilus alaudinus</i>	103	16	50	Ischnocera	15,5	9,1 - 24	3,12	2,19 - 4,50	0,49	0,25 - 0,85
	103	11	29	<i>Brueelia</i> n.sp. 2	10,7	0,05 - 18,3	2,64	1,73 - 3,82	0,28	0,14 - 0,52
	103	6	21	<i>Philopterus</i> n.sp. 4	5,8	2,2 - 12,2	3,5	2 - 4,67	0,20	0,07 - 0,46
<i>Phrygilus fruticeti</i>	72	6	62	Ischnocera	8,3	3,1 - 17,3	10,3	3 - 31	0,86	0,17 - 3,74
	72	3	47	<i>Brueelia yal</i>	4,2	0,9 - 11,7	15,7	1 - 30	0,65	0,01 - 3,92
	72	4	15	<i>Philopterus</i> n.sp. 5	5,6	1,5 - 13,6	3,75	2 - 5,75	0,21	0,06 - 0,53
<i>Phrygilus plebejus</i>	81	1	1	Ischnocera	1,2	0 - 6,7	1	-	0,01	0 - 0,30
	81	1	1	<i>Brueelia</i> sp.	1,2	0 - 6,7	1	-	0,01	0 - 0,30
<i>Thraupis bonariensis</i>	47	6	36	Ischnocera	12,8	4,8 - 25,7	6	3,33 - 9,50	0,77	0,28 - 1,75
	47	6	36	<i>Brueelia</i> n.sp. 4	12,8	4,8 - 25,7	6	3,33 - 9,50	0,77	0,28 - 1,75
<i>Xenospingus concolor</i>	70	18	36	Ischnocera	25,7	16 - 37,6	2	1,44 - 3,49	0,51	0,30 - 1,03
	70	18	36	<i>Brueelia</i> n.sp. 5	25,7	16 - 37,6	2	1,44 - 3,49	0,51	0,30 - 1,03
<i>Zonotrichia capensis</i>	298	15	82	Ischnocera	5	0,28 - 8,20	5,47	3,60 - 7,67	0,28	0,14 - 0,52
	298	15	82	<i>Philopterus</i> n.sp. 7	5	0,28 - 8,20	5,47	3,60 - 7,67	0,28	0,14 - 0,52

P (%)= Prevalencia; Im= Intensidad media; Am= Abundancia media. IC= Intervalo de confianza de 95%, *= Conservador de Clopper & Pearson; **= Número de réplicas Bootstrap = 2000. En negrillas= Parámetros estimados totales para cada orden aviar.

Tabla 3.3. Comparación de tasas de prevalencias, y de rangos de intensidades y abundancias parasitarias de subórdenes, géneros y especies de piojos, según hospedadores aviares.

Phthiraptera	Aves	P%		Am		Im	
		V-E	P	V-E	P	V-E	P
Amblycera e Ischnocera*, ***	Apodiformes-Caprimulgiformes, Columbiformes y Passeriformes	59,00	0,000	-4,03	0,002	-0,01	0,988
Amblycera y Amblycera*, ***	Apodiformes-Caprimulgiformes y Passeriformes	0,44	0,682	0,55	0,615	0,24	0,758
Ischnocera e Ischnocera*, ***	Columbiformes y Passeriformes	10,71	0,004	1,79	0,121	0,91	0,417
<i>Columbicola</i> sp. y <i>Physconelloides</i> spp.*, ***	Columbiformes <i>M. melanoptera</i>	3,56	0,113	1,71	0,187	1,15	0,353
<i>Brueelia</i> spp. y <i>Philoaterus</i> spp.***, ***	Passeriformes <i>D. diuca</i> , <i>P. alaudinus</i> , <i>P. fruticeti</i> , <i>T. bonariensis</i> , <i>X. concolor</i> y <i>Z. capensis</i>	4,42	0,044	-0,16	0,891	-1,21	0,326
<i>Brueelia</i> n.sp. 2, <i>Brueelia</i> n.sp. 4, <i>Brueelia</i> n.sp. 5 y <i>B. yal</i> ***, ***	<i>P. alaudinus</i> , <i>P. fruticeti</i> , <i>T. bonariensis</i> y <i>X. concolor</i>	15,45	0,002	27,01	0,001	10,81	0,029
<i>Philoaterus</i> n.sp. 2, <i>Philoaterus</i> n.sp. 4, <i>Philoaterus</i> n.sp. 5 y <i>Philoaterus</i> n.sp. 7**, ***	<i>D. diuca</i> , <i>P. alaudinus</i> , <i>P. fruticeti</i> y <i>Z. capensis</i>	0,12	0,927	0,12	0,990	5,14	0,162

V-E= Valor estadístico mediante t estadístico con 2000 replicas bootstraps (*) y Kruskal-Wallis (**), para evaluar rangos de intensidades medias (Im) y abundancias medias (Am), y mediante Chi cuadrado y test exacto de Fisher (***) para evaluar prevalencias (P%); P= Probabilístico con 95% de confianza. Valores estadísticos y probabilísticos en negrillas= Presentan diferencias significativas.

Tabla 3.4. Amplitud de nicho ecológico de Columbiformes con piojos Ischnocera de este estudio y según otros autores. Índices de especificidad parasitaria taxonómica (STD) y su varianza (var STD). Se detallan los países previamente reportados.

Phthiraptera	Columbiformes	En este estudio	1	2	3	4	STD	var STD	Países previamente reportados	
Ischnocera										
<i>Columbicola drowni</i>	<i>Metriopelia melanoptera</i>	+	+	+			1.00	0.00	Chile (1), Argentina (2)	
	<i>Metriopelia aymara</i>				+				Argentina (2)	
<i>Physconelloides emersoni</i>	<i>Metriopelia melanoptera</i>	+				+	+	0.00	0.00	Ecuador (3), Argentina (4)

1: Clayton & Price 1999; 2: Johnson et al. 2007; 3: Price et al. 1999; 4: Johnson et al. 2011.



Tabla 3.5. Amplitud de nicho ecológico de Passeriformes con Phthiraptera de este estudio y según otros autores. Índices de especificidad parasitaria taxonómica (STD) y su varianza (var STD). Se detallan los países previamente reportados.

Phthiraptera	Passeriformes	En este estudio	1	2	3	4	5	STD	var STD	Países previamente reportados	
Amblycera											
<i>Myrsidea serini</i>	<i>Catamenia analis</i>	+						2.70	0.41		
	<i>Emberiza citrinella</i>		+							Nueva Zelanda (1)	
	<i>Agelasticus thilius</i>			+						Argentina (2)	
	<i>Carduelis carduelis</i>		+							España, Nueva Zelanda (1)	
	<i>Carduelis chloris</i>		+							Nueva Zelanda (1)	
	<i>Ricinus australis</i>	<i>Phrygilus plebejus</i>	+						1.81	0.73	
		<i>Passerina caerulea</i>					+				Bolivia (3)
<i>Passerina amoena</i>						+				USA (3)	
<i>Passerina ciris</i>						+				México (3)	
<i>Passerina cyanea</i>						+				USA (3)	
<i>Passerina versicolor</i>						+				USA (3)	
<i>Cyanocompsa cyanoides</i>							+			Honduras (3)	
<i>Xenospingus concolor</i>		+						0.00	0.00		
Ischnocera											
<i>Brueelia diucae</i>	<i>Diuca diuca</i>	+				+		0.00	0.00	Chile (4)	
<i>Brueelia yal</i>	<i>Phrygilus fruticeti</i>	+					+	0.00	0.00	Chile (5)	
<i>Brueelia</i> n.sp.	<i>Conirostrum tamarugense</i>	+						0.00	0.00		
<i>Brueelia</i> n.sp. 2	<i>Phrygilus alaudinus</i>	+						0.00	0.00		
<i>Brueelia</i> n.sp. 4	<i>Thraupis bonariensis</i>	+						0.00	0.00		
<i>Brueelia</i> n.sp. 5	<i>Xenospingus concolor</i>	+						0.00	0.00		
<i>Brueelia</i> sp.	<i>Phrygilus plebejus</i>	+						0.00	0.00		

<i>Philopterus</i> n.sp. 2	<i>Diuca diuca</i>	+	0.00	0.00
<i>Philopterus</i> n.sp. 4	<i>Phrygilus</i> <i>alaudinus</i>	+	0.00	0.00
<i>Philopterus</i> n.sp. 5	<i>Phrygilus</i> <i>fruticeti</i>	+	0.00	0.00
<i>Philopterus</i> n.sp. 7	<i>Zonotrichia</i> <i>capensis</i>	+	0.00	0.00

1: Klockenhoff 1984; 2: Galloway 2005; 3: Nelson 1972; 4: Cicchino & González-Acuña 2009c; 5: Cicchino & González-Acuña 2008.



Tabla 3.6. Distribución de piojos Amblycera e Ischnocera en aves del norte de Chile.

Hospedadores	Niveles de parasitismo	k	D
Aves	Amblycera	0,0027	0,996
	Ischnocera	0,0301	0,965
Apodiformes-caprimulgiformes	Amblycera	0,0116	0,974
	<i>Trochiloecetes</i>	-	0,966
	<i>Leremenopon</i>	-	0,977
<i>Oreotrochilus estella</i>	Amblycera	-	0,929
	<i>Trochiloecetes</i> sp.	-	0,929
<i>Sephanoides sephaniodes</i>	Amblycera	-	0,957
	<i>Leremenopon</i> sp.	-	0,957
Columbiformes	Ischnocera	0,0909	0,845
	<i>Columbicola</i>	0,0967	0,856
	<i>Physconelloides</i>	0,0397	0,911
<i>Metriopelia melanoptera</i>	Ischnocera	0,0909	0,845
	<i>Columbicola drowni</i>	0,0967	0,856
	<i>Physconelloides emersoni</i>	0,0397	0,911
Passeriformes	Amblycera	0,0081	0,986
	<i>Myrsidea</i>	-	0,947
	<i>Ricinus</i>	-	0,974
<i>Catamenia analis</i>	Amblycera	-	0,947
	<i>Myrsidea serini</i>	-	0,947
<i>Phrygilus plebejus</i>	Amblycera	-	0,963
	<i>Ricinus australis</i>	-	0,963
<i>Xenospingus concolor</i>	Amblycera	-	0,972
	<i>Ricinus</i> sp.	-	0,972
Passeriformes	Ischnocera	0,0314	0,965
	<i>Brueelia</i>	0,0396	0,961
	<i>Phlopterus</i>	0,0175	0,974
<i>Conirostrum tamarugense</i>	Ischnocera	-	0,968
	<i>Brueelia</i> n.sp. 1	-	0,968
<i>Diuca diuca</i>	Ischnocera	-	0,921
	<i>Brueelia diucae</i>	-	0,944
	<i>Phlopterus</i> n.sp. 2	-	0,936
<i>Phrygilus alaudinus</i>	Ischnocera	0,0941	0,897
	<i>Brueelia</i> n.sp. 2	0,0712	0,922
	<i>Phlopterus</i> n.sp. 4	0,0292	0,947
<i>Phrygilus fruticeti</i>	Ischnocera	0,0243	0,954
	<i>Brueelia yal</i>	0,0101	0,970
	<i>Phlopterus</i> n.sp. 5	0,0265	0,947
<i>Phrygilus plebejus</i>	Ischnocera	-	0,976
	<i>Brueelia</i> sp.	-	0,976

<i>Thraupis bonariensis</i>	Ischnocera	0,0503	0,897
	<i>Brueelia</i> n.sp. 4	0,0503	0,897
<i>Xenospingus concolor</i>	Ischnocera	0,2916	0,817
	<i>Brueelia</i> n.sp. 5	0,2916	0,817
<i>Zonotrichia capensis</i>	Ischnocera	0,0190	0,966
	<i>Philopterus</i> n.sp. 7	0,0190	0,966

k= índice de distribución binomial negativa; D= Índice de gregarismo de Poulin. En negrillas= Parámetros estimados totales para cada orden aviar.



Tabla 3.7. Parámetros de estimación poblacional parasitaria en órdenes aviares, según ecorregiones del norte de Chile.

Aves / Ecorregiones	N° Hospedadores	Hospedadores +	N° parásitos	Niveles de parasitismo	P (%)	IC*	Am	IC**
Apodiformes-Caprimulgiformes								
Tropical de altura	19	2	2	Amblycera	10,5	1,3 - 33,1	0,11	0 - 0,26
	19	2	2	<i>Trochiloecetes</i>	10,5	1,3 - 33,1	0,11	0 - 0,26
	19	2	2	<i>Trochiloecetes</i> sp.	10,5	1,3 - 33,1	0,11	0 - 0,26
Tropical marginal	22	0	0	Amblycera	0	-	0	-
	22	0	0	<i>Trochiloecetes</i>	0	-	0	-
	22	0	0	<i>Trochiloecetes</i> sp.	0	-	0	-
Mediterránea árida	45	1	18	Amblycera	2,2	0,1 - 11,8	0,40	0 - 1,20
	45	1	18	<i>Leremenopon</i>	2,2	0,1 - 11,8	0,40	0 - 1,20
	45	1	18	<i>Leremenopon</i> sp.	2,2	0,1 - 11,8	0,40	0 - 1,20
Columbiformes								
Tropical de altura	24	8	71	Ischnocera	33,3	15,6 - 55,3	2,96	1,25 - 6,70
	24	8	60	<i>Columbicola</i>	33,3	15,6 - 55,3	2,50	1 - 6,09
	24	8	60	<i>Columbicola drowni</i>	33,3	15,6 - 55,3	2,50	1 - 6,09
	24	3	11	<i>Physconelloides</i>	12,5	2,7 - 32,4	0,46	0,08 - 1,21
	24	3	11	<i>Physconelloides emersoni</i>	12,5	2,7 - 32,4	0,46	0,08 - 1,21
Tropical marginal	14	1	1	Ischnocera	7,1	0,2 - 33,9	0,07	0 - 0,21
	14	1	1	<i>Columbicola</i>	7,1	0,2 - 33,9	0,07	0 - 0,21
	14	1	1	<i>Columbicola drowni</i>	7,1	0,2 - 33,9	0,07	0 - 0,21
	14	0	0	<i>Physconelloides</i>	0	-	0	-

	14	0	0	<i>Physconelloides emersoni</i>	0	-	0	-
Passeriformes								
Tropical de altura	85	2	2	<i>Amblycera</i>	2,4	0,3 - 8,2	0,02	0 - 0,06
	7	0	0	<i>Myrsidea</i>	0	-	0	-
	7	0	0	<i>Myrsidea serini</i>	0	-	0	-
	78	2	2	<i>Ricinus</i>	2,6	0,3 - 9	0,03	0 - 0,06
	78	2	2	<i>Ricinus australis</i>	2,6	0,3 - 9	0,03	0 - 0,06
Tropical marginal	32	1	17	<i>Amblycera</i>	3,1	0,1 - 16,2	0,53	0 - 1,59
	29	1	17	<i>Myrsidea</i>	3,4	0,1 - 17,8	0,59	0 - 1,76
	29	1	17	<i>Myrsidea serini</i>	3,4	0,1 - 17,8	0,59	0 - 1,76
	3	0	0	<i>Ricinus</i>	0	-	0	-
	3	0	0	<i>Ricinus australis</i>	0	-	0	-
Desértica costera	71	1	1	<i>Amblycera</i>	1,4	0 - 7,6	0,01	0 - 0,04
	1	0	0	<i>Myrsidea</i>	0	-	0	-
	1	0	0	<i>Myrsidea serini</i>	0	-	0	-
	70	1	1	<i>Ricinus</i>	1,4	0 - 7,7	0,01	0 - 0,04
	70	1	1	<i>Ricinus sp.</i>	1,4	0 - 7,7	0,01	0 - 0,04
Passeriformes								
Tropical de altura	98	1	1	<i>Ischnocera</i>	1	0 - 5,6	0,01	0 - 0,03
	94	1	1	<i>Brueelia</i>	1,1	0 - 5,8	0,01	0 - 0,03
	1	0	0	<i>Brueelia n.sp. 1</i>	0	-	0	-
	12	0	0	<i>Brueelia yal</i>	0	-	0	-
	78	1	1	<i>Brueelia sp.</i>	1,3	0,03 - 6,92	0,01	0 - 0,04
	3	0	0	<i>Brueelia n.sp. 4</i>	0	-	0	-
	16	0	0	<i>Philopterus</i>	0	-	0	-
	12	0	0	<i>Philopterus n.sp. 5</i>	0	-	0	-
	4	0	0	<i>Philopterus n.sp. 7</i>	0	-	0	-
Tropical marginal	146	6	36	<i>Ischnocera</i>	4,1	1,5 - 8,7	0,25	0,09 - 0,64
	78	6	36	<i>Brueelia</i>	7,7	2,9 - 16	0,46	0,15 - 1,14

	7	0	0	<i>Brueelia</i> n.sp. 1	0	-	0	-
	24	0	0	<i>Brueelia yal</i>	0	-	0	-
	3	0	0	<i>Brueelia</i> sp.	0	-	0	-
	44	6	36	<i>Brueelia</i> n.sp. 4	13,6	5,17 - 27,36	0,82	0,27 - 1,91
	92	0	0	<i>Philopterus</i>	0	-	0	-
	24	0	0	<i>Philopterus</i> n.sp. 5	0	-	0	-
	68	0	0	<i>Philopterus</i> n.sp. 7	0	-	0	-
Desértica interior	36	0	0	Ischnocera	0	-	0	-
	16	0	0	<i>Brueelia</i>	0	-	0	-
	16	0	0	<i>Brueelia</i> n.sp. 1	0	-	0	-
	20	0	0	<i>Philopterus</i>	0	-	0	-
	20	0	0	<i>Philopterus</i> n.sp. 7	0	-	0	-
Desértica costera	152	19	37	Ischnocera	12,5	7,7 - 18,8	0,24	0,14 - 0,47
	107	19	37	<i>Brueelia</i>	17,8	11 - 26,3	0,35	0,20 - 0,68
	37	1	1	<i>Brueelia</i> n.sp. 1	2,7	0,06 - 14,17	0,03	0 - 0,08
	70	18	36	<i>Brueelia</i> n.sp. 5	25,7	16 - 37,6	0,51	0,30 - 1,03
	45	0	0	<i>Philopterus</i>	0	-	0	-
	45	0	0	<i>Philopterus</i> n.sp. 7	0	-	0	-
Mediterránea per árida	141	21	139	Ischnocera	14,9	9,5 - 21,9	0,99	0,43 - 3,33
	120	11	29	<i>Brueelia</i>	9,2	4,7 - 15,8	0,24	0,11 - 0,48
	25	0	0	<i>Brueelia diucae</i>	0	-	0	-
	92	11	29	<i>Brueelia</i> n.sp. 2	12	6,12 - 20,39	0,32	0,15 - 0,60
	3	0	0	<i>Brueelia yal</i>	0	-	0	-
	141	11	110	<i>Philopterus</i>	7,8	4 - 13,5	0,78	0,24 - 2,67
	25	2	76	<i>Philopterus</i> n.sp. 2	8	0,98 - 26,04	3,04	0 - 10,84
	92	6	21	<i>Philopterus</i> n.sp. 4	6,5	2,43 - 13,66	0,23	0,08 - 0,47
	3	2	6	<i>Philopterus</i> n.sp. 5	66,7	9,42 - 99,16	2	0 - 3,33
	21	1	7	<i>Philopterus</i> n.sp. 7	4,8	0,12 - 23,82	0,33	0 - 1
Mediterránea árida	194	19	147	Ischnocera	9,8	6 - 14,9	0,76	0,41 - 1,69

54	4	63	<i>Brueelia</i>	7,4	2,1 - 17,9	1,17	0,09 - 5,37
10	1	16	<i>Brueelia diucae</i>	10	0,25 - 44,51	1,60	0 - 4,80
11	0	0	<i>Brueelia</i> n.sp. 2	0	-	0	-
33	3	47	<i>Brueelia yal</i>	9,1	1,91 - 24,34	1,42	0,06 - 6,73
194	16	84	<i>Philopterus</i>	8,2	4,8 - 13	0,43	0,22 - 0,77
10	0	0	<i>Philopterus</i> n.sp. 2	0	-	0	-
11	0	0	<i>Philopterus</i> n.sp. 4	0	-	0	-
33	2	9	<i>Philopterus</i> n.sp. 5	6,1	0,74 - 20,23	0,27	0 - 1,03
140	14	75	<i>Philopterus</i> n.sp. 7	10	5,57 - 16,21	0,54	0,26 - 0,97

P (%)= Prevalencia; Am= Abundancia media; IC= Intervalo de confianza de 95%; *= Conservador de Clopper & Pearson; **= Número de réplicas Bootstrap = 2000.



Tabla 3.8. Comparación de tasas de prevalencias, y de rangos de abundancias medias parasitarias de subórdenes y géneros de piojos, según ecorregiones del norte de Chile.

Orden aviar	Nivel de parasitismo	P%		Am	
		V-E	P	V-E	P
Apodiformes-Caprimulgiformes					
Tropical de altura y mediterránea árida*, ***	<i>Amblycera</i>	2,06	0,208	0,73	0,529
Columbiformes					
Tropical de altura y Tropical marginal*, ***	<i>Ischnocera</i>	3,36	0,115	2,36	0,099
Tropical de altura y Tropical marginal*, ***	<i>Columbicola drowni</i>	3,36	0,115	2,10	0,179
Passeriformes					
Tropical de altura, Tropical marginal y Desértica costera**, ***	<i>Amblycera</i>	0,35	0,824	1,45	0,485
Tropical de altura y Desértica costera*, ***	<i>Ricinus</i> spp.	0,63	1,000	-0,49	0,651
Tropical de altura, Tropical marginal , Desértica costera, Mediterránea per árida y Mediterránea árida**, ***	<i>Ischnocera</i>	20,23	0,000	23,53	0,000
Tropical de altura, Tropical marginal , Desértica costera, Mediterránea per árida y Mediterránea árida**, ***	<i>Brueelia</i> spp.	17,49	0,001	25,40	0,000
Mediterránea per árida y Mediterránea árida*, ***	<i>Philopterus</i> spp.	0,02	1,000	-0,71	0,532
Mediterránea per árida y Mediterránea árida*, ***	<i>Philopterus</i> n.sp. 5	10,23	0,027	-1,47	0,303
Mediterránea per árida y Mediterránea árida*, ***	<i>Philopterus</i> n.sp. 7	0,59	0,695	0,54	0,631

V-E= Valor estadístico mediante *t* estadístico con 2000 replicas bootstraps (*) y Kruskal-Wallis (**), para evaluar rangos de abundancias medias (Am), y mediante Chi cuadrado y test exacto de Fisher para evaluar tasas (***) de prevalencias (P%); P= Probabilístico con 95% de confianza. Valores estadísticos y probabilísticos en negrillas= Presentan diferencias significativas.

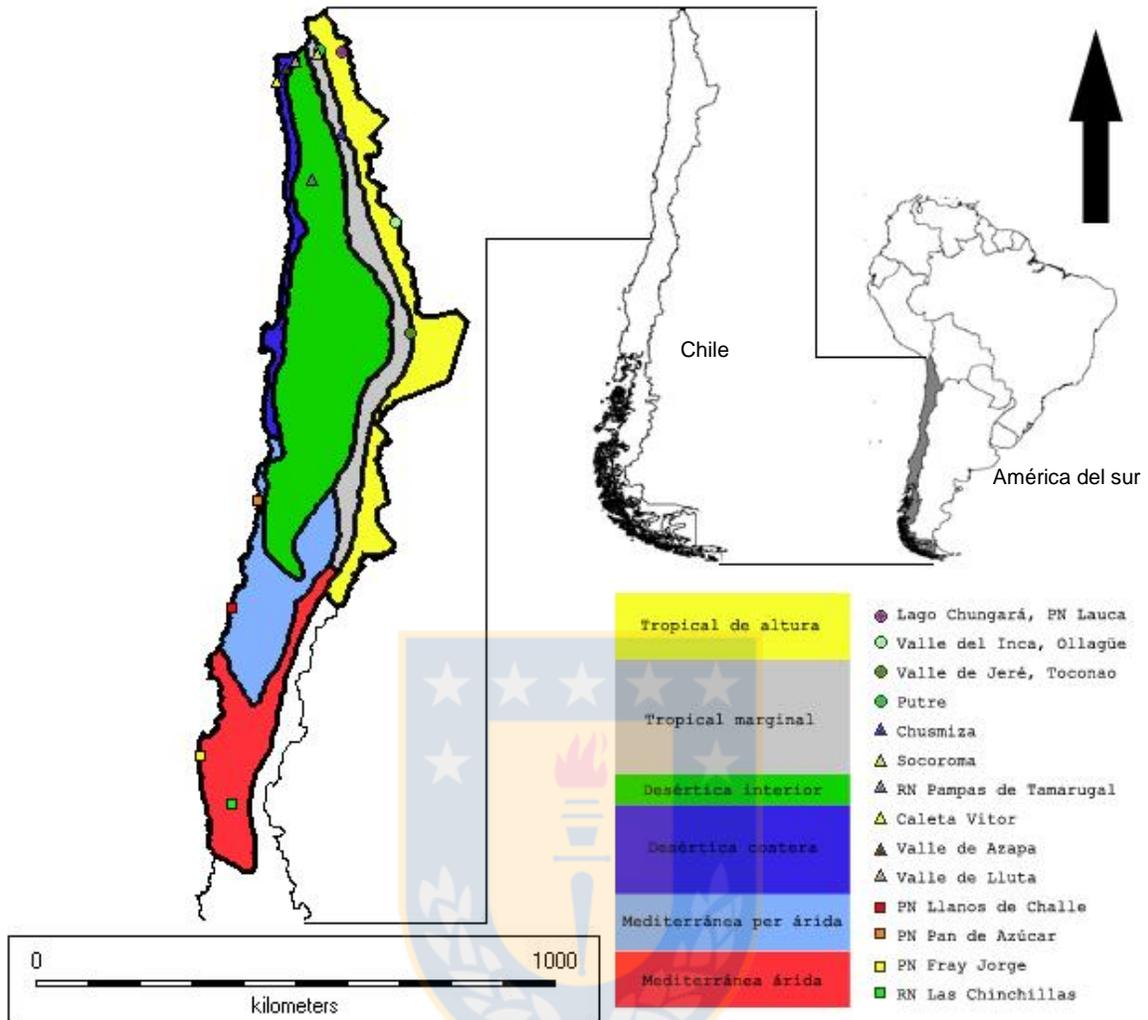
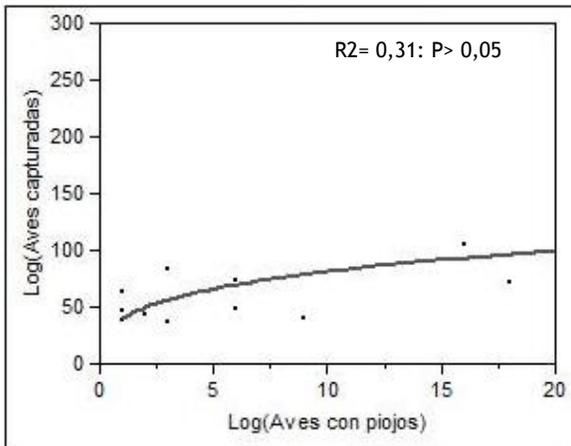


Figura 2.1. Ecorregiones y localizaciones de captura de hospedadores aviáres y de piojos en el Norte de Chile, y su situación geográfica en América del sur.

a)



b)

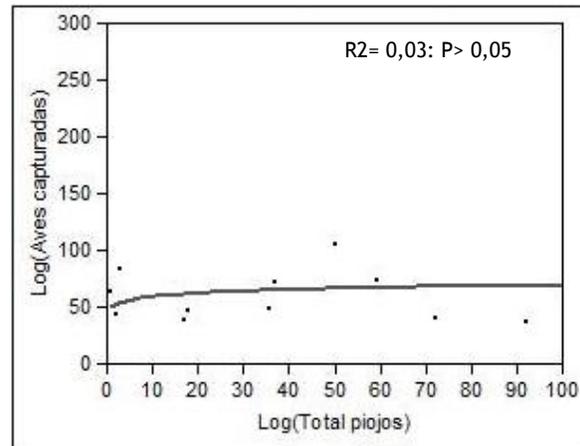


Figura 2.2. Regresiones lineales, empleando logaritmos naturales con correlación no paramétrica de Spearman basada en rangos, entre a) todos los hospedadores capturados y las Aves con piojos (prevalencia parasitaria); y b) todos los hospedadores capturados y el Total de piojos (abundancia media parasitaria).



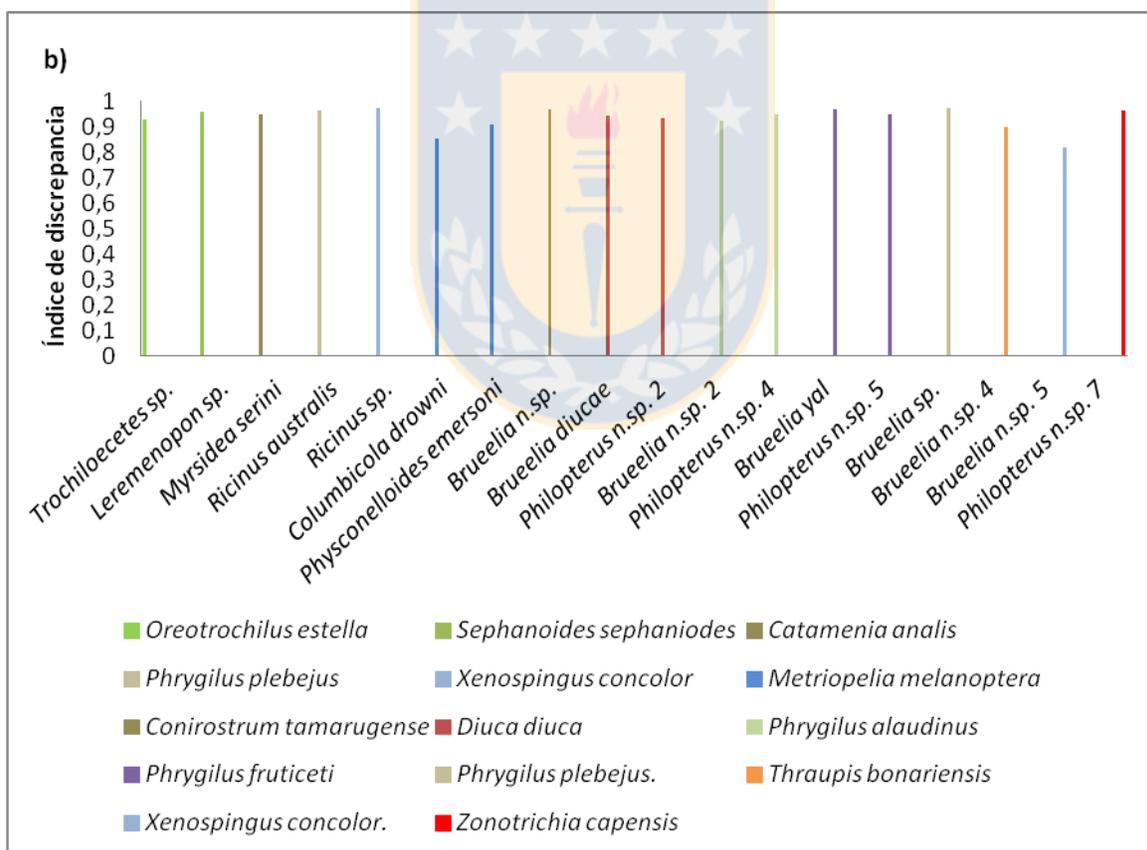
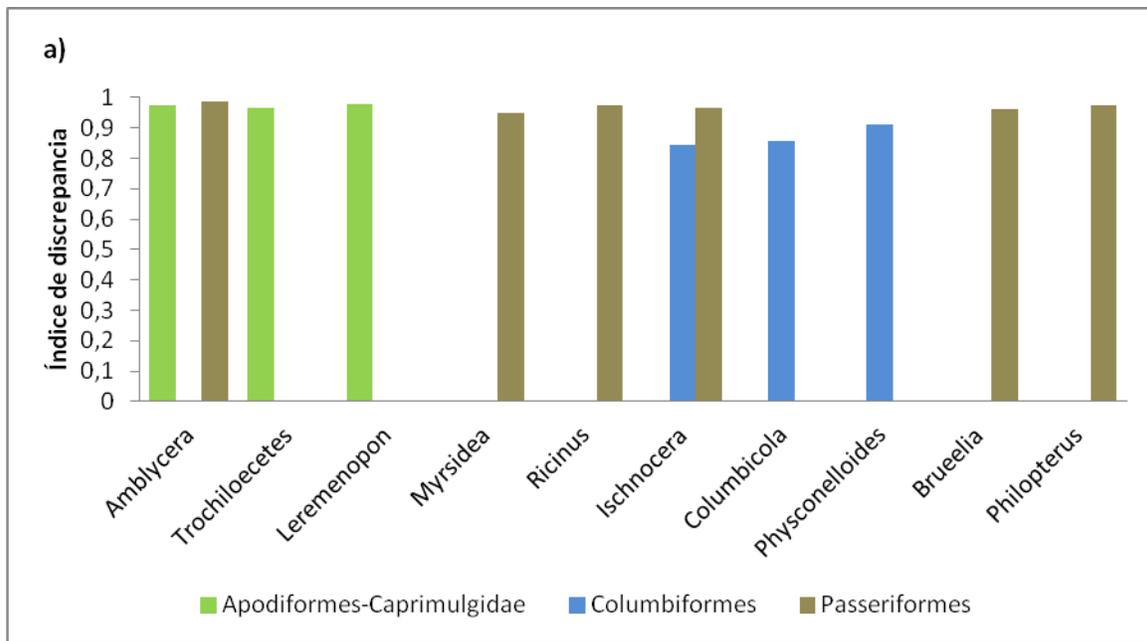
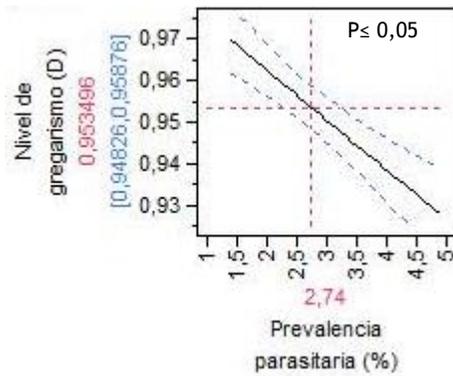
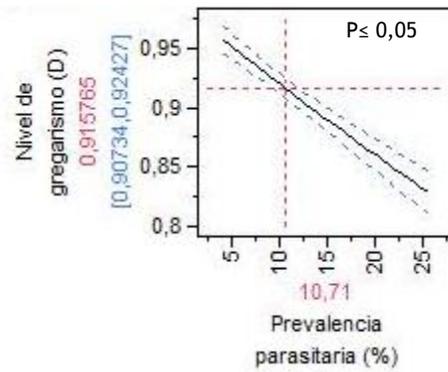


Figura 3.1. Niveles de gregarismo de Phthiraptera en Aves, mediante el índice de discrepancia, según a) órdenes de hospedadores Vs subórdenes (Amblycera e Ischnocera) y géneros parasitarios, y b) especies de hospedadores Vs especies parasitarias.

a)



b)



c)

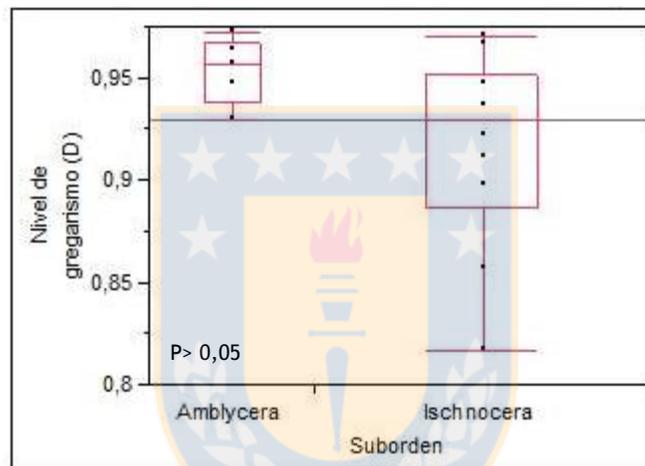


Figura 3.2. Regresiones lineales con distribución de Poisson empleando la prueba de sobredispersión, de la prevalencia (%) de: **a)** cinco especies de piojos *Amblycera* con sus respectivos niveles de gregarismo; Y **b)** 10 especies de piojos *Ischnocera* con sus respectivos niveles de gregarismo. **c)** Prueba de Wilcoxon entre los gregarismos de *Amblycera* e *Ischnocera*. **D**= Índice de discrepancia; **P**= Prueba de significancia. **En negro**= Efecto de correlación entre el gregarismo y la prevalencia (%); **En rojo**= valores de respuesta predictivos entre el gregarismo y la prevalencia (%) estimada, y su representación en líneas punteadas; **En azul**= valores predictivos de intervalos con un 95% de confiabilidad, y su representación en líneas punteadas.

Anexo 1. Clasificación filogenética de Aves, señalando su presencia en el norte de Chile

Clados A ¹	Clados B ²	ML ¹	Ba ²	ML ²	Orden filogenético †	Orden taxonómico ‡	Familia taxonómica ‡	Género taxonómico ‡	Norte de Chile
		1	1	14	Passeriformes				Si
		6	2	15	Trogoniformes				No
		7	-	-	Sin nombre 1	Coraciiformes	Leptosomatidae	<i>Leptosomus</i>	No
		5	3	16	Piciformes -	Piciformes			Si
		5	4	17	Coraciiformes 1	Coraciiformes 1	Bucerotidae		No
		5	5	18	Coraciiformes 2 o Charadriiformes*		Alcedinidae		Si
		-	5	18	Coraciiformes 2		Coraciidae		Si
		2	6	19	Psittaciformes				Si
		8	7	20	Strigiformes				Si
		8	-	-	Coliiformes				No
		9	8	2	Falconiformes 1		Accipitridae		Si
		9	-	-	Falconiformes 1*		Cathartidae		Si
		3	9	1	Falconiformes 2		Falconidae		Si
		4	-	-	Sin nombre 2	Falconiformes	Caramidae		No
		21	-	-	Gruiformes 1*		Eurypygidae	<i>Eurypyga</i>	No
		21	-	-			Rhynchotidae	<i>Rhynchotus</i>	No
		22	10	3	Columbiformes				Si
		23	-	-	Sin nombre 3	Mesitornithiformes	Mesitornithidae		No
		24	-	-	Sin nombre 4	Pteroclitiformes	Pteroclididae		No
		25	-	-	Sin nombre 5	Pelecaniformes	Phaethontidae		Si
		10	11	4	Charadriiformes		Laridae		Si
		26	12	5	Phoenicopteriformes -	Phoenicopteriformes	Phoenicopteridae		Si
		26	12	5	Podicipediformes	Podicipediformes	Podicipedidae		Si
		17	13	13	Cuculiformes		Otididae		Si
		18	-	-	Sin nombre 6	Gruiformes			No
		19	-	-	Sin nombre 7	Cuculiformes		<i>Opisthocomus</i>	No
		20	14	12		Apodiformes	Apodidae		Si
		20	14	12	Apodiformes -	Apodiformes	Trochilidae		Si
		20	14	12	Caprimulgiformes	Caprimulgiformes	Aegothelidae		No
		20	-	-	Caprimulgiformes	Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Caprimulgus</i>	Si
		15	11	11	Caprimulgiformes		Nyctibiidae		No
		11	-	-		Pelecaniformes	Anhngidae	<i>Anhinga</i>	No
		11	-	-		Pelecaniformes	Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax</i>	No
		11	-	-		Pelecaniformes	Sulidae	<i>Morus</i>	No
		11	-	-		Pelecaniformes	Fregatidae	<i>Fregata</i>	Si
		11	16	10	Pelecaniformes -	Pelecaniformes	Pelecanidae	<i>Pelecanus</i>	Si
		-	16	10	Ciconiiformes	Ciconiiformes	Threskiornithidae		Si
		11	-	-		Ciconiiformes	Threskiornithidae	<i>Eudocimus</i>	No
		11	-	-		Ciconiiformes	Ardeidae	<i>Cochlearius</i>	No
		11	-	-		Ciconiiformes	Balaenicipitidae	<i>Balaeniceps</i>	No
		11	-	-		Ciconiiformes	Scopidae	<i>Scopus</i>	No
		11	-	-		Ciconiiformes	Ciconiidae	<i>Ciconia</i>	No
		11	17	9	Ciconiiformes		Ardeidae	<i>Ardea</i>	Si
		13	18	8	Sphenisciformes -	Sphenisciformes	Spheniscidae		Si
		-	18	8	Ciconiiformes	Ciconiiformes	Ciconiidae		Si
		12	19	7	Procellariiformes				Si
		14	20	6	Gaviiformes				No
		15	-	-	Musophagiformes*				No
		16	-	-			Rallidae		Si
		16	-	-			Aramidae	<i>Aramus</i>	No
		16	-	-	Gruiformes 2*		Gruidae	<i>Grus</i>	No
		16	-	-			Psophiidae	<i>Psophia</i>	No
		27	-	-	Galliformes				Si
		27	-	-	Anseriformes				Si
		28	-	-	Struthioniformes	Tinamiformes			Si

¹= Hackett et al. (2008); ²= Pacheco et al. (2011); Clados A y B= Clados según Nucleogenomas (A) y Mitogenomas (B), representados en colores; ML= Relaciones evolutivas según análisis de Máxima verosimilitud; Ba= Relaciones evolutivas según análisis Bayesiano; †= Órdenes filogenéticos ascendentes, basados principalmente en Ba de Pacheco et al. (2011) y complementariamente en ML de Hackett et al. (2008); ‡= Órdenes a Géneros taxonómicos incluidos para señalar su anterior clasificación taxonómica, para señalar disgregamientos de anteriores clasificaciones taxonómicas, y para identificar su presencia-ausencia en el norte de Chile; *= Posiciones filogenéticas evolutivas inciertas; Sin nombre 1 a 7= Posibles nuevos órdenes aviares, sin clasificación taxonómica.

Anexo 2. Especies de hospedadores capturados en el norte de Chile, y las proporciones (Presencia [%] e Intensidad media) de piojos registradas en los mismos

Espece aviar	N° total de hospedadores	Presencia (%)	Intensidad media
Accipitriformes (1)			
<i>Parabuteo unicinctus</i>	1	0,0	0,0
Anseriformes (2)			
<i>Anas flavirostris</i>	2	50,0	1,0
Apodiformes (110)			
<i>Aeronautes andecolus</i>	1	0,0	0,0
<i>Eulidia yarrellii</i>	1	0,0	0,0
<i>Oreotrochilus estella</i>	41	4,9	0,0
<i>Oreotrochilus leucopleurus</i>	2	0,0	0,0
<i>Patagonas gigas</i>	1	0,0	0,0
<i>Rhodopsis vesper</i>	17	64,7	2,6
<i>Sephanoides sephaniodes</i>	45	2,2	0,4
<i>Thaumastura cora</i>	2	0,0	0,0
Caprimulgiformes (1)			
<i>Caprimulgus longirostris</i>	1	0,0	0,0
Charadriiformes (3)			
<i>Larus modestus</i>	1	100,0	2,0
<i>Larus serranus</i>	2	100,0	2,0
Ciconiformes (4)			
<i>Cathartes aura</i>	4	100,0	16,0
Columbiformes (77)			
<i>Columba maculosa</i>	1	0,0	0,0
<i>Columbina cruziana</i>	1	0,0	0,0
<i>Columbina picui</i>	1	100,0	3,0
<i>Metriopelia aymara</i>	16	81,3	4,8
<i>Metriopelia ceciliae</i>	17	64,7	6,0
<i>Metriopelia melanoptera</i>	38	23,7	1,9
<i>Zenaida meloda</i>	3	33,3	0,7
Falconiformes (7)			
<i>Falco sparverius</i>	7	42,9	2,0
Galliformes (13)			
<i>Callipepla californica</i>	13	0,0	0,0
Passeriformes (1095)			
<i>Agriornis montanus</i>	3	66,7	4,3
<i>Anairetes flavirostris</i>	3	0,0	0,0
<i>Anairetes parulus</i>	16	12,5	0,1
<i>Asthenes dorbignyi</i>	12	8,3	0,2
<i>Asthenes modesta</i>	3	33,3	2,7

<i>Asthenes pudibunda</i>	3	0,0	0,0
<i>Carduelis barbata</i>	4	25,0	0,5
<i>Carduelis magellanica</i>	13	7,7	0,2
<i>Carduelis uropygialis</i>	1	0,0	0,0
<i>Catamenia analis</i>	37	2,7	0,6
<i>Cinclodes atacamensis</i>	3	33,3	3,7
<i>Cinclodes fuscus</i>	13	15,4	0,3
<i>Conirostrum cinereum</i>	16	0,0	0,0
<i>Conirostrum tamarugense</i>	61	1,6	0,0
<i>Curaeus curaeus</i>	1	100,0	4,0
<i>Diglossa brunneiventris</i>	14	0,0	0,0
<i>Diuca diuca</i>	35	11,4	2,7
<i>Elaenia albiceps</i>	13	7,7	0,2
<i>Geositta cunicularia</i>	3	66,7	3,7
<i>Geositta rufipennis</i>	1	100,0	1,0
<i>Leptasthenura aegithaloides</i>	13	0,0	0,0
<i>Leptasthenura striata</i>	4	0,0	0,0
<i>Mimus thenca</i>	6	83,3	11,5
<i>Muscisaxicola maculirostris</i>	5	0,0	0,0
<i>Muscisaxicola rufivertex</i>	1	0,0	0,0
<i>Myiophobus fasciatus</i>	1	0,0	0,0
<i>Ochthoeca leucophrys</i>	5	0,0	0,0
<i>Passer domesticus</i>	29	0,0	0,0
<i>Phrygilus alaudinus</i>	103	17,5	0,5
<i>Phrygilus atriceps</i>	13	7,7	0,1
<i>Phrygilus fruticeti</i>	72	12,5	1,2
<i>Phrygilus gayi</i>	5	20,0	0,6
<i>Phrygilus patagonicus</i>	1	100,0	10,0
<i>Phrygilus plebejus</i>	81	4,9	0,0
<i>Phrygilus unicolor</i>	2	0,0	0,0
<i>Pseudasthenes humicola</i>	13	0,0	0,0
<i>Pterotochos megapodius</i>	2	0,0	0,0
<i>Pygochelidon cyanoleuca</i>	1	0,0	0,0
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	6	0,0	0,0
<i>Scelorchilus albicollis</i>	5	20,0	0,6
<i>Sicalis olivascens</i>	4	0,0	0,0
<i>Sicalis uropygialis</i>	7	0,0	0,0
<i>Sturnella loyca</i>	2	0,0	0,0
<i>Thraupis bonariensis</i>	47	23,4	0,9
<i>Troglodytes aedon</i>	18	0,0	0,0
<i>Turdus chiguanco</i>	15	0,0	0,0

<i>Turdus falklandi</i>	1	100,0	9,0
<i>Upucerthia albigula</i>	2	0,0	0,0
<i>Upucerthia dumetaria</i>	3	0,0	0,0
<i>Upucerthia jelskii</i>	1	0,0	0,0
<i>Volatinia jacarina</i>	1	0,0	0,0
<i>Xenospingus concolor</i>	70	28,6	0,6
<i>Xolmis pyrope</i>	3	0,0	0,0
<i>Zonotrichia capensis</i>	298	8,7	0,3
Pelecaniformes (1)			
<i>Pelecanus thagus</i>	1	100,0	1,0
Phoenicopteriformes (1)			
<i>Phoenicopus chilensis</i>	1	100,0	19,0
Piciformes (2)			
<i>Veniliornis lignarius</i>	2	50,0	13,0
Procellariiformes (1)			
<i>Pelecanoides garnotii</i>	1	100,0	1,0

Entre paréntesis= Se informa el número total de hospedadores capturados en cada orden aviar, y en los cuales se realizó la búsqueda de parásitos.

