

UCH - FC
DOC - EBE
M 843
C-1

**PATRONES DE ESTRUCTURACIÓN DE LAS COMUNIDADES
DE ECTOPARÁSITOS EN *MILVAGO CHIMANGO*
(FALCONIDAE, CARACARINAE) EN CHILE**

Tesis

Entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al Grado de

Doctor en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva



Facultad De Ciencias

Por

Lucila del Carmen Moreno Salas

Junio, 2010

Director de Tesis Dr: Pedro E. Cattán Ayala

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por la candidata.

LUCILA DEL CARMEN MORENO SALAS

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 20 de abril de 2010.

Director de Tesis:

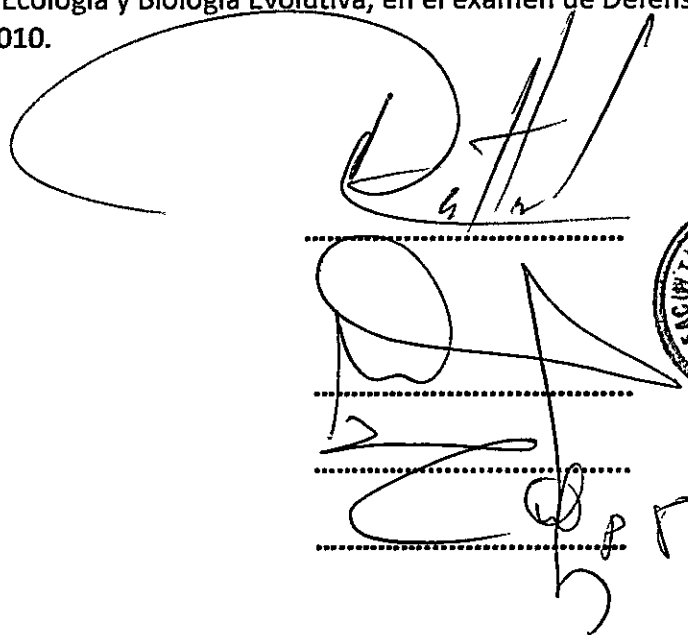
Dr. Pedro E. Cattán Ayala

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Mauricio Canals M.

Dr. Rodrigo Ramos J.

Dr. Mario George-Nascimento



The image shows three handwritten signatures on dotted lines. The first signature is large and stylized. The second signature is also large and stylized. The third signature is smaller and more legible. To the right of the signatures is a circular stamp that reads "FACULTAD DE CIENCIAS", "BIBLIOTECA CENTRAL", and "U. DE CHILE".



*Si supiese qué es lo que estoy
haciendo, no le llamaría
investigación, ¿verdad?*

Albert Einstein

AGRADECIMIENTOS



Mis más sinceros agradecimientos al Dr. Pedro Cattán por acogerme en su laboratorio, ser guía y apoyo en la realización de este proyecto.

Al Dr. Daniel González por su estímulo durante toda la formación científica.

A los profesores que participaron de la comisión revisora de tesis por su aporte, para llevar a buen término esta tesis.

A la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, la cual financió la totalidad del Doctorado y tesis mediante la Beca de Doctorado y Beca de Apoyo de Tesis Doctoral.

A mis compañeras de estudio Lorena, Carmen Gloria y Paulina.

A mis padres y hermanos, especialmente a Cristóbal por su ayuda en terreno.

A Robinson por su paciencia y amor.

ÍNDICE DE MATERIAS



	PÁGINA
Resumen	vii
Abstract	ix
Introducción	1
Hipótesis y Predicciones	13
Objetivos	14
Metodología	
Captura de <i>M. chimango</i> y recolección de ectoparásitos	16
Medida de la estructura de la comunidad y análisis estadísticos	18
Resultados	24
Discusión	41
Conclusiones	58
Referencias	59



LISTA DE TABLAS

	PÁGINA
Tabla 1: Número de ejemplares de <i>M. chimango</i> examinados por localidad y clase de edad.	24
Tabla 2: Descriptores de la comunidad componente para cada localidad de muestreo.	27
Tabla 3: Valores del Índice de dispersión (I.D. razón varianza/media) e Índice de discrepancia (D), de los ectoparásitos de <i>M. chimango</i> recolectados en las tres localidades de muestreo.	30
Tabla 4: Número medio y máximo de especies por hospedador, número y biomasa (mm ²) de ectoparásitos por hospedador e Índice de Brillouin de las infracomunidades en las tres localidades muestreadas.	31
Tabla 5: Abundancia total (A.T) (en mm ²), Abundancia media (A.M), y prevalencia (P %) de ectoparásitos registrados en 97 <i>M. chimango</i> desde las tres localidades muestreadas en el presente estudio.	33
Tabla 6: Coeficiente de correlación (r _s) entre componentes principales de las variables del microhábitat de los ectoparásitos y descriptores infracomunitarios de las tres localidades de estudio (n = 69).	39
Tabla 7: Coeficientes de correlación (r _s) entre descriptores infracomunitarios y características ambientales, humedad relativa (% HR) y temperatura ambiental (T°), durante el periodo de estudio. Coeficiente de correlación significativo, ** <0,001, * <0,05 (n = 97).	40

LISTA DE FIGURAS

	PÁGINA
Figura 1: Distribución del peso (g) de <i>M. chimango</i> entre las distintas localidades de muestreo.	25
Figura 2: Ectoparásitos encontrados en <i>Milvago chimango</i> . a) <i>Gabucinia</i> sp. (hembra), b) <i>Gabucinia</i> sp. (macho), c) <i>Dubininia accipitrina</i> (hembra), d) <i>D. accipitrina</i> (macho), e) <i>Aquililogogus maculatum</i> , f) <i>Kurodaia fulvofasciata</i> , g) <i>Acutifrons vierai chimango</i> , h) <i>Caracaricola chimangophilus</i> .	26
Figura 3: Distribución de frecuencias de la riqueza de especies para la localidad norte (a), centro (b) y sur (c). Las columnas blancas representan las frecuencias predichas por el modelo nulo de Janovy y col. (1995) y las columnas grises representan las frecuencias observadas.	29
Figura 4: Temperatura y humedad bajo el plumaje en las distintas regiones del cuerpo en <i>M. chimango</i> . (a) localidad norte, (b) localidad centro, (c) localidad sur.	35
Figura 5: F1 humedad bajo el plumaje (a) y F2 temperatura bajo el plumaje (b) de <i>M. chimango</i> (n=70) en las distintas localidades de muestreo.	37
Figura 6: Asociación entre (a) Factor 1 "Humedad bajo el plumaje" y humedad ambiental (b) Factor 2 "Temperatura bajo el plumaje" y temperatura ambiental, en las tres localidades muestreadas.	38



RESUMEN

La búsqueda de patrones y procesos de organización de las comunidades parasitarias continúa siendo un tema central en ecología de comunidades. En comunidades de parásitos, diferentes variables pueden ser estudiadas para determinar cuál o cuáles de ellas influyen en la estructura de la comunidad. Sin embargo, la mayoría de los estudios han sido realizados en comunidades de parásitos internos, por lo tanto, no sorprende que la hipótesis de que la identidad del hospedador sea la principal determinante de la estructura de la comunidad, haya sido frecuentemente demostrada. Hecho que se sustentaría en la estabilidad relativa del ambiente interno de los organismos hospedadores. Los ectoparásitos en cambio, están influenciados por el ambiente en el que el hospedador habita. Además, existen variables propias del hospedador que tiene el potencial para influir en la comunidad de parásitos, una de ellas es la edad del hospedador, debido a que hospedadores jóvenes pueden ser vistos como sitios vacíos libres para ser colonizados. Consecuente con este planteamiento, el objetivo principal del presente estudio fue, por una parte, evaluar la influencia de los factores ambientales (temperatura y humedad ambiental) y por otra, el efecto de las características del hospedador (edad y peso) en la estructura de las comunidades de ectoparásitos en tiuque (*Milvago chimango*). Un total de 97 tiuques fueron capturados desde tres localidades, con diferentes condiciones climáticas, entre abril y julio del

2008. Cada ave fue pesada y clasificada como juvenil o adulto y los ectoparásitos fueron colectados utilizando cámaras de fumigación. La riqueza total de especies de parásitos fue 6 (4 Phthiraptera y 2 Acari) con un 70,1 % de los tijuques albergando al menos una especie de ectoparásito y un promedio de 1,37 especies. A nivel de comunidad componente la localidad con menor riqueza de especies fue la ubicada en el centro ($n = 3$, comparada con 6 en la localidad norte y 5 en el sur), sin embargo fue la que obtuvo un mayor índice de dominancia, pero menor índice de diversidad. A nivel de infracomunidad la localidad sur fue la que obtuvo el más alto número medio de especies por hospedador, índice de Diversidad de Brillouin y número medio de ectoparásitos por hospedador. En las tres localidades la especie más prevalente fue *Aquilogogus maculatum*. Un patrón de estructuración agregado fue común para las tres localidades. Las características del hospedador no se asociaron con ninguno de los descriptores comunitarios. Sin embargo, se observó una fuerte asociación entre las variables ambientales, principalmente la humedad ambiental, y los descriptores comunitarios. Además, se observó que la humedad ambiental afecta de forma directa la humedad bajo el plumaje, demostrando que el plumaje no proporciona protección para los ectoparásitos contra la baja humedad ambiental. Podemos concluir que las características del hospedador no influyeron en la distribución de las comunidades de parásitos. Sin embargo, las características del hábitat del hospedador, fueron las responsables de dar estructura a la comunidad de ectoparásitos.

ABSTRACT

The search for sound patterns and processes in the organization of parasite communities is still a core issue in communities' ecology. In parasite communities different factors can be studied to identify those that have influence in the community's structure. However, most of the studies have been based on communities of internal parasites, so it is no wonder that the hypothesis of the host identity as the decisive factor of the communities' structure has been frequently proved. Such fact is based on the relative stability of the internal environment of the host organisms. In contrast, ectoparasites are influenced by the environment in which the host organisms live. Furthermore, there are variables that belong to the host that have the potential to influence upon the parasites community. One of them is the age of the host, as young hosts can be seen as empty sites, free for being colonized. Consequently with this, the main objective of this study was, on one hand, to assess the influence of the environmental factors (temperature and humidity) and on the other, the effects of the characteristics of the host (age and weight) over the structure of the ectoparasite communities in tiuque (*Milvago chimango*). Between April and July 2008, ninety-seven buzzards were captured from three places with different climate conditions. Each bird was weighted and classified as young or adult. The ectoparasites were collected using spray chambers. To evaluate community structure, the richness (total abundance

measured in biomass) and the diversity with the Brillouin index, were measured at infracommunity level. Similarly, at the component community level, measures were made of the richness, the Berger-Parker dominance index and the Simpson diversity index. Equitability was calculated using the Bulla index. Additionally, the structure was investigated using two types of null models. The parasite species total richness was 6 (4 Phthiraptera and 2 Acari) with 70.1 percent of the buzzards hosting at least one species of ectoparasite and the average number of species is 1.37. At component community level, the place with less species richness was the one located in the central zone ($n = 3$, compared to 6 in the northern locality and 5 in the southern); having, however, a higher dominance index, but a lower diversity index. At infracommunity level, the southern locality obtained the highest average number of species per host, Brillouin diversity index and average number of ectoparasites per host. In the three localities, the prevailing species was the *Aquilogogus maculatum*. The three localities had a common aggregate structure pattern. Host's features are not associated to community descriptors. However, a strong association was observed between the environmental factors, mainly humidity and community descriptors. Besides, air humidity affects directly the moisture under the feathers, demonstrating that the plumage offers no protection for ectoparasites against low environmental humidity. It can be concluded that the host's features have no influence over the distribution of the community of parasites. Nevertheless, host's habitat characteristics were responsible for the structure of the ectoparasite community.

INTRODUCCIÓN

Los organismos se desarrollan, reproducen, e interactúan entre sí y con el medio físico en el que se encuentran, dando lugar a patrones de distribución y diversidad de especies que se observan en la naturaleza. Uno de los problemas centrales en ecología de comunidades es establecer si los ensambles de especies son entidades estructuradas o son una colección azarosa de especies (Méndez, 2004). Si están estructurados, hay que establecer qué factores son los responsables de esta distribución. Una comunidad se encuentra estructurada si existe una asociación estadística entre especies, creando patrones predecibles de coexistencia que se desvían de modelos nulos de ensamblajes azarosos de especies (Poulin, 1997).

Un problema que ha sido muy común en los estudios en ecología de comunidades, es la necesidad de especificar límites para los ensambles de especies cuando no existen barreras físicas obvias que delimiten el área ocupada por el ensamble. Este obstáculo es fácilmente superado cuando se estudia ensambles de parásitos (Poulin, 2007), ya que, la asociación hospedador parásito provee un sistema ecológico natural, el cual es único para el estudio de la estructura de comunidades. Las comunidades de parásitos son suficientemente diversas para que los estudios puedan

ser válidos y experimentalmente manejables (Marshall, 1981). La posibilidad de examinar muchos individuos hospedadores desde una misma población permite evaluaciones estadísticas robustas pues, cada hospedador individual, definido como el hogar, punto de reproducción y recurso para los parásitos, consiste en una réplica de hábitat en el tiempo y en el espacio (Guégan y Hugueny, 1994).

En los últimos años, el número de estudios en la estructura de las comunidades de parásitos ha incrementado enormemente (González y Poulin, 2005 y referencias incluidas). Muchos de éstos, han investigado comunidades de endoparásitos en peces teleósteos, aves y mamíferos. Sin embargo, sólo unos pocos lo han hecho en ectoparásitos (Krasnov y col., 2005 a, 2006 a, b), y más escasos aún han sido en ectoparásitos de aves (ej. Ash, 1960; Choe y Kim, 1987; Carrillo y col., 2007; Gómez-Díaz y col., 2008; Bush y col., 2009).

Niveles jerárquicos de organización en organismos parásitos

Los patrones en riqueza de especies en las comunidades, son dependientes de la escala de la investigación (Poulin, 1997). El enfoque jerárquico permite enfrentar preguntas desde el punto de vista de estructura comunitaria a distintas escalas y a su vez, permite hacer preguntas que son válidas para un nivel de organización y otras que son válidas a varios niveles (Jaksic, 2000).

Holmes y Price (1986) consideran a los hospedadores como islas biológicas y reconoce básicamente tres niveles jerárquicos: (1) Infracomunidades, que incluyen a

todos los individuos de las distintas especies de parásitos dentro de un individuo hospedador, (2) comunidad componente, formada por todas las infracomunidades dentro de una población o especie de hospedador y finalmente, (3) la comunidad compuesta, que incluye a todas las comunidades de parásitos en los distintos hospedadores dentro de un ecosistema.

Patrones de distribución de las comunidades de parásitos

Numerosos estudios han puesto de manifiesto la naturaleza agregada de la distribución de parásitos (macroparásitos) en sus hospedadores, lo que quiere decir que la mayor parte de los parásitos aparecen concentrados en unos pocos hospedadores, mientras que una gran cantidad de hospedadores portan un número pequeño de parásitos (Anderson y May, 1978).

Estudios efectuados en varios taxa han llegado a la conclusión que algunos animales y plantas viven en una comunidad estructurada, sin embargo, se han encontrado también ensambles dispuestos azarosamente (Krasnov y col., 2006 a). Como resultado de esto, se han sugerido una variedad de patrones de estructuración de comunidades distintas al azar, como la regla de ensamble de Diamond (1975), organización núcleo - satélite (Hanski, 1982), especies anidadas (Patterson y Atmar, 1986), y combinación de especies favorecidas y no favorecidas (Fox y Brown, 1993).

Hay que considerar que la distribución estadística de los parásitos en la población hospedadora refleja tanto los procesos biológicos que determinan el

nacimiento, transmisión y muerte de los parásitos, como la metodología usada en el muestreo (Keymer y Anderson, 1979).

Factores que determinan la distribución de los parásitos

La estructura de las comunidades en las asociaciones hospedador parásito está dada por la suma de un cuadro complejo de factores bióticos, entre los que se incluye la dieta y los relacionados con el ambiente del hospedador, y abióticos, como la temperatura, condiciones climáticas generales y los factores dependientes de la densidad (Dobson y Keymer, 1990).

Los factores históricos y zoogeográficos determinan esencialmente la fauna parásita (y hospedadora) disponible a nivel regional. Por otra parte, la competencia interespecífica y la depredación son las interacciones biológicas que más frecuentemente han sido consideradas como condicionantes de los patrones de presencia, distribución y abundancia de especies en las comunidades biológicas. Sin embargo, los patrones comunitarios pueden resultar de las características demográficas propias de cada especie (Balboa y George-Nascimento, 1998), resultando que las interacciones entre especies parásitas no sea la principal fuerza que estructura una comunidad (Rohde, 1991; Poulin, 1996; Morand y col., 1999; Gotelli y Rohde, 2002; Mouillot y col., 2003).

Los factores ambientales, son muy importantes a la hora de determinar la fauna parásita local. Por ejemplo, para ectoparásitos de peces, el mayor interés se centra en

la profundidad, temperatura y condiciones químicas del agua (Mosquera, 1998). En cambio, para organismos terrestres, se ha observado que los factores ambientales como la temperatura del aire, humedad relativa y temperatura del sustrato son determinantes en la estructura de las comunidades de parásitos (Krasnov y col., 2006 b; Bush y col., 2009).

Evaluación de la estructura de las comunidades de parásitos

La composición de especies, que incluye tanto su número como abundancia relativa, define la estructura biológica de una comunidad. No todas las infracomunidades albergan el mismo número de especies parásitas. Si los hospedadores son muestras aleatorias de los parásitos disponibles en el hábitat, entonces los valores de riqueza de la infracomunidad podrían estar distribuidos como si fuesen ensambles aleatorios e independientes. Si, por el contrario, reglas de ensamble, tales como reglas de exclusión competitiva o reclutamiento de especies no independiente desempeñan un papel importante, se podría esperar que la distribución de valores de riqueza infracomunitarios difiera de lo esperado por azar. La comparación entre la distribución de frecuencias observada de valores de riqueza de una infracomunidad y los predichos por un modelo nulo, sirven para evaluar la presencia de fuerzas estructuradoras (Poulin, 2007). La distribución de Poisson ha sido usada como un modelo nulo para la distribución de los valores de riqueza de las infracomunidades (Goater y col., 1987), sin embargo, éste asume igual probabilidad de infección para

todas las especies de parásitos presentes en la comunidad componente. Un mejor modelo nulo es el que asume que la probabilidad de ser infectado puede variar entre las especies de parásitos (Janovy y col., 1995).

Otros modelos que han sido útiles para evaluar la estructura de comunidades, son el anidamiento de especies (Atmar y Patterson, 1993) y el de co-ocurrencia de especies (Gotelli y McCabe, 2002). Se han encontrado patrones de anidamiento tanto en organismos de vida libre (Patterson y Atmar, 1986) como en parásitos (Poulin y Valtonen, 2002). En este contexto, un patrón de subconjunto anidado ocurre cuando especies que aparecen en infracomunidades pobres representan un subconjunto de otras infracomunidades progresivamente más ricas (Calvete y col., 2004). Varios autores han registrado un continuo de organización de comunidad desde anidado a anti-anidado en diversos estudios de infracomunidades de ecto y endoparásitos de peces (Poulin y Guégan, 2000), aves (Simkova y col., 2003; Calvete y col., 2004) y mamíferos (Gouy de Bellocq y col., 2003; Kransnov y col., 2005 b). No obstante, Timi y Poulin (2008) reexaminan los resultados de numerosos estudios en anidamiento de parásitos y demuestran que la probabilidad de encontrar patrones de anidamiento en una comunidad de parásitos depende de la métrica y del modelo nulo elegido para el análisis.

Por otra parte, los modelos de co-ocurrencia de especies son en gran parte contruidos bajo las reglas de ensamble de comunidades de Diamond (1975), es decir, combinación prohibida de especies, distribución en tablero de ajedrez y funciones de

incidencia (Gotelli y McCabe, 2002), donde se predice que las especies co-ocurren con menor o mayor frecuencia de lo que podría esperarse sólo por azar, lo que podría hacer que la composición de las comunidades fuese más o menos predecible. Una asociación positiva o negativa entre especies parásitas es, tal vez, un indicador de que las interacciones interespecíficas pueden estructurar las comunidades, es decir, determinar su riqueza y composición (Poulin, 2007). La falta de asociación entre pares de especies de parásitos, indica entonces que estas están distribuidas azarosamente entre los hospedadores (Calvete y col., 2004).

Sin embargo, la riqueza especies es sólo un descriptor de la composición de las comunidades de parásitos. Los índices de diversidad y de equitatividad también han sido utilizados para cuantificar los patrones de estructura comunitaria. Estas medidas combinan la riqueza de especies y el tamaño relativo de las infrapoblaciones de las diferentes especies. El índice de equitatividad provee una medida simple de la estructura de la comunidad, por lo tanto, podría ser utilizado para determinar el proceso por el cual una comunidad ha sido ensamblada (Mouillot y Wilson, 2002). Estos índices han sido criticados y provocado errores en la búsqueda de patrones universales y predecibles en estructura de comunidades de parásitos, debido en gran parte a su enfoque en la presencia o ausencia de especies parásitas y no en la abundancia (Poulin, 2007). La abundancia numérica es fácil de obtener, sin embargo las diferentes especies de parásitos que se encuentran en un hospedador tienen tamaños corporales muy distintos, dos especies pueden tener igual abundancia numérica, pero pueden diferir

en uno o más órdenes de magnitud, en terminos de biomasa (Poulin, 2001). Por lo tanto, patrones de la estructura de la comunidad se pueden perder completamente cuando un análisis está enfocado en el número más que en la biomasa de los parásitos.

Justificación del estudio

En comunidades de parásitos, diferentes clases de variables pueden ser estudiadas para determinar cuál o cuáles de ellas influyen en la estructura de la comunidad. Por ejemplo, muchos estudios enfocados en infracomunidades han evaluado la importancia del tamaño corporal del hospedador (Guégan y Hugueny, 1994; Lo y col., 1998), dieta y hábitat (Sasal y col., 1999; Muñoz y col., 2002), y comportamiento social del hospedador (Bartoli y col., 2000). Aspectos relacionados con los parásitos como su microhábitat, tamaño del cuerpo y asociaciones entre especies también han sido considerados (e.g., Holmes, 1973; Lotz y Font, 1985; Adamson y Noble, 1993; Rohde y col., 1994; Sasal y col., 1999; George-Nascimento y col., 2002).

La mayoría de los estudios sobre los factores que determinan la estructuración de las comunidades de parásitos se han realizado en endoparásitos de peces, aves y mamíferos (Poulin y Valtonen, 2002; Vidal-Martínez & Poulin, 2003; Calvete y col., 2004). Por lo tanto, no sorprende que la hipótesis de que la identidad del hospedador sea la principal determinante de la estructura de la comunidad, haya sido frecuentemente demostrada (Bell y Burt, 1991; Buchman, 1991; Guégan y col., 1992). Una de las razones de esto podría ser la estabilidad relativa del ambiente interno de los

organismos hospedadores (Sukhdeo, 1997). Sólo recientemente se han realizado estudios enfocados en estructura de comunidades de ectoparásitos sobre organismos terrestres, en donde se han encontrado resultados contradictorios acerca de los factores que las afectan (Krasnov y col., 2005 a, b, 2006 a, b; Carrillo y col., 2007; Gómez-Díaz y col., 2008; Bush y col., 2009).

A diferencia de los endoparásitos, los ectoparásitos están influenciados no sólo por la identidad hospedador, sino también por el ambiente del hospedador (Krasnov y col., 2006 b). Se ha encontrado que las características del rango geográfico afectan la organización de las comunidades de ectoparásitos en mamíferos pequeños (Krasnov y col., 2005 b). Cuando los cambios ambientales entre las zonas de distribución del hospedador son grandes, éstos pueden llevar a un cambio en las comunidades de parásitos (Shenbrot y col., 2002). Por lo tanto, el hábitat de un ectoparásito podría no estar ajustado a un hospedador particular, sino más bien a un hospedador particular en un hábitat particular (Krasnov y col., 2006 b).

Las propiedades abióticas del hábitat, como la temperatura y humedad ambiental pueden afectar la tasa de sobrevivencia y desarrollo de los parásitos externos. Sin embargo, aún permanecen poco estudiados los efectos de las propiedades del hábitat sobre la composición de especies de los ensambles de artrópodos ectoparásitos.

Ácaros, garrapatas y piojos son ectoparásitos característicos de las aves, y además de la morfología y estructura de las plumas, historia de vida y comportamiento

social del hospedador, se encuentran afectados por varios factores ambientales externos, tales como la humedad, temperatura del aire y posiblemente el flujo de aire en la superficie de las plumas.

Por ejemplo, la temperatura ambiental es un factor importante que afecta la mortalidad de los piojos. Se ha observado que a mayor temperatura ambiental éstos mueren más rápido (Heath, 1973). Asimismo, se ha demostrado que la humedad ambiental es muy importante en el periodo de oviposición y que influye en la carga parasitaria (Carrillo y col., 2007). Así, se ha encontrado evidencia de correlación positiva entre la abundancia de piojos y la humedad ambiental, demostrando experimentalmente que a baja humedad ambiental se reduce la abundancia de piojos (Moyer y col., 2002). También, se ha mostrado que el efecto de la humedad puede variar entre las diferentes especies, por ejemplo, algunos piojos masticadores prosperan sólo en áreas con cortas estaciones húmedas, mientras que otras están restringidas a áreas con estaciones de humedad largas (Fabiyyi, 1996; Carrillo y col., 2007). Además, por mucho tiempo se ha pensado que el plumaje protege a los ectoparásitos protegiéndolos de las fluctuaciones climáticas a las que se encuentra expuesto el hospedador.

En el caso de las garrapatas, los factores que afectan su abundancia son probablemente intrínsecas al ambiente local, desempeñando un rol secundario el hospedador (Monello y Gomper, 2007), lo que es similar a lo encontrado en piojos y ácaros de pluma (Rózsa, 1997 a, b). Krasnov y col., (2004) concluyen que la riqueza de

especies de ectoparásitos está afectada principalmente por el ambiente del hospedador, más que por aquellos relacionados con el cuerpo del hospedador. Otros trabajos realizados en ectoparásitos de murciélagos, concluyen que las características biológicas del hospedador (tamaño, sexo y estado reproductivo) no juegan un rol como factores estructuradores de la comunidad componente (Moura y col., 2003).

Existen otras variables propias del hospedador que tienen el potencial para influir en la comunidad de parásitos (Clayton y Walther, 2001). Una de ellas es la edad del hospedador, debido a que hospedadores jóvenes pueden ser vistos como sitios vacíos, libres para ser colonizados, influyendo en esto la capacidad que tengan los parásitos para dispersarse. Así, entre los piojos existen diferencias en movilidad y agilidad entre los subórdenes Amblycera e Ischnocera, siendo los primeros más móviles y con mayor probabilidad que los segundos de ser transmitidos de un hospedador a otro (Marshall, 1981; Clayton y Tompkins, 1995). En el caso de los ácaros, éstos presentan movilidad limitada transmitiéndose principalmente de padres a hijos en el nido o en el momento de la reproducción. En garrapatas se ha observado un continuo aumento en su número a lo largo de la vida del hospedador, hasta que llega a un máximo, en donde comienza a disminuir en animales más viejos debido a la respuesta inmune del huésped (Hudson & Dobson, 1995).

La correlación del parasitismo con los factores ambientales locales (temperatura y humedad ambiental) y con factores intrínsecos del hospedador, como la edad, sugieren la necesidad de estudiar estos factores en conjunto para alcanzar una

comprensión más acabada de los procesos que dan origen a patrones, y que estructuran las comunidades de ectoparásitos.

Se espera entonces, que la estructura de las comunidades de parásitos esté correlacionada con las variables previamente mencionadas.

Sistema de estudio

La especie huésped de la comunidad de ectoparásitos que es objeto este estudio es *Milvago chimango* (Falconidae, Caracarinae). Esta especie no sufre mayores cambios ontogenéticos en su uso de hábitat y no realiza movimientos de migración importantes (Venegas, 1994; Pavez, 2004), razón por la cual se espera que genere estabilidad y repetibilidad en la comunidad de parásitos a escala espacial. Además, presenta una fauna parasitaria rica en especies, y sus parásitos ya han sido descritos, resultando un modelo útil para este tipo de estudio.

El tiuque (*M. chimango*) es el rapaz diurno más común en Sudamérica. En Chile se encuentra distribuido desde Atacama (Región de Atacama) a Tierra del Fuego (Región de Magallanes y la Antártica Chilena) e Islas australes del Canal Beagle, incluyendo el Archipiélago de Wallaston (Cabo de Hornos) e Isla de los Estados (Couve y Vidal, 2003). Ocupa una gran variedad de ambientes, desde el litoral hasta unos 2000 m.s.n.m (Martínez y González, 2004). Es un ave con tendencia al gregarismo, y es frecuente encontrarla formando grandes grupos (>50) (Morrison y Phillips, 2000).

A pesar de ser una especie ampliamente distribuida y abundante, son escasos los estudios realizados sobre su biología y ecología, incluyendo las investigaciones parasitológicas (Morrison y Phillips, 2000). Con respecto a los ectoparásitos, se han descrito cuatro especies de piojos (Phthiraptera); *Aquilogogus maculatum*, *Kurodaia fulvofasciata*, *Acutifrons vierai chimango* y *Caracaricola chimangophilus* (Cicchino, 1979; Mey y González-Acuña, 2000), ácaros del género *Gabucinia* y *Dubininia accipitrina* (San Martín y col., 2005) y la garrapata *Argas (Persicargas) keiransi* (Estrada-Peña y col. 2003).

HIPÓTESIS y PREDICCIONES

Hipótesis

Si la estructura de las comunidades de ectoparásitos está influenciada por ciertas características del hospedador (edad) y por el ambiente de éste, postulo que debe existir un patrón de estructuración, distinto del azar, y asociado a factores ambientales (temperatura y humedad ambiental) y estructura etaria de *Milvago chimango*.

Predicciones

Predicción 1.- Se espera encontrar asociación entre la estructura de las comunidades de parásitos con la temperatura y la humedad ambiental.

Predicción 2.- Debido a las diferencias en la capacidad de moverse y migrar de los artrópodos que parasitan a *M. chimango*, sumado a que los individuos jóvenes son considerados como sitios disponibles para la llegada de parásitos, se espera que exista mayor abundancia y menor riqueza de especies en individuos juveniles que en adultos de *M. chimango*.

Predicción 3.- Debido a que la competencia interespecífica no sería la principal fuerza en la estructuración de comunidades de ectoparásitos, se espera que los patrones de co-ocurrencia de especies observados no debiera diferenciarse de lo esperado por los modelos nulos tales como el índice de co-ocurrencia C-score y el modelo de distribución de densidad de especies.

OBJETIVOS

Objetivo general

El objetivo principal de este estudio es evaluar la influencia de los factores ambientales (temperatura y humedad ambiental) y características del hospedador (edad) en la estructura de la comunidad de ectoparásitos en *Milvago chimango*.

Objetivos específicos

1. Establecer la diversidad ecológica y la existencia de estructura en las comunidades de ectoparásitos entre las localidades de origen de las poblaciones de *M. chimango*.
2. Evaluar características del microhábitat de las distintas especies de ectoparásitos (temperatura y humedad de la piel) en el hospedador.
3. Explorar los efectos de los factores bióticos (edad, peso y características de microhábitat del hospedador) y abióticos (temperatura y humedad ambiental) sobre la presencia de los patrones de estructuración de las comunidades parásitas.
4. Evaluar la existencia de interacciones entre las especies de parásitos.

METODOLOGÍA

Captura de *M. chimango* y recolección de ectoparásitos

Se capturaron un total de 97 ejemplares de *M. chimango* entre abril y julio del 2008, desde El Dorado, Región de Coquimbo (n = 30) (temperatura media mensual = 16,2°C; humedad relativa media mensual = 57,1%), La Patagua, Región del Libertador Bernardo O'Higgins (n = 37) (temperatura media mensual = 15,1°C; humedad relativa media mensual = 68,1%) y Valdivia, Región de Los Ríos (n = 30) (temperatura media mensual = 8,3°C; humedad relativa media mensual = 84,1%).

En cada una de las localidades, las aves fueron capturadas vivas, con trampas tipo Walk-in, utilizando como carnada presas de pollo. A cada ave se le registró el peso (g) y se clasificaron como adultos y juveniles según peso y coloración del plumaje. La colección de los ectoparásitos se realizó de forma visual, en donde se colocó el ave sobre una superficie blanca y se realizó una recolección de los ectoparásitos por 10 minutos (2 minutos por región), en el siguiente orden; (1) cabeza y cuello, (2) zona dorsal, (3) zona ventral, (4) cola, (5) base de las alas y plumas cobertoras de las alas. Luego de este procedimiento se utilizó una cámara de fumigación cargada con éter, la que consistió en un frasco de plástico, que en la parte superior posee un cuello de tela blanca ajustable al cuello del ave, de forma que la cabeza quede fuera, cada ave permaneció 20 minutos en esta cámara. Pasados los 20 minutos, se extrajo el ave del

frasco y la cámara de fumigación fue revisada utilizando lupa (10 X de aumento). De las técnicas propuestas para recolección de ectoparásitos con individuos vivos, la combinación de ambas, son las que aseguran el mayor porcentaje de recolección (Fowler y Cohen, 1983; Clayton y Walther, 1997).

Una vez extraídos los parásitos, estos fueron depositados en frascos individuales con alcohol al 70 % para su posterior preparación. Para el montaje de Phthiraptera se utilizó la metodología descrita por Palma (1978). En el caso de los ácaros, se usaron las técnicas descritas por Martín-Mateo (1994). Finalmente, mediante microscopio, se observó cada ectoparásito y se realizó la determinación taxonómica mediante literatura especializada (Price y Beer 1963; Krantz, 1978; Cicchino, 1979; Tendeiro y Mendes, 1994; Gaud y Atyeo, 1996; Mey y González-Acuña, 2000).

Para evaluar el impacto de la humedad y de la temperatura ambiental sobre la humedad y la temperatura bajo el plumaje, microhábitat de los ectoparásitos, se utilizó un higrómetro portátil con sonda Microch®, que midió la humedad relativa entre las plumas y piel y un termómetro termistor con sonda portátil, para medir la temperatura bajo el plumaje. La humedad y la temperatura fueron medidas por 10 minutos en el dorso, base de la cola y pecho de cada ave. Los resultados obtenidos se utilizaron, además, para evaluar el impacto de la humedad y la temperatura bajo el plumaje, sobre la abundancia y estructura de las comunidades de ectoparásitos.

Los datos de humedad relativa y temperatura ambiental fueron medidos en el mismo lugar y momento en que se midió la temperatura y humedad bajo el plumaje.

Estas variables ambientales fueron seleccionadas debido a que se ha demostrado que afectan directa e indirectamente la composición de los ensambles de ectoparásitos (Krasnov et al., 2005b y Krasnov et al., 2005c).

En los tres sitios de muestreo la abundancia de la población de *M. chimango* se estimó por conteo a través de transectos de punto (Márquez y col., 2004). Esta técnica consiste en recorrer un transecto realizando detenciones en puntos específicos, en los cuales se registran las observaciones que se puedan hacer durante un periodo de tiempo definido (Fuller & Mosher, 1987). Los recorridos fueron realizados en la mañana (7:30), la distancia entre cada punto fue de 300 m y en cada punto se permanecía detenido 5 minutos. Se utilizó ANDEVA para evaluar si existía diferencia significativa entre las localidades. No encontrándose diferencia significativa entre las poblaciones (norte $n = 50 \pm 11$, centro $n = 48 \pm 9$, sur $n = 46 \pm 6$; $F = 0,37$, $p = 0,69$).

Medidas de la estructura de la comunidad y análisis estadísticos

Para describir las infracomunidades se midió la riqueza infracomunitaria (número de taxa presentes en un individuo hospedador), abundancia total (número de individuos parásitos de todas las especies por individuo hospedador), abundancia total de biomasa (suma de la biomasa de todos los individuos parásitos, independiente de su identidad taxonómica, por individuo hospedador) (George-Nascimento y col., 2002). La diversidad se calculó mediante el índice de Brillouin (Magurran, 1988). La comunidad componente fue descrita por el número total de especies de parásitos (riqueza), el

índice de dominancia de Berger-Parker y el índice de diversidad de Simpson. La equitatividad se calculó utilizando el índice de Bulla (1994) "O", siguiendo a Smith y Wilson (1996).

Debido a que las especies de una infracomunidad pueden tener tamaños corporales muy diferentes, resulta más apropiada la utilización de la biomasa para los cálculos de índice de diversidad y equitatividad, en vez de utilizar el número de individuos (George-Nascimento y col., 2002). Puesto que los parásitos colectados fueron planos y la forma de montarlos fue similar para todos los especímenes, el área de la superficie del cuerpo se tomó como una medida equivalente al volumen corporal utilizado en otros estudios para estimar la biomasa (Poulin y Justine, 2008). Se midió el largo y el ancho del cuerpo de cada especie, luego el área de la superficie del cuerpo, es decir el producto del largo por el ancho del cuerpo, se estimó asumiendo una forma rectangular para los ácaros, y para los phthirapteras se calculó una forma circular para la cabeza y rectangular para el tórax y abdomen. La biomasa de los parásitos se calculó multiplicando la abundancia media de cada especie de parásito por el área corporal media. La biomasa fue expresada en mm^2 .

Para cada taxón se calculó la prevalencia (porcentaje de hospedadores infectados por una especie particular de parásito), abundancia numérica (promedio de individuos para cada especie parásita en el total de hospedadores examinados) (Bush y col., 1997) y abundancia mm^2 (multiplicación entre la abundancia numérica de una especie parásita y área de superficie corporal) (George-Nascimento y col., 2002)

La existencia de estructura en las comunidades de parásitos se investigó utilizando 2 tipos de modelos nulos (Gotelli, 2000). Uno de ellos es el índice de co-ocurrencia C-score con el algoritmo SIM9, que utiliza datos de presencia/ausencia. El uso de este índice ha sido sugerido por Gotelli (2000), ya que plantea que esta combinación no es vulnerable a los falsos positivos, tiene un buen poder cuando se está frente a datos con ruido y mide un patrón de co-ocurrencia que podría ser consistente con la exclusión competitiva. El análisis fue realizado utilizando el software EcoSim 7 (Gotelli y Entsminger, 2006). Los índices observados fueron calculados para cada matriz de presencia/ausencia y comparados después con los índices obtenidos desde 5000 matrices nulas ensambladas al azar. Las matrices simuladas fueron ensambladas por proceso de Monte Carlo utilizando el algoritmo fijo-equiprobable (FE), debido a que este algoritmo no restringe el número de especies de parásitos que puedan ser albergadas por un individuo hospedador. En otras palabras este algoritmo sugiere que no hay diferencia en la probabilidad de llevar un particular número de especies de ectoparásitos entre individuos hospedadores. Además, se utilizó el algoritmo fijo-definido por usuario (FD), ya que, considera el peso registrado de cada hospedador. Cuando las especies tienen una distribución agrupada se espera que el valor para C-score sea menor que el esperado por azar (Observado [O] < Esperado [E]), por el contrario cuando existe segregación generada por competencia se espera que C-score sea mayor que el esperado por azar (O > E). El segundo modelo nulo que se utilizó fue el modelo de distribución de densidad de especies (Janovy y col., 1995). Este

modelo supone que la probabilidad de estar infectado puede variar entre especies de parásitos. Por ejemplo, en una matriz con tres especies de parásitos A, B y C, un individuo puede ser infectado con dos tipos de parásitos de tres formas diferentes: A y B, A y C, B y C. La hipótesis nula de no interacción interespecífica requiere que A, B y C sean eventos independientes. Sin embargo, cada una de las tres combinaciones de pares de especies de parásitos tiene una probabilidad única (Janovy y col., 1992; 1995). La utilización de este modelo resulta muy útil por cuatro razones: (1) se ajusta a aproximaciones discretas de curvas normales, permitiendo análisis paramétricos estándar; (2) esta propiedad facilita principalmente las comparaciones estadísticas entre ensambles de parásitos de hospedadores simpátricos o de diferentes poblaciones de una especie de hospedador; (3) debido a la segunda razón, su incorporación puede ser útil dentro de diseños experimentales y (4) provee un modelo nulo para ser utilizado en evaluaciones del rol de las interacciones entre especies para estructurar ensambles (Janovy y col., 1995). Para cada localidad de muestreo la distribución de densidad de especies observada fue comparada con la distribución del modelo nulo. Las comparaciones entre las distribuciones observadas versus esperadas fueron realizadas con la prueba Chi- cuadrado.

Se determinaron los valores del Índice de dispersión (I.D.) (razón varianza/media) e Índice de discrepancia (D) de los ectoparásitos de *M. chimango* colectados en las tres localidades de muestreo. El Índice de discrepancia cuantifica la diferencia entre la distribución observada de los parásitos en sus hospedadores y la

distribución hipotética en la cual todos los hospedadores albergan el mismo número de parásitos. A diferencia del Índice de dispersión, el índice de discrepancia tiene un rango limitado de valores, donde el valor mínimo es 0 y máximo es 1. (Poulin, 1993).

Se calculó el coeficiente de correlación de rangos de Spearman (r_s) para evaluar:

a) la posible asociación entre la riqueza de especies por infracomunidad con la edad y peso del hospedador, b) evaluar la correlación entre los descriptores infracomunitarios y comunidad componente con las variables del hábitat (temperatura y humedad ambiental) y del microhábitat, y c) la relación entre las variables ambientales y las del microhábitat.

Para evaluación de diferencias entre valores de prevalencia se utilizó la prueba de Chi cuadrado. Se realizó la prueba de Kruskal-Wallis para detectar las diferencias entre abundancias parasitarias. Para comparar el peso corporal de *M. chimango* desde las diferentes localidades, y determinar si entre juveniles y adultos presentaban diferencias significativas, se utilizó ANDEVA de una vía.

Los valores de temperatura y humedad relativa se distribuyeron de forma normal por lo que se utilizó ANDEVA para evaluar si existían diferencias entre las localidades.

Para determinar el grado de similitud a nivel de comunidad componente en las tres localidades de muestreo, fue estimado el índice cuantitativo de similitud de Sorensen. Se escogió este índice ya que no está influenciado por la riqueza de especies y el tamaño de la muestra (Bray y Curtis, 1957).

La temperatura y la humedad bajo el plumaje de las distintas regiones del cuerpo se encontraban significativamente correlacionadas ($r_s = -0,29 - 0,91$; $p < 0,05$, para todas), por lo tanto, fueron sustituidas con puntajes calculados desde el análisis de componentes principales para las 6 variables registradas. Esto produjo como resultado dos componentes principales explicando el 79,27% de la varianza; sus autovalores fueron 3,55 y 1,20 respectivamente. El factor 1 estaba asociado a la humedad bajo el plumaje, mientras que el factor 2 lo estaba con la temperatura bajo el plumaje. Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa JMP 5.1 (SAS Institute).

RESULTADOS

Del total de aves capturadas, 50 eran juveniles y 47 eran adultos. El peso corporal promedio para estas aves fue $298,1 \pm 20,5$ y $285,5 \pm 33,4$, para adultos y juveniles respectivamente. El peso de los tiiques capturados en la localidad norte fue mayor que el de las localidades centro y sur ($p < 0,0001$). Sin embargo, no se encontró diferencia estadísticamente significativa entre los ejemplares del centro y sur ($p = 0,1088$) (fig. 1). En la tabla 1 se muestra el número de *M. chimango* capturado por sitio y por edad.

Tabla 1.- Número de ejemplares de *M. chimango* examinados por localidad y clase de edad.

Localidad	Edad	Total por edad	Total por sitio
Norte	Juvenil	16	30
	Adulto	14	
Centro	Juvenil	13	37
	Adulto	24	
Sur	Juvenil	21	30
	Adulto	9	

Norte: Región de Coquimbo; Centro: Región del Libertador Bernardo O'Higgins; Sur: Región de los Ríos.

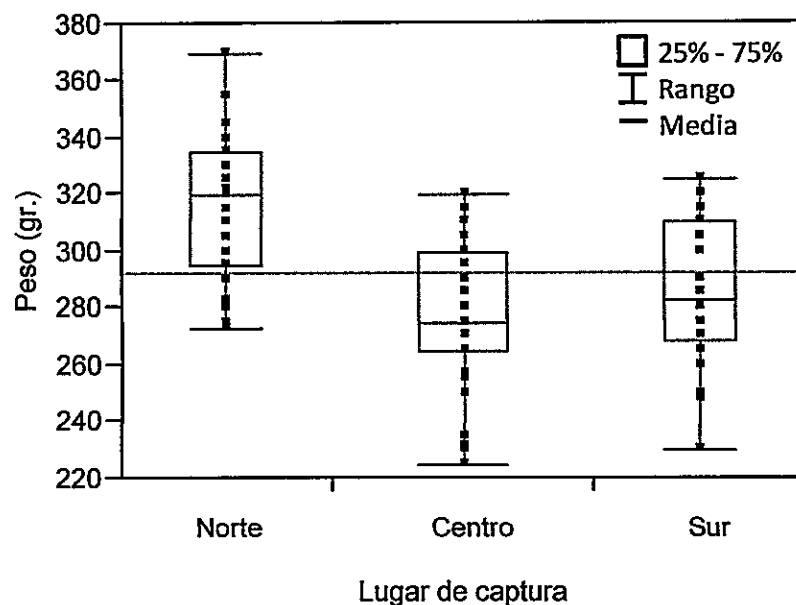


Figura 1.- Distribución del peso (g) de *M. chimango* entre las distintas localidades de muestreo.

En el presente estudio se plantearon cinco objetivos específicos para abordar la hipótesis propuesta. A continuación se señalan los objetivos específicos y los resultados correspondientes a cada uno de ellos.

Objetivo 1: Establecer la diversidad ecológica y la existencia de estructura en las comunidades de ectoparásitos entre las localidades de origen de las poblaciones de *M. chimango*.

Comunidad componente: Un total de 2515 ectoparásitos fueron recolectados, *Aquilogogus maculatum*, *Kurodaia fulvofasciata*, *Acutifrons vierai chimango* y

Caracaricola chimangophilus (Phthiraptera), y *Dubininia accipitrina* y *Gabucinia* sp. (Acari). Entre las cuatro especies de piojos colectadas, dos tienen amplia distribución: *A. maculatum* y *K. fulvofasciata* (fig. 2).

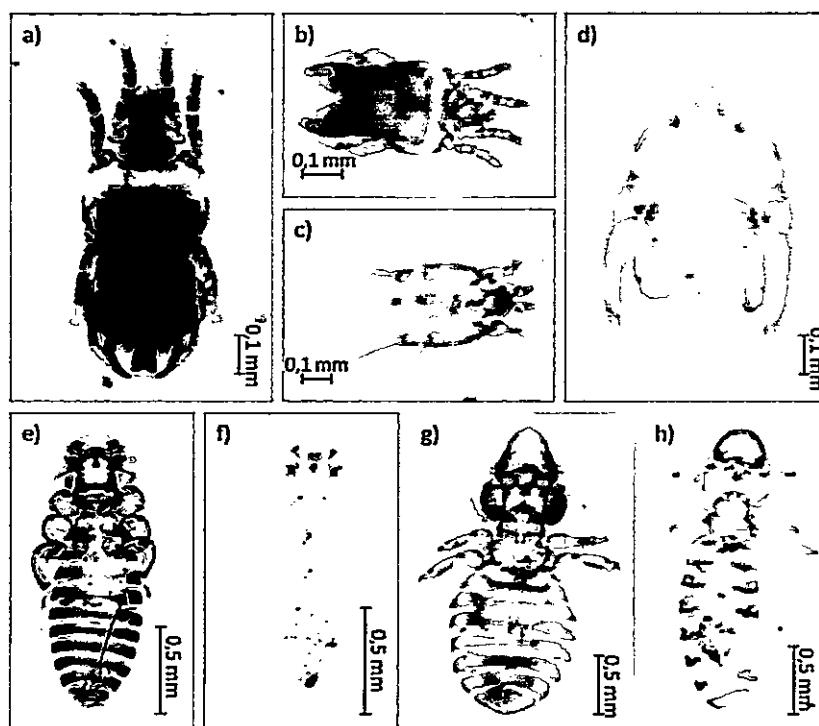


Figura 2. Especies de ectoparásitos encontrados en *Milvago chimango*. a) *Gabucinia* sp. (hembra), b) *Gabucinia* sp. (macho), c) *Dubininia accipitrina* (hembra), d) *D. accipitrina* (macho), e) *Aquililogogus maculatum*, f) *Kurodaia fulvofasciata*, g) *Acutifrons vierai chimango*, h) *Caracaricola chimangophilus*.

La prevalencia total fue significativamente distinta entre las localidades de muestreo (tabla 2) (Chi cuadrado = 14,1; $p = 0,0008$). El índice de dominancia de Berger-Parker aumento hacia el sur (norte $d = 0,48$; centro $d = 0,86$; sur $d = 0,89$), mientras que el índice de diversidad de Simpson y equitatividad es mayor en el norte que en las otras

localidades ($1-\lambda = 0,68$; $O = 0,59$). No obstante, al realizar el cálculo utilizando los datos de biomasa, el índice de dominancia es mayor en el centro, y los índices de diversidad y equitatividad resultan mayores en el sur que en las otras dos localidades (tabla 2). Se observa que la localidad centro posee mayor dominancia (medido en biomasa) y menor diversidad que los otros dos sitios, debido a la alta carga de *A. maculatum* presentada en una pequeña proporción de tiuques en este sitio.

Tabla 2.- Descriptores de la comunidad componente para cada localidad de muestreo.

Índice	Localidad		
	Norte	Centro	Sur
P (%)	37,80	72,50	90,00
R	6	3	5
A.T.N	71,00	184,00	2260,00
A.T.B	49,42	180,23	254,72
$d(N)$	0,48	0,86	0,89
$d(B)$	0,78	0,90	0,55
$1-\lambda (N)$	0,68	0,25	0,52
$1-\lambda (B)$	0,39	0,18	0,59
$O (N)$	0,59	0,47	0,31
$O (B)$	0,40	0,43	0,53
Especie dominante	<i>A.maculatum</i>	<i>A.maculatum</i>	<i>A.maculatum</i>

P = prevalencia total, R = riqueza, A.T.N = Abundancia total numérica, A.T.B= Abundancia total biomasa, $d(N)$ = Índice dominancia Berger- Parker numérico, $d(B)$ = Índice dominancia Berger- Parker biomasa, $1-\lambda (N)$ = Índice diversidad de Simpson numérico, $1-\lambda (B)$ = Índice diversidad de Simpson biomasa, $O (N)$ = Índice Bulla numérico, $O(B)$ = Índice Bulla biomasa.

Se aplicó el modelo nulo de co-ocurrencia de especies mediante el programa de simulación EcoSim que permite usar un modelo nulo generando patrones esperados

en ausencia de interacción entre las especies. Según resultados preliminares el índice C-score utilizando el algoritmo FE, fue significativamente menor al esperado, tanto en el norte (C-score observado = 6,06, C-score simulado = 9,16; $p = 0,0118$), como en el centro (C-score observado = 6,00, C-score simulado = 24,02; $p = 0,048$) y sur de Chile (C-score observado = 13,80; C-score simulado = 30,90; $p = 0,0008$). Se obtuvieron resultados similares cuando se aplicó el algoritmo FD, lo cual muestra que el patrón de estructuración de la comunidad de ectoparásitos no fue azaroso, indicando en los tres casos un patrón agregado. Los resultados obtenidos con el algoritmo FD indicarían, además, que la heterogeneidad en el peso de los hospedadores no jugaría un rol importante en la presencia de este patrón.

El segundo modelo nulo aplicado es el de distribución de densidad de especies (Janovy y col., 1995). Los datos de cada localidad fueron comparados con la distribución predicha por el modelo nulo para interacción de especies parasitas en un ensamble. No se encontraron diferencias significativas para ninguna de las tres localidades (norte: Chi cuadrado = 7,81, $p = 0,55$; centro: Chi cuadrado = 7,81; $p = 0,76$; sur: Chi cuadrado = 7,19, $p = 0,24$). Por lo tanto, se asume una ausencia de asociación e interacción entre especies. La distribución de densidad de especies de cada sitio es mostrada en la figura 3.

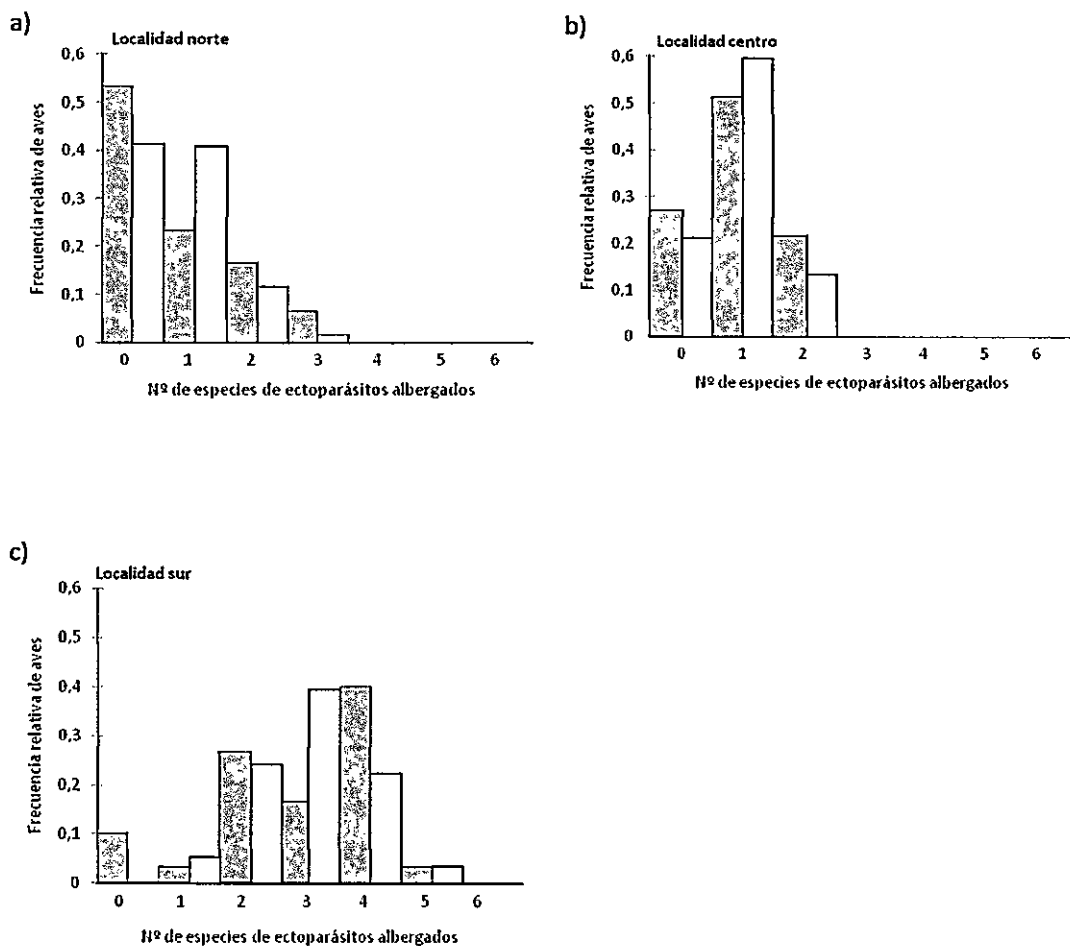


Figura 3. Distribución de frecuencias de la riqueza de especies para la localidad norte (a), centro (b) y sur (c). Las columnas blancas representan las frecuencias predichas por el modelo nulo de Janovy y col. (1995) y las columnas grises representan las frecuencias observadas.

Se utilizó el índice de Discrepancia y de Dispersión para medir la agregación de parásitos, las tres comunidades componentes mostraron un patrón de distribución

agregado (norte: $D = 0,797$; centro: $D = 0,639$; sur: $D = 0,68$). Todas las especies de ectoparásitos presentaron distribución agregada (tabla 3).

Tabla 3.- Valores del Índice de dispersión (I.D. razón varianza/media) e Índice de discrepancia (D), de los ectoparásitos de *M. chimango* recolectados en las tres localidades de muestreo.

Parásitos	Norte		Centro		Sur	
	I.D	D	I.D	D	I.D	D
<i>Aquilogogus maculatum</i>	10,511	0,835	9,363	0,639	3,338	0,468
<i>Kurodaia fulvofasciata</i>	0,966	0,903	5,925	0,891	1,491	0,633
<i>Acutifrons vierai chimango</i>	1,570	0,860			3,379	0,866
<i>Caracaricola chimangophilus</i>	1,621	0,914	10,116	0,943		
<i>Dubininia accipitrina</i>	17,040	0,932			8,713	0,743
<i>Gabucinia sp</i>	3,241	0,914			5,077	0,598

El índice cuantitativo de similitud de Sorensen fue muy bajo para las tres localidades, mostrando mayor similitud la localidad norte y centro (4,7 %) y valores muy bajos de semejanza entre las localidades sur con el centro (0,32 %) y norte (0,85 %).

Infracomunidades: El número máximo de especies por tiuque fue de cinco en la zona sur, tres en el norte y dos en la zona centro (tabla 4). El número medio total de especies albergadas por hospedador (total individuos) fue $1,37 \pm 1,56$. El número medio de ectoparásitos por tiuque difiere entre las tres localidades de muestreo ($F = 7,06$; $p = 0,0014$), mostrando un valor considerablemente mayor en la localidad sur

(media = 75,3) que en las otras dos localidades (centro = 4,97; norte = 2,36) (tabla 4), similar resultado se obtuvo utilizando la biomasa, esto debido que en la zona sur los ácaros se presentaron con una mayor abundancia.

Tabla 4.- Número medio y máximo de especies por hospedador, número y biomasa (mm^2) de ectoparásitos por hospedador e índice de Brillouin de las infracomunidades en las tres localidades muestreadas.

	Localidad		
	Norte	Centro	Sur
Número medio de especies/hospedador	0,76 ± 0,97	0,95 ± 0,71	2,83 ± 1,3
Número máximo de especies/hospedador	3	2	5
Número medio de ectoparásitos/hospedador	2,36 ± 6,15	7,44 ± 4,97	75,3 ± 155,69
mm^3 media de ectoparásitos/hospedador	1,65 ± 3,99	4,87 ± 7,36	8,54 ± 7,14
Índice de Brillouin (media)/hospedador	0,13 ± 0,24	0,09 ± 0,16	0,47 ± 0,34
Índice de Brillouin máximo	0,85	0,47	1,12

De los 97 tiuques examinados, el 70,1 % (68) albergó al menos una especie de ectoparásito. El 27,8 %, hospedó sólo una especie (norte = 23,3 %, centro = 51 %, sur = 3,3 %), mientras que en el 19,6 % de los tiuques se observó la combinación de dos especies y en sólo un individuo (1,03 %) se hallaron cinco especies de ectoparásitos. *A. maculatum* fue la especie más prevalente (63,9 %) (tabla 5). En la zona norte, la mayoría de las especies se encontró sola en el hospedador (23,3 %), solamente cinco individuos presentaron dos especies (16,6 %) y dos tiuques tres especies (6,6 %), en la zona centro ocurrió algo similar, encontrándose el 51 % de los individuos parasitado por una sola especie y el 8 % con dos especies. Por el contrario, en la zona sur la mayoría de los

individuos albergaba cuatro especies (40 %) y solamente un individuo con una especie (3,3 %). La combinación *A.maculatum* / *K.fulvofasciata* fue la más común en la zona centro (n = 6), mientras que en la zona sur fue *A.maculatum* / *K.fulvofasciata* / *D.accipitrinia* / *Gabicinia* sp. (n = 8). En la zona norte estuvieron presentes las cuatro especies de piojos, mientras que en el centro estuvo ausente la especie *A. v. chimango* y en el sur la especie *C. chimangophilus*. Con respecto a los ácaros, estuvieron ausentes sólo en la zona centro.

Existe diferencia significativa en el valor del índice de Brillouin a través de las tres localidades (F = 27,41; p < 0,0001), valores medios más altos fueron encontrados en la localidad sur y los más bajos en el centro. La abundancia numérica y medida en biomasa fue mayor en el sur que en las otras dos localidades. Se encontró diferencias significativas entre las abundancia numérica de la zona norte versus sur (F = 6,57; p = 0,01) y centro versus sur (F = 7,56; p = 0,01). Al comparar la abundancia de biomasa se encontró diferencia significativa entre las tres localidades de muestreo (F = 8,63; p = 0,0004) (tabla 5).

Tabla 5.- Abundancia total (A.T) (en mm²), Abundancia media (A.M), y prevalencia (P %) de ectoparásitos registrados en 97 *M. chimango* desde las tres localidades muestreadas en el presente estudio.

Especie	Norte			Centro			Sur		
	A.T	A.M	P	A.T	A.M	P	A.T	A.M	P
<i>Aquilogogus maculatum</i>	38,05	1,28	33,30	162,50	4,39	72,90	141,90	4,73	83,30
<i>Kurodaia fulvofasciata</i>	1,95	1,26	10,00	9,42	0,25	16,20	15,60	0,52	46,60
<i>Acutifrons vierai chimango</i>	5,59	0,19	13,36	0	0	0	11,10	0,37	16,60
<i>Caracaricola chimangophilus</i>	2,73	0,09	6,60	8,27	0,22	5,4	0	0	0
<i>Dubininia accipitrina</i>	0,82	0,03	6,60	0	0	0	78,84	2,63	80,00
<i>Gabucinia sp</i>	0,28	0,01	6,60	0	0	0	7,25	0,24	63,30
B total de parásitos	49,42			180,23			256,22		
N° total de parásitos	71			184			2260		
Prevalencia %	37,80			72,50			90,00		
N° aves examinadas	30			37			30		
Especies / localidad	6			3			5		

La prevalencia, considerando a todas las especies de ectoparásitos, fue mayor en la localidad sur que en las otras dos localidades (tabla 5). Lo que se hace muy notorio al observar las prevalencias de *D. accipitrina* y *Gabucinia sp.* que variaron considerablemente entre los tres sitios de muestreo, la mayoría de los tiuques hospedaron a estas especies en la zona sur, mientras que en la zona central, en los 37 tiuques analizados, no fueron hallados. Así, las prevalencias de todas las especies de ectoparásitos muestran valores mayores en el sur que en las otras dos zonas, sin mostrar diferencias significativas entre juveniles y adultos. *A. maculatum* fue la especie más prevalente en las tres localidades de estudio, y hubo especies que estuvieron ausentes tanto en el centro como en el sur (tabla5). *C. chimangophilus* fue una especie

de rara presentación encontrándose únicamente en dos ejemplares en el norte y centro y no se encontró en el sur, algo similar ocurrió con *K. fulvofaciata* que se encontró en tres individuos en el norte y seis en el centro, no encontrándose en el sur. *A. v. chimango* fue otra especie de rara presentación, sólo se aislaron ejemplares de esta especie en cuatro tiqués del norte y cinco del sur.

Objetivo 2: Evaluar características del microhábitat de las distintas especies de ectoparásitos (temperatura y humedad bajo el plumaje) en el hospedador.

Se midieron la temperatura y humedad bajo el plumaje en tres regiones del cuerpo de cada ave capturada (dorso, cola y pecho). Se encontró diferencia significativa en la humedad y temperatura bajo el plumaje de las distintas regiones del cuerpo y la localidad de captura del hospedador. Al realizar el análisis por localidad, en la zona norte sólo se observó diferencia entre la humedad del dorso y cola ($F = 7,72$; $p = 0,007$), lo mismo se observó en el centro ($F = 4,47$; $p = 0,048$). En contraste, en el sur se encontró diferencia entre el pecho y cola ($F = 6,14$; $p = 0,016$). Respecto a la temperatura, en la localidad norte y sur no hubo diferencia entre las regiones del cuerpo ($F = 0,63$; $p = 0,537$ y $F = 1,02$; $p = 0,367$, respectivamente), en cambio en el centro se diferenció la temperatura del dorso y cola ($F = 4,91$; $p = 0,029$). La temperatura y humedad bajo el plumaje para cada localidad se muestran en la figura 4.

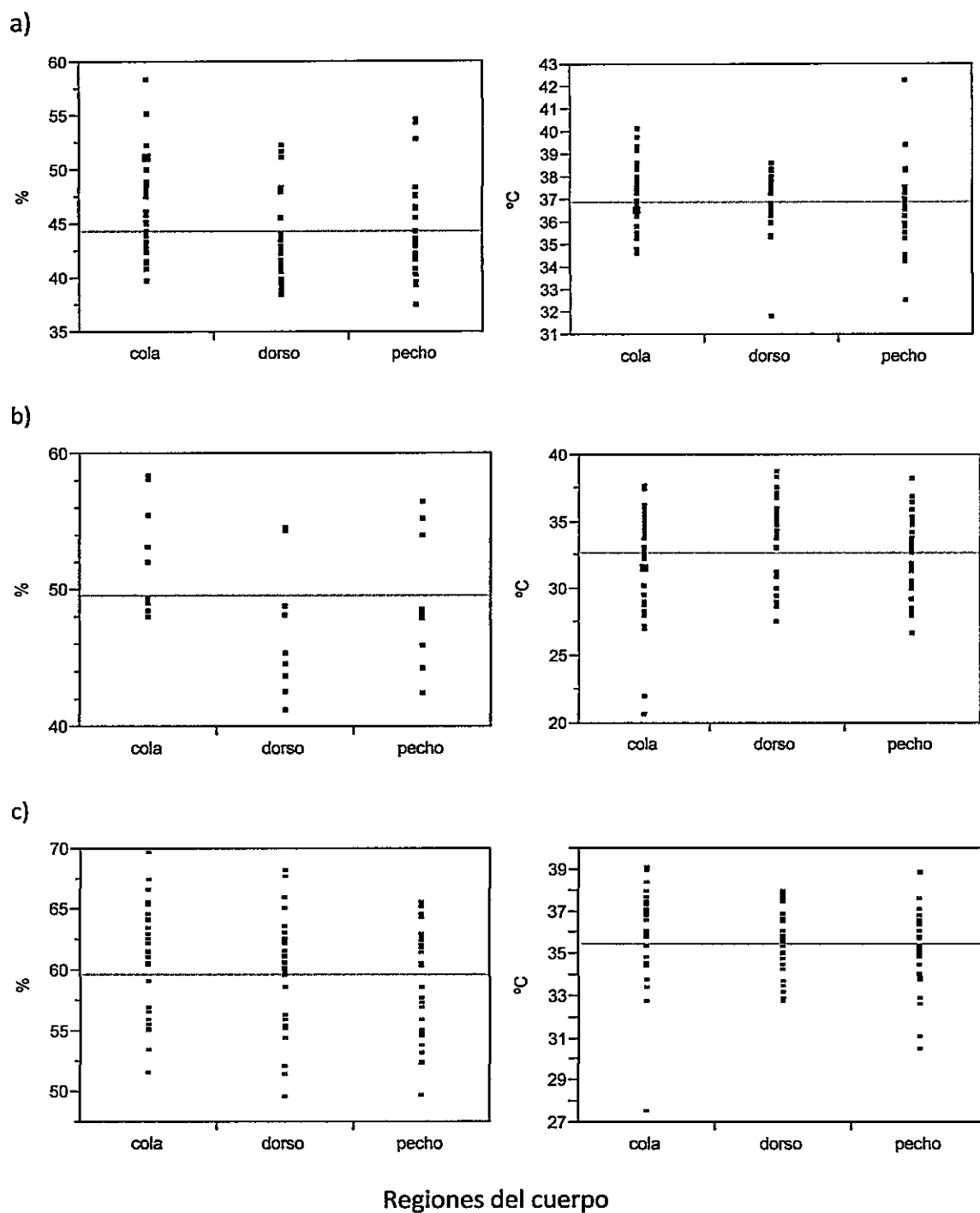
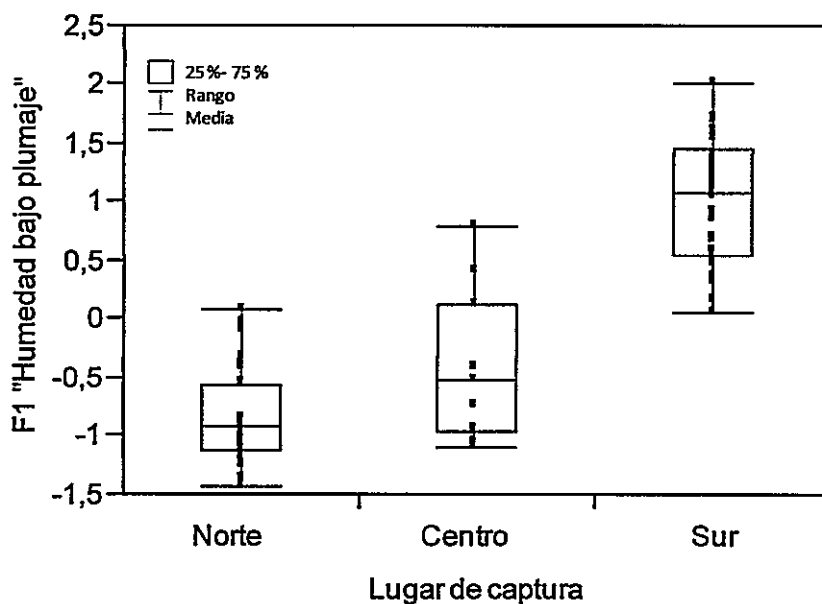


Figura 4. Temperatura (°C) y humedad (%) bajo el plumaje en las distintas regiones del cuerpo en *M. chimango*. (a) localidad norte, (b) localidad centro, (c) localidad sur.

Debido a que estas variables estaban altamente correlacionadas, se realizó un análisis de componentes principales, lo que las redujo a sólo dos variables, el factor 1 explica la humedad bajo el plumaje y el factor 2 la temperatura bajo el plumaje. Se registró una temperatura levemente mayor bajo el plumaje en las aves provenientes del norte comparada con las otras zonas, no existiendo diferencias significativas en la temperatura de las aves provenientes del norte con el sur ($p = 0,08$), ni tampoco en las aves del centro y sur ($p = 0,26$), aunque la temperatura bajo el plumaje de los tuiques capturados en el centro fue levemente menor, sólo fue significativamente diferente con las aves del norte ($p = 0,02$) (fig. 5b). Contrariamente, se registró una mayor humedad en la superficie de la piel en aves provenientes del sur, disminuyendo hacia el norte (fig. 5a).

a)



b)

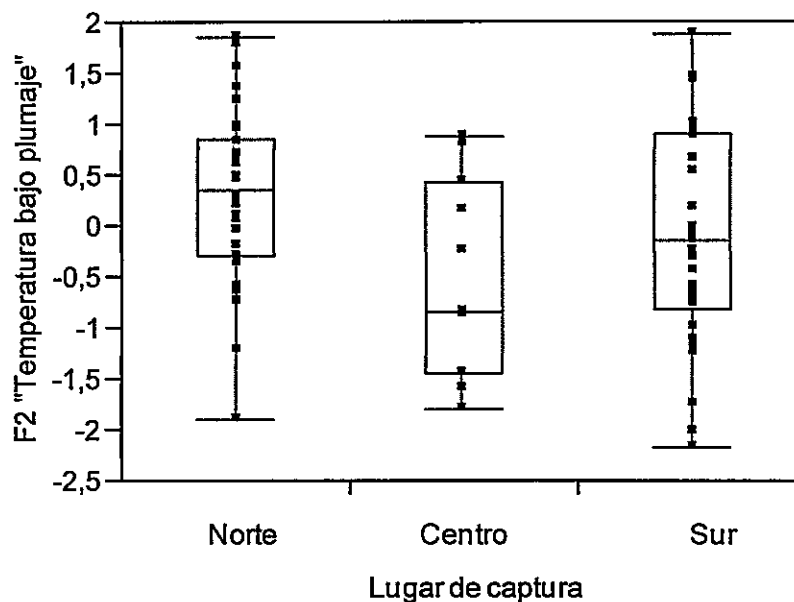


Figura 5.- F1 humedad bajo el plumaje (a) y F2 temperatura bajo el plumaje (b) de *M. chimango* (n=70) en las distintas localidades de muestreo.

Objetivo 3: Explorar los efectos de los factores bióticos (edad, peso y características de microhábitat del hospedador) y abióticos (temperatura y humedad ambiental) sobre la presencia de los patrones de estructuración de las comunidades parásitas.

No se observó asociación entre el peso y clase de edad de los tiuques con ninguno de los descriptores infracomunitarios, al considerar a todas las localidades juntas. No obstante, al realizar el análisis por localidad se observó asociación positiva y

significativa entre el peso y la edad con la abundancia en los individuos de la zona centro.

Se observó una asociación positiva y significativa entre la humedad bajo el plumaje de las aves y los descriptores infracomunitarios. Por el contrario, la temperatura bajo el plumaje no estuvo asociada a ninguno de estos descriptores. Las asociaciones entre las características del microhábitat de los ectoparásitos y descriptores infracomunitarios se muestran en la tabla 6.

Se encontró asociación positiva y significativa entre la humedad relativa y la humedad bajo el plumaje. Sin embargo, no se encontró asociación entre la temperatura ambiental y la temperatura bajo el plumaje (fig. 6).

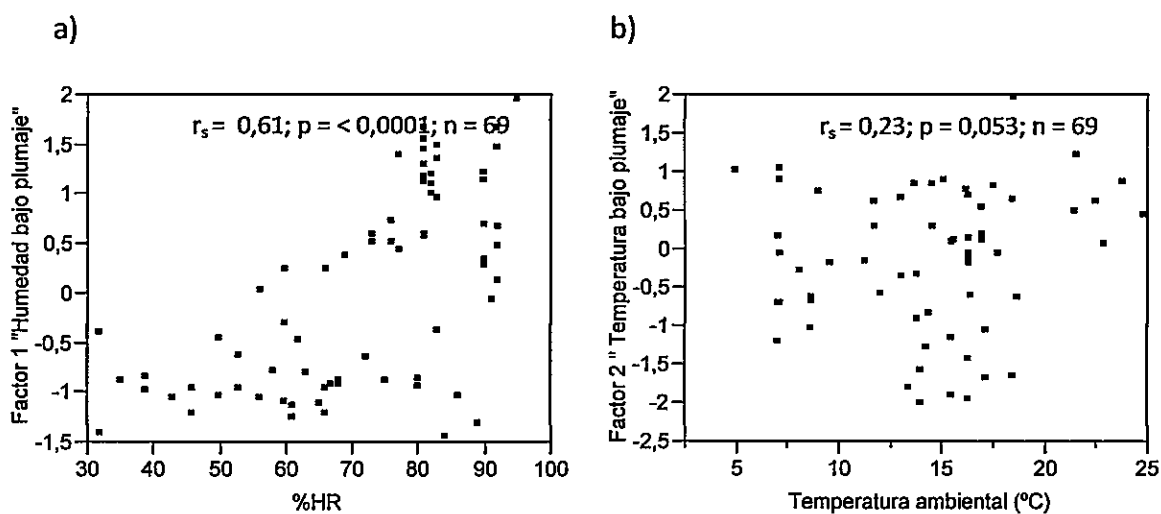


Figura 6.- Asociación entre (a) Factor 1 "Humedad bajo el plumaje" y humedad ambiental (b) Factor 2 "Temperatura bajo el plumaje" y temperatura ambiental, en las tres localidades muestreadas.

Tabla 6.- Coeficiente de correlación (r_s) entre componentes principales de las variables del microhábitat de los ectoparásitos y los descriptores infracomunitarios de las tres localidades de estudio (n = 69).

Variables	F1 "Humedad bajo plumaje"	F2 "Temperatura bajo plumaje"
Abundancia total	0,47***	-0,11
Abundancia de Phthiraptera	0,40***	-0,23
Abundancia de Ácaros	0,68***	-0,07
Riqueza	0,61***	-0,02
Índice de Brillouin	0,62***	-0,01

***Coeficiente de correlación significativo, $p < 0,0001$

Se observó una asociación positiva y significativa entre la humedad relativa y los descriptores infracomunitarios, y una asociación negativa y significativa entre la temperatura ambiental y estos descriptores (tabla 7).

Tabla 7.- Coeficientes de correlación (r_s) entre los descriptores infracomunitarios y las características ambientales, humedad relativa (% HR) y temperatura ambiental (T°), durante el periodo de estudio. Coeficiente de correlación significativo, ** $< 0,001$, * $< 0,05$. (n = 97)

Índice	%HR	$T^\circ C$
Abundancia total	0,40**	-0,24*
Abundancia Phthiraptera (mm^2)	0,34**	-0,21*
Abundancia Ácaros (mm^2)	0,55**	-0,20*
Riqueza	0,47**	-0,21*
Índice Brillouin	0,44**	-0,22*

Objetivo 4: Evaluar la existencia de interacción entre las especies de parásitos.

Se evaluaron matrices de presencia y ausencia para observar interacción entre especies, utilizando el programa EcoSim, se utilizó el índice de co-ocurrencia C-score, arrojando como resultado una ausencia de interacción competitiva entre especies.

Otro modelo nulo utilizado que mide interacción de especies es el de distribución de densidad (Janovy y col., 1995), no se encontraron diferencias significativas entre los datos observados y los esperados por el modelo nulo, lo que indica una ausencia de interacción entre las especies.

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio demostraron que, a) las tres comunidades de ectoparásitos estudiadas estaban estructuradas, observándose un patrón agregado, sin embargo al aplicar el modelo de distribución de densidad de especies, no se observó ningún patrón, b) hubo diferencias en la diversidad, riqueza y abundancia de los ensambles de ectoparásitos entre las localidades, c) esta diferencia estuvo asociada a las condiciones ambientales locales del hospedador y al efecto de éstas sobre el microhábitat de los ectoparásitos, y no dependieron de las características del hospedador.

Todos los ectoparásitos recolectados en el presente estudio habían sido descritos anteriormente en el tiuque desde distintas localidades (Price y Beer, 1963; Mey y González-Acuña, 2000; San Martín y col., 2005). *A. maculatum* (Amblycera) había sido aislado en tiuques desde Argentina y Chile (Price y Beer, 1963) y en distintas rapaces de Brasil, Perú, Colombia y México, poniendo en evidencia la poca especificidad de este parásito. *Kurodaia fulvafasciata* (Amblycera) fue aislado desde *M. chimango* en Chile y Paraguay, y se encuentra ampliamente distribuido en rapaces de todo el mundo (Price y Beer, 1963; Tendeiro y Mendes, 1994). Por el contrario,

Acutifrons vierai chimango y *Caracaricola chimangophilus* (Ischnocera), han sido aislados solamente en *M. c. chimango* desde Chile y Argentina (Mey y González-Acuña, 2000). Las dos especies de amblyceránidos fueron las más abundantes y prevalentes en las tres localidades de muestreo, lo que concuerda con lo encontrado por San Martín y col. (2005). Esto se podría explicar debido a que los Amblycera son menos específicos que los Ischnocera, se encuentran menos restringidos a sólo una región del cuerpo y son más móviles y ágiles, por lo que serían más hábiles para escapar del acicalamiento de las plumas realizado por el ave (Tompkins y Clayton, 1999; Marshall, 1981). Estudios realizados por diversos autores indican que cuando los dos subórdenes co-habitan, los Amblycera son más abundantes que los Ischnocera (Nelson y Murray, 1971; Lindell y col., 2002; Whiteman y Parker, 2004; Moller y Rószka, 2005). Otro mecanismo que podría explicar este patrón es la depredación interespecífica. Por ejemplo, se ha encontrado evidencia que *Colpocephalum turbinatum* (Amblycera) puede depredar a otros piojos o consumir sus ninfas.

Con respecto a los ácaros, *Gabucinia* sp. ha sido registrado en Chile en el tuique (San Martín y col., 2005) y en otras siete especies de falconiformes de América (Philips, 2000; Proctor y col., 2006). *Dubininia accipitrina* ha sido registrado en tres especies de falconiformes (Philips, 2000) y en Chile fue aislada desde *M. chimango* (San Martín y col., 2005). Ambas especies pertenecen al orden Astigmata, las que se caracterizan por estar ampliamente distribuidas a través de varios taxa de hospedadores y de varios tipos de hábitat dentro del hospedador (Mironov y col.,

2007). Por lo tanto, es posible encontrar diferentes especies de ácaros en un mismo hospedador, ya que estos pueden presentar distinta especificidad por regiones del cuerpo del hospedador (Radford, 1958; Gaud y Atyeo, 1996).

Se encontró variación geográfica en la prevalencia, riqueza y abundancia de ectoparásitos. La distribución geográfica de piojos y ácaros frecuentemente se corresponde con la de sus hospedadores. Sin embargo, el ambiente abiótico del hospedador, como temperatura del aire y precipitación, pueden afectar la composición de especies parásitas (Galaktionov, 1996; Krasnov y col., 1998), provocando que, algunos ectoparásitos muestren una distribución más restringida, siendo abundantes en ciertas poblaciones de hospedadores, pero raras o ausentes en otras.

Los piojos y ácaros de pluma comparten muchas características de su historia natural. En el presente estudio se observó que los factores ambientales afectan su distribución y abundancia de forma similar, mostrando un aumento en la prevalencia y abundancia desde el norte hacia el sur, coincidiendo con las variaciones en humedad relativa y temperatura ambiental que se observan en esta dirección. Del mismo modo, se observó la ausencia de ciertas especies en algunas localidades. Esto indicaría que la temperatura ambiental y humedad son factores importantes que afectan la mortalidad de ectoparásitos. De hecho, existen varios casos en donde el ambiente restringe la distribución de especies de ectoparásitos a sólo una parte de la distribución del hospedador, pero varios de estos estudios han llegado a conclusiones contradictorias, sobre cuál es el factor que más influye en la distribución de estas especies. Moyer y col.

(2002), compararon la prevalencia y abundancia de piojos entre poblaciones de aves en distintas zonas geográficas, sus resultados mostraron que aves que habitan regiones áridas tienen menor abundancia y prevalencia de piojos que sus conespecíficos en regiones húmedas. Además, también se ha registrado la ausencia de especies en distintas poblaciones de la misma especie de hospedador, por ejemplo en regiones áridas como el sur de Arizona las especies *Columbicola* y *Physconelloides* están ausentes en palomas, mientras que en regiones más húmedas, la prevalencia es sobre el 50% (Moyer y col., 2002). Carrillo y col. (2007) también demostraron que la humedad ambiental afecta la carga parasitaria en aves.

Ischnocera y *Amblycera* tiene formas diferentes de adquirir agua del ambiente, los primeros son capaces de condensar agua a partir de la humedad atmosférica (Rudolph, 1983). Sin embargo, cuando la humedad del aire se encuentra bajo el 40 %, el sistema de captación de agua falla, siendo más sensibles a la desecación y muerte en ambientes áridos (Rudolph, 1983). Moyer y col. (2002) demostraron que en ambientes áridos se puede desecar el plumaje a un valor muy por debajo del 40%. En la localidad norte, la humedad relativa media mensual fue de 57,1 %, sin embargo, existieron días en que la humedad ambiental fue 32 %, lo que podría haber provocado un aumento de mortalidad en los piojos de este suborden, explicando la baja abundancia encontrada. Por el contrario, los *Amblycera*, además de captar agua de la humedad atmosférica, la adquieren desde secreciones de la piel, sangre de bárbulas de las plumas o heridas

(Moller y Rózsa, 2005) y secreciones oculares (Mey y col., 2006), por lo que podrían ser más resistentes a periodos con menor humedad ambiental.

Resultados menos claros se han encontrado en ácaros. En este trabajo se observó una mayor prevalencia y abundancia de ácaros en la zona sur que en la zona norte, estando ausentes en la zona centro, lo que podría atribuirse a las diferencias en humedad y temperatura presentes entre estos sitios. Una mayor humedad del aire favorecería la reproducción y sobrevivencia de los ácaros, sin embargo, estudios realizados sobre aves y sus ácaros han llevado a resultados contradictorios. Lyra-Neves y col. (2003), encuentran que el mayor nivel de infestación de ácaros ocurre en la estación seca y durante el periodo reproductivo, concordando con Latta y O'Connor (2001), los que describen una relación negativa entre tasa de infestación de ácaros ectoparásitos de aves y lluvia. Asimismo, McClure (1989) encuentra que el incremento de la humedad relativa del aire reduce la concentración de ácaros en las plumas. Por el contrario, Marini y Couto (1997), encontraron altos niveles de infestación durante la estación lluviosa. Una explicación alternativa a la alta prevalencia y abundancia de ácaros en el sur, podría estar dada por la manera en que influye el ambiente sobre el hospedador. Se ha observado que aves que viven en un ambiente con una cantidad moderada de agua poseen una glándula uropigial más grande que aves que viven en hábitat más secos (Dubinin, 1951). Los ácaros de pluma se alimentan principalmente de detritus y de aceite epidermal producido por esta glándula en el hospedador (O'Connor, 1982), y se ha encontrado asociación positiva entre el número de ácaros

albergado por ave y el tamaño de la glándula uropigial (Dubinin, 1951; Galván y col., 2008). Podríamos suponer entonces, que los tiuques que se encuentran en el sur, por estar expuestos a un ambiente con mayor humedad y lluvia, tendrían una glándula uropigial más grande y, por lo tanto, la carga de ácaros estaría determinada en parte por el volumen de producción de aceite.

Así como la humedad, la temperatura ambiental también parece afectar la abundancia y prevalencia de ectoparásitos, de esta forma, los piojos masticadores son muy sensibles a la temperatura y tienen un rango estrecho de preferencia (Ash, 1960), presentando una mayor mortalidad cuando aumenta la temperatura (Heath, 1973). En un estudio realizado por Krasnov y col. (2008), llegaron a la conclusión que la temperatura del aire afectaría de forma directa la abundancia de ácaros en roedores, afectando la tasa de sobrevivencia y desarrollo en los ácaros. Sin embargo, en el presente estudio, se observó el plumaje mantenía una temperatura constante en la superficie del cuerpo de las aves, independiente de la temperatura ambiental, por lo que la temperatura no debería afectar de forma directa la sobrevivencia de los ectoparásitos. Las diferencias en temperatura ambiental podrían afectar el comportamiento de sus hospedadores (Crubb, 1976), afectando indirectamente a los ectoparásitos que viven en ellos. De este modo, las aves que se encuentran en ambientes mas fríos, tienden a reducir su actividad para evitar la pérdida de calor (Xu et al., 2008), agrupándose en lugares que los protegen de las inclemencias del tiempo, lo que podría provocar un aumento en la tasa de transmisión de los parásitos.

Los factores ambientales claramente influyen en los ensambles de ectoparásitos, sin embargo se desconoce la tolerancia que tiene las diferentes especies a estas variables. Esto es debido a que las preferencias ambientales de una enorme mayoría de especies de ectoparásitos, son desconocidas, por lo tanto, no se pueden establecer generalizaciones.

Las variables atmosféricas a las que está expuesto el hospedador podrían influir directamente sobre el microhábitat de los ectoparásitos. Por mucho tiempo se ha afirmado que las plumas proveen un microhábitat estable para los parásitos y que los protege de las variaciones ambientales externas. Sin embargo, los resultados de la presente investigación no están totalmente de acuerdo con esta afirmación. Este estudio muestra que la humedad bajo el plumaje se encuentra asociada positivamente a la humedad relativa ambiental, sin embargo, no se logra asociar la temperatura ambiental a las variables ambientales del microhábitat de los ectoparásitos. Webster y col. (1985) utilizando parches de plumas extirpadas desde palomas, midieron la capacidad del plumaje para impedir la pérdida de vapor de agua y llegaron a la conclusión que el plumaje sería muy poco eficiente en retener la humedad cerca de la superficie de la piel. Moyer y col. (2002) llegaron a conclusiones similares, al realizar comparaciones entre la humedad ambiental y la humedad bajo el plumaje, demostrando que las plumas no protegen de forma eficiente contra la humedad. Estos resultados indicarían que la humedad ambiental puede tener un efecto dramático sobre los ectoparásitos, afectando directamente la sobrevivencia y reproducción de

éstos, causando una fuerte reducción en su abundancia y ausencia de especies menos resistentes a ambientes con menor humedad. El plumaje, en cambio, sería capaz de mantener una temperatura más o menos estable en la superficie de la piel. Esto queda demostrado, ya que, la temperatura bajo el plumaje de las aves se mantuvo en promedio sobre los 30 °C y no presentó asociación con la temperatura del aire. Además, tampoco se encontró asociación entre la temperatura bajo el plumaje y los descriptores comunitarios. Esto podría explicarse debido a que existe un gradiente de temperatura a lo largo del raquis de las plumas que oscila entre los 25° y 40°C (Williams, 1971), de este modo, cuando la temperatura ambiental aumenta, el movimiento de unos pocos centímetros a través del raquis podría contribuir a que los piojos y ácaros maximizaran la sobrevivencia y producción de huevos (Wiles y col., 2000).

Patrones de co-currencia no azarosos fueron detectados en las tres comunidades componentes de ectoparásitos, sugiriendo agregación. Sin embargo, el segundo modelo nulo de distribución de densidad demostró una falta de asociación e interacción entre especies, lo que indicaría que la existencia de una especie es independiente de la presencia de otra. Haukisalmi y Henttonen (1999) critican el modelo nulo de distribución de especies, sugiriendo que es el menos útil para estudios empíricos debido a que combina innumerables errores. Aplicado a datos artificiales los métodos que utilizan un índice tiene mayor poder, es decir, un menor riesgo de aceptar la hipótesis nula que los métodos que utilizan distribución de frecuencias. En los

métodos que utilizan un solo índice para evaluar la estructura de la comunidades, la significancia está determinada directamente desde la distribución esperada, mientras que en el método de distribución de frecuencias, para determinar la significancia, se utiliza un ajuste entre distribución de frecuencias esperada y observada. Cuando se evalúa el ajuste entre dos distribuciones de frecuencias, por lo general es necesario combinar clases de frecuencia con pequeñas frecuencias esperadas, especialmente en ensamblajes pobres en especies. Esto inevitablemente lleva a una pérdida de información y disminución del poder estadístico. Ellos concluyen que la vía más confiable para realizar análisis de asociaciones en ensamblajes naturales es la combinación de ambos métodos utilizados en este estudio. En ensamblajes pobres en especies (menos de 10 especies) los métodos que utilizan un sólo índice parecen ser la elección más apropiada.

Existen varios factores que podrían contribuir a encontrar asociaciones positivas en ensamblajes de parásitos. Primero y probablemente el más importante, es la heterogeneidad del muestreo que podría parcialmente explicar el carácter común de la asociación positiva en comunidades de parásitos (Lotz y Font 1991). Por ejemplo, en estudios realizados en helmintos, cuando se ignora la edad del hospedador se puede producir un sesgo de los resultados hacia la asociación positiva, porque la mayoría de los helmintos son más frecuentes en hospedadores adultos que en juveniles (Haukisalmi y col. 1998). La asociación positiva observada en comunidades de ectoparásitos de tiuque no es producida por una heterogeneidad de muestreo ya que

cada población de ave fue muestreada en un corto periodo de tiempo y fue considerada la edad de éstas.

Las vías de transmisión similares podrían llevar a una asociación positiva de especies, esto ha sido observado en especies de helmintos congénicos los cuales tienen similares ciclos de vida, pero no para las asociaciones positivas en general (Haukisalmi y Henttonen, 1998). En el presente trabajo tanto ácaros como piojos tienen vías de transmisión y ciclos de vida similares (ambos directos), pudiendo ser responsable del patrón de estructuración observado.

El hecho de que las especies de ectoparásitos se encuentren agregadas más que segregadas, sostiene la idea de que las comunidades componentes de ectoparásitos no se encuentran dominadas por interacciones interespecíficas (Krasnov y col., 2005 b; 2006 a, c). Patrones agregados de co-ocurrencia sugieren aparente facilitación (Levine, 1999) entre especies de parásitos mediadas por el hospedador. La facilitación mediada por el hospedador puede derivarse de la inmunodepresión del hospedador sometido a múltiples daños por una variedad de parásitos (Bush y Holmes, 1986; Cox, 2001). Desarrollar diferentes tipos de respuestas inmunes es probablemente más costoso que desarrollar un tipo específico de respuesta (Taylor y col., 1998), por lo tanto, la eficacia de asignación de energía decrece con el incremento en la diversidad de ataques de parásitos (Jokela y col., 2000). Consecuentemente, cuando la diversidad de ataque es alta, la estrategia óptima es tolerar el daño. Así, un hospedador sujeto a ataques de múltiples especies de parásitos se ve obligado a bajar sus defensas (Jokela y col., 2000).

Sin embargo, se ha comprobado que tanto los ácaros como piojos del orden Ischnocera, no afectan el sistema inmune del hospedador, por no encontrarse en contacto directo con la piel, debido a que se alimentan de restos de piel y plumas. Por lo tanto, serían invisibles al sistema inmune. No obstante, piojos del suborden Amblycera se alimentan de sangre y piel viva (Marshall, 1981), y provocarían respuesta del sistema inmune. Una sola especie clave podría ser capaz de crear una estructura comunitaria positiva, si varias especies son afectadas por su capacidad inmunosupresora. La inmunodepresión por múltiples ataques puede al menos parcialmente explicar la agregación de ectoparásitos en una especie de hospedador.

Además, asociaciones positivas son mucho más frecuentes que asociaciones negativas (Rohde y col., 1995). Modelos nulos y pruebas de asignación aleatoria han revelado patrones de asociación de especies en otros ensambles de parásitos (Lotz y Font, 1985; Moore y Simberloff, 1990; Sousa, 1992, 1993; Lafferty y col., 1994; Haukialmi y Henttonen, 1998; Krasnov y col., 2005 a). Los ácaros y piojos se distinguen por tener cuerpos pequeños y limitada capacidad locomotora (Wiles y col., 2000), como consecuencia de estas características de historia de vida, los nichos ecológicos no se encuentran saturados y la diversidad de las población son bajas, de modo que las interacciones interespecíficas son débiles y no tienen mucha influencia en la estructura de la comunidad (Rohde, 1991). Podría ser que muchas especies no se encuentren afectadas por la presencia o morfología de otras potenciales especies competidoras (Rohde y Hobbs, 1986; Rohde, 1989) debido a que los parásitos adaptados a un

microhábitat particular no expanden su distribución en la ausencia de un potencial competidor. Una alta especificidad de los ectoparásitos podría permitir a más especies co-ocurrir.

Otra explicación para este patrón observado, es la heterogeneidad en el comportamiento de los hospedadores, a pesar de que las poblaciones observadas de tiuque comparten perchas, sitios de alimentación y de descanso, durante el día se les ve realizando enfrentamientos con otros tiuques. Se podría esperar que dentro del grupo haya una jerarquía, en donde existirán aves que se enfrentan más que otras, produciéndose más contactos cuerpo a cuerpo y transmisión horizontal de parásitos. Aunque se desconoce si los ectoparásitos pueden ser transferidos durante una pelea, se ha demostrado experimentalmente que pueden ser transferidos durante la cópula (Hillgarth, 1996). Estos resultados sugieren que la tasa de contacto entre hospederos debería ser considerada como un posible factor de aumento en la abundancia y diversidad de ectoparásitos en aves gregarias.

La perturbación también es una fuerza importante que contribuye a dar estructura a una comunidad (Sousa, 1984). Las infracomunidades están probablemente sometidas a continuos episodios de perturbación, ya que, la mayor parte del tiempo sus parches de hábitat (hospedadores), están tratando de deshacerse de ellas. Manifestaciones comunes de perturbaciones, pueden ser el comportamiento de acicalamiento y respuesta inmunológica del hospedador, los cuales remueven individuos del sistema. Extinciones locales causadas por el hospedador podrían

también exacerbar el efecto de la limitada capacidad de dispersión, si las especies son removidas desde un sitio, y el lapso de tiempo que existe antes de que la dispersión restaure la especie en ese sitio es largo. Entonces, las especies tenderían a agregarse en sitios donde las extinciones locales debido a perturbaciones fuesen bajas o donde la recolonización por dispersión fuese alta (Tello y col., 2008). En vertebrados, la heterogeneidad de las tasas de acicalamiento pueden ser el resultado de la conducta social, sexo, tamaño corporal, edad, entre otros (Hart y col., 1992; Mooring y col., 1996; Roulin y col., 2003).

Por último, algunas poblaciones de la misma especie de hospedador pueden representar mejores hábitat para ectoparásitos que otras poblaciones debido a las diferencias que existen entre hospedadores, no sólo en la habilidad defensiva contra parásitos usando el sistema inmune y acicalamiento, sino también a la densidad del plumaje y estructura de la piel.

La edad es una variable clásica de la historia de vida de los individuos hospedadores, debido, principalmente a que afecta el tamaño y comportamiento de éstos (Combes, 2001), y podría ser un indicador de los potenciales recursos que posee un individuo hospedador (Poulin, 1997). Existen numerosos trabajos que han evaluado la relación entre la edad de los hospedadores y los descriptores comunitarios. En general se ha encontrado que individuos más grandes de ciertas especies albergan mayor diversidad e infracomunidades más densas que sus similares más pequeños. Esto podría ser explicado no solamente por la edad (hospedadores más viejos tienen

mayor oportunidad de haber adquirido parásitos) sino que también por el tamaño (hospedadores más grandes podrían albergar más parásitos) (Combes, 2001). En el presente estudio para evaluar la estructura de la comunidad fueron utilizados dos algoritmos, uno que reconoce a todos los individuos iguales (FE), y un segundo, que considera el peso del hospedador, y no hubo diferencia en los resultados de estos dos análisis, sugiriendo que el peso corporal no explicaría el patrón agregado encontrado en la comunidad de parásitos. Esto es, además, afirmado por la falta de asociación entre la edad, y el tamaño de los hospedadores con la riqueza, abundancia y diversidad de las comunidades, a pesar de que existió diferencia significativa entre el peso de juveniles y adultos (aves adultas presentaron mayor peso que aves juveniles). Muchos parasitólogos intuitivamente han creído que el tamaño del hospedador es el factor más importante para determinar la riqueza de parásitos. Sin embargo, no se ha podido establecer una generalización con respecto a esta asociación, debido a que se han encontrado distintos resultados, dependiendo del grupo taxonómico estudiado (Gregory y col., 1991; Guégan y col., 1992; Feliu y col., 1997; Ezenwa y col., 2006; Nunn y col., 2004). Por ejemplo, Gregory y col. (1991) encuentran una correlación positiva entre el peso del hospedador y el número de especies tremátodos y nemátodos, pero no de cestodos. Además, cualquier patrón de asociación encontrado entre especies de parásitos en una población hospedadora ha sido raramente observado cuando se compara con otra población de la misma especie de hospedador (Poulin y Valtonen, 2002; Timi y Poulin, 2003; Poulin, 2007). Los resultados hallados en este estudio

concuerdan con los mostrados por Hughes y Pages (2007), los cuales no encuentran asociación entre el peso de aves marinas y la riqueza de piojos, concluyendo que esta variable no parece ser importante como en mamíferos para predecir la riqueza de especies parásitas. En otro estudio realizado por Clayton y Walther (2001), tampoco encontraron correlación entre la riqueza de especies de piojos y el peso del ave. Sin embargo, esto fue asociado al bajo rango de especies encontradas (0 - 3). Por el contrario Walther (1997) usa un conjunto de datos en donde la riqueza varía entre 0-12 especies, y encuentra correlación significativa entre riqueza de especies de piojos y masa corporal. En la presente investigación, la riqueza de especies fluctuó entre 1 y 6, encontrándose la mayoría de los hospedadores albergando sólo una especie (27,8 %), por lo que esta ausencia de correlación podría estar afectada por el bajo número de especies aisladas. Proctor y Jones (2004) utilizaron el peso y la longitud del tarso como un sustituto de la edad del hospedador, encontrando una relación positiva entre la riqueza de especies de ácaros y la edad del hospedador, lo que podría ser el resultado de una acumulación gradual de ácaros a lo largo de la vida del hospedador. Sin embargo, esta asociación entre el peso y la riqueza de ácaros fue débil ($R^2 = 0,064$).

Distinto de la riqueza, la abundancia fue relacionada con la edad de las aves, pero solamente en la zona central, no obstante al analizar a todas las aves juntas esta asociación se pierde. Rózsa (1997 a) muestra una correlación entre masa corporal del hospedador y abundancia media de 36 especies de aves en ambientes templados. El plantea que la correlación podría ser explicada por: 1) hospedadores más grandes

presentan más recursos, 2) más refugios para escapar del acicalamiento en los hospedadores más grandes o 3) mayor longevidad en hospedadores más grandes, lo cual podría proveer una mayor ventaja de oportunidad para infestaciones de piojos. Otro factor que podría contribuir a la correlación positiva entre el tamaño del cuerpo y la abundancia de piojos es el tiempo de acicalamiento. Sin embargo, Cotgreave y Clayton (1994) no encontraron relación entre la masa corporal y el tiempo de acicalamiento. Más tarde, Walther (1997) encuentra una positiva y significativa correlación entre la masa corporal y el tiempo de acicalamiento, sugiriendo que, si no en todos, el acicalamiento podría disminuir la asociación positiva entre la masa corporal y la abundancia de piojos en aves. La relación entre el tamaño de aves y la distribución de ácaros también ha sido anteriormente revisada, llegando a resultados opuestos. Por una parte, Poulin (1991) y Figuerola (2000) no encuentran asociación entre la prevalencia de ácaros y abundancia (Blanco y col., 1999) con el tamaño del hospedador, sin embargo, Rózsa (1997 b) registra una correlación positiva entre masa corporal y el número de ácaros. En otro estudio en los que se mide la condición corporal de hospedador, se encuentra relación positiva entre ésta y la abundancia de ácaros de pluma en *Pyrrhonorax pyrrhonorax*, pero no en *Carduelis cannabina*. Sin embargo, otros estudios han encontrado que individuos infestados tienen pobre condición corporal, menor crecimiento en las plumas de las alas y tienen un plumaje más opaco que aves libres de ácaros (Thompson y col., 1997; Harper, 1999).

En general, la falta de asociación entre los descriptores infracomunitarios y la edad de las aves podría explicarse debido a la poca diferencia entre el peso de juveniles y adultos (media = $298,1 \pm 20,5$ y $285,5 \pm 33,4$, para adultos y juveniles, respectivamente), siendo más difícil detectar correlaciones que involucran variables que muestran pequeña variación.

CONCLUSIONES

La abundancia, la riqueza y la diversidad de ectoparásitos que habitan en los tiuques podrían ser explicadas parcialmente por los factores ambientales y el efecto de éstos sobre el microhábitat de los ectoparásitos. En particular, la mayor humedad relativa ambiental registrada en la zona sur de muestreo, sería la responsable de una mayor abundancia y prevalencia de ectoparásitos en tiuques. La humedad bajo el plumaje, la cual se encontraba directamente relacionada con la humedad ambiental, también sería responsable de este resultado. Por lo tanto, el plumaje no protegería a los ectoparásitos de las fluctuaciones de la humedad relativa ambiental a las que se encuentra expuesto el hospedador. La temperatura ambiental afectaría de forma indirecta a los ensambles de ectoparásitos, debido a que no influye en las temperaturas registradas en el microhábitat de los ectoparásitos.

La riqueza, abundancia y diversidad variaron a escala geográfica, en gran parte por los factores climáticos y el microhábitat proporcionado por el hospedador. Las interacciones interespecíficas no tienen influencia en la estructura de las comunidades analizadas.

REFERENCIAS

- Adamson, M. y Noble, S. 1993. Interspecific and intraspecific competition among pinworms in the hindgut of *Periplaneta americana*. *J. Parasitol.* 79: 50-56.
- Anderson, R. y May, R. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. *J. Animal Ecol.* 47: 219-247.
- Ash, J.S. 1960. A study of the Mallophaga of birds with particular reference to their ecology. *Ibis* 102: 93-110.
- Atmar, W. y Patterson, B.D. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitats. *Oecologia* 96: 373-382.
- Bartoli, P., Morand, S., Ruitort, J.J., Combes, C. 2000. Acquisition of parasites correlated with social rank and behavioural changes in a fish species. *J. Helminthol.* 74: 289-293.
- Balboa, L. y Gorge-Nascimento, M. 1998. Variaciones ontogenéticas y entre años en las infracomunidades de parásitos metazoos de dos especies de peces marinos. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 71: 27-37.
- Bell, G. y Burt, A. 1991. The comparative biology of parasite species diversity: internal helminths of freshwater fish. *J. Anim. Ecol.* 60: 1047-1063.
- Blanco, G., Seoane, J., de la Puente, J. 1999. Showiness, non-parasitic symbionts, and nutritional condition in a passerine bird. *Ann. Zool. Fenn.* 36: 23-28.
- Bray, J.R. y Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.
- Bulla, L. 1994. An index of evenness and its associated diversity measure. *Oikos* 70: 167-171.
- Bush, A.O. y Holmes, J.C. 1986. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Can. J. Zool.* 64: 132-141.

- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M., Shostak, A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J. Parasitol.* 83: 575-583.
- Bush, S.E., Harbison, C.W., Slager, D.L., Peterson, A.T., Price, R.D., Clayton, D.H. 2009. Geographic variation in the community structure of lice on western scrub-jays. *J. Parasitol.* 95: 10-13.
- Buchman, K. 1991. Relationship between host size of *Anguilla anguilla* and the infection level of the monogeneans *Pseudodactylogyrus spp.* *J. Fish. Biol.* 35: 599-601.
- Calvete, C., Blanco-Aguilar, J.A., Virgós, E., Cabezas-Díaz, S. 2004. Spatial variation in helminth community structure in the red-legged partridge (*Alectoris rufa* L.): effects of definitive host density. *Parasitol.* 129: 101-113.
- Carrillo, M.C., Varelo, F., Barbosa, A., Moreno, E. 2007. Thriving in arid environment: high prevalence of avian lice in low humidity conditions. *Ecoscience* 14: 241-249.
- Choe, J.C. y Kim, K.C. 1987. Community structure of arthropod ectoparasites on Alaskan seabirds. *Can. J. Zool.* 65: 2998-3005.
- Cicchino, A. 1979. Contribución al estudio de los malófagos argentinos IV. Consideraciones sobre *Acutifrons chimango* Eichler, 1948 y *Acutifrons connectens* Carriker, 1956 (Mallophaga: Philopteridae). *Rev. Soc. Entomol. Argentina* 38: 29-36.
- Clayton, D.H. y Tompkins, D.M. 1995. Comparative effects of mites and lice on the reproductive success of rock doves (*Columba livia*). *Parasitol.* 110: 195-206.
- Clayton, D.H. y Walther, B.A. 1997. Collection and quantification of arthropod parasites of birds. En Clayton, D.H. y Moore, J. (eds), *Host-parasite evolution: general principles and avian models.* pp 419-440. Oxford University Press, Oxford.
- Clayton, D.H. y Walther, B.A. 2001. Influence of host ecology and morphology on the diversity of Neotropical bird lice. *Oikos* 94: 455-467.
- Combes, C. 2001. *Parasitism. The ecology and evolution of intimate interactions.* The University of Chicago Press Ltda., Chicago, USA.

- Cotgreave, P. y Clayton, D.H. 1994. Comparative analysis of time spent grooming by birds in relation to parasite load. *Behaviour* 131: 171-187
- Couve, E. y Vidal, C. 2003. Birds of Patagonia, Tierra del Fuego and Antarctic Peninsula. Editorial Fantástico sur Birding Ltda., Punta Arenas.
- Cox, F.E. 2001. Concomitant infections, parasites and immune responses. *Parasitology* 122: S23-S38.
- Crubb, T. 1975. Weather – dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. *Condor*. 77: 175-182.
- Diamond, J.M. 1975. The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.* 7: 129-146.
- Dobson, A.P., Keymer, A.E. 1990. Population dynamics and community structure of parasite helminths. En Shorrocks, B. y Swingland, L. A. (eds), *Living in a patchy environment*. pp 107-125. Oxford University Press.
- Dubinín, V.B. 1951. Feather mites (Analgesoidea). Part 1. Introduction to their study. *Fauna USSR. Paukoobraznye* 6: 1-363.
- Estrada-Peña, A., Venzal, J.M., González, D., Guglielmone, A.A. 2003. *Argas (Persicargas) keiransi* n. sp. (Acari: Argasidae), a parasite of the Chimango, *Milvago c. chimango* (Aves: Falconiformes) in Chile. *Morphol. Syst. Evolution* 40: 766-769.
- Ezenwa, V.O., Price, S.A., Altizer, S., Vitone, N.D., Cook, K.C. 2006. Host traits and parasite species richness in even and odd-toed hoofed mammals, Artiodactyla and Perissodactyla. *Oikos* 115: 526-536.
- Fabiyi, J.P. 1996. Association between duration of humid season and geographical distribution patterns of different species of chewing lice (Mallophaga, Insecta) infesting domestic chickens in Nigeria. *J. Parasitol.* 82: 1034-1036.
- Feliu, C., Renaud, F., Catzefflis, F., Hugot, J.P., Durand, P., Morand, S. 1997. A comparative analysis of parasite species richness of Iberian rodents. *Parasitol.* 115: 453-466.

- Figuerola, J. 2000. Ecological correlates of feather mite prevalence in passerines. *J. Avian Biol.* 31: 489-494.
- Fowler, J.A. y Cohen, S. 1983. A method for the quantitative collection of ectoparasites from birds. *Ringing & Migration* 4: 185-189.
- Fox, B.J. y Brown, J.H. 1993. Assembly rules for the functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos* 67: 358-370.
- Fuller, M.R y Mosher, J.A. 1987. Raptor survey techniques. En Giron, B.A., Milsap, B.A., Cline, K.W., Bird, D.M. (eds). *Raptor Management Techniques Manual*. pp. 37-65. National Wildlife Federation, Washington, D.C. EE.UU.
- Galaktionov, K.V. 1996. Life cycles and distribution of seabird helminths in Arctic and subArctic regions. *Bull. Scand. Soc. Parasitol.* 6: 31-49.
- Galván, I., Barba, E., Piculo, R., Canto, J.L., Cortés, S.V., Monrós, J.S., Atienzar, F., Proctor, H. 2008. Feather mites and birds: an interaction mediated by uropygial gland size? *J. Evol. Biol.* 21: 133-144.
- Gaud, J. y Atyeo, W.T. 1996. Feather mites of the World (Acarina, Astigmata): the supraspecific taxa. *Ann. Sci. Zool.* 277: 1-193.
- George-Nascimento, M., García, F., Muñoz, G. 2002. Parasite body volume and infracommunity patterns in the southern pomfret *Brama australis* (Pisces: Bramidae). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 835-839.
- Goater, T., Esch, W., Bush, A. 1987. Helminth parasites of sympatric salamanders: ecological concepts at infracommunity, component and compound community levels. *Am. Mid. Nat.* 118: 289-300.
- Gómez-Díaz, E., Navarro, J., González-Solís, J. 2008. Ectoparasite community structure on three closely related seabird hosts: a multiscale approach combining ecological and genetic data. *Ecography* 31: 477-489.
- González, M.T. y Poulin, R. 2005. Spatial and temporal predictability of the parasite community structure of a benthic fish along its distributional range. *Int. J. Parasitol.* 35: 1369-1377.

- Gotelli, N.J. 2000. Null Model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.
- Gotelli, N.J. y Entsminger, G.L. 2006. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465. <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Gotelli, N.J. y McCabe, D.J. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091-2096.
- Gotelli, N.J. y Rohde, K. 2002. Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. *Ecol. Letters* 5: 86-94.
- Guégan, J.F. y Hugueny, B. 1994. A nested parasite species subset pattern in tropical fish: host as major determinant of parasite infracommunity structure. *Oecologia* 100: 184-189.
- Guégan, J.F., Lambert, A., Leveque, C., Euzet, L. 1992. Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes? *Oecologia* 90: 197-204.
- Gouy de Bellocq, J., Sará, M., Casanova, J., Feliu, C., Morand, S. 2003. A comparison of the structure of helminth communities in the woodmouse, *Apodemus sylvaticus*, on islands of the western Mediterranean and continental Europe. *Parasitol. Res.* 90: 64-70.
- Gregory, R. D., Keymer, A. E., Harvey, P. H. 1991. Life History, Ecology and Parasite Community Structure in Soviet Birds. *Biol. J. Linn. Soc.* 43: 249-262.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite hypothesis. *Oikos* 80: 210-221.
- Harper, D.G.C. 1999. Feather mites, pectoral muscle condition, wing length and plumage coloration of passerines. *Anim. Behav.* 58: 553-562.
- Hart, B.L., Hart, L.A., Mooring, M.S., Olubayo, R. 1992. Biological basis of grooming behavior in antelope the body size, vigilance and habitat principles. *Anim. Behav.* 44: 615-631.

- Haukisalmi, V. y Henttonen, H. 1998. Analysing interspecific associations in parasites: alternative methods and effects of sampling heterogeneity. *Oecologia* 116: 565-574.
- Haukisalmi, V. y Henttonen, H. 1999. Determinants of helminth aggregation in natural host populations: individual differences or spatial heterogeneity? *Ecography* 20: 629-636.
- Heath, A.C.G. 1973. The biology and survival of starved cattle and goat biting lice (Mallophaga) at different temperatures and relative humidities. *NZ Entomol.* 5: 330-334.
- Hillgarth, N. 1996. Ectoparasite transfer during mating in Ringnecked Pheasants (*Phasianus colchicus*). *J. Avian Biol.* 27: 260-262.
- Holmes, J. 1973. Site segregation by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Can. J. Zool.* 51: 333-347.
- Holmes, J. y Price, P.W. 1986. Communities of parasites. En Anderson, D.J y Kiliawa, J. (eds), *Community Ecology: Pattern and Process*. pp. 187-213. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hudson, P.J. y Dobson, A.P. 1995. Macroparasites: observed patterns in naturally fluctuating animal populations. En Grenfell, B. T. y Dobson, A. P. (eds), *Ecology of Infectious Diseases in Natural Populations*. pp. 144-176. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hughes, J. y Page R. 2007. Comparative tests of ectoparasite species richness in seabirds. *Evol. Biol.* 7:227.
- Jaksic, F. 2000. *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Textos Universitarios, Chile.
- Janovy, J., Clopton, R.E., Percival, T.J. 1992. The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages. *J. Parasitol.* 78: 630-640.

- Janovy, J., Clopton, R.E., Clopton, D.A., Snyder, S.D., Efting, A., Krebs, L. 1995. Species density distributions as null models for ecologically significant interactions of parasite species in an assemblage. *Ecol. Model.* 77: 189-196.
- Jokela, J., Schmid-Hempel, P., Rigby, M. C. 2000. Dr. Pangloss restrained by the Red Queen – steps towards a unified defence theory. *Oikos* 89: 267-274.
- Keymer, A.E. y Anderson, R.M. 1979. The dynamics of infection of *Tribolium confusum* by *Hymenolepis diminuta*: the influence of infectivestage density and spatial distribution. *Parasitol.* 79: 195-207.
- Krasnov, B., Shenbrot, G.I., Medvedev, S.G., Khokhlova, I.S., Vatschenok, V.S. 1998. Habitat-dependence of a parasite-host relationship: flea assemblages in two gerbil species of the Negev Desert. *J. Med. Entomol.* 35: 303-313.
- Krasnov, B., Shenbrot, G., Khokhlova, I., Degen A. 2004. Flea species richness and parameters of host body, host geography and host 'milieu'. *J. Anim. Ecol.* 73: 1121-1128
- Krasnov, B., Mouillot, D., Shenbrot, G., Khoklova, I., Poulin, R. 2005 a. Abundance patterns and coexistence processes in communities of fleas parasitic on small mammals. *Ecography* 28: 453-464.
- Krasnov, B., Shenbrot, G., Khokhlova, I., Poulin, R. 2005 b. Nested pattern in flea assemblages across the host's geographic range. *Ecography* 28: 475-484.
- Krasnov, B., Shenbrot, G., Khokhlova, I., Poulin, R. 2005 c. Diversification of ectoparasite assemblages and climate: an example with fleas parasitic on small mammals. *Global Ecol. Biogeogr.* 14: 167-175.
- Krasnov, B., Stanko, M., Morand, S. 2006 a. Are ectoparasite communities structured? Species co-occurrence, temporal variation and null models. *J. Anim. Ecol.* 75: 1330-1339.
- Krasnov, B., Stanko, M., Miklisova, D. 2006 b. Habitat variation in species composition of fleas assemblages on small mammals in central Europe. *Ecol. Res.* 21: 460-469.

- Krasnov, B., Stanko, M., Khokhlova, I.S., Mosansky, L., Shenbrot, G.I., Hawlena, H., Morand, S. 2006. Aggregation and species coexistence in fleas parasitic on small mammals. *Ecography* 29: 159-168.
- Krasnov, B., Korralo-Vinarskaya, N.P., Vinarski, M.V., Shenbrot, G.I., Mouillot, D., Poulin, R. 2008. Searching for general patterns in parasite ecology: host identity versus environmental influence on gamasid mite assemblages in small mammals. *Parasitology* 135: 229-242.
- Krantz, G.W. 1978. *A Manual of Acarology*. Second Ed. Oregon State University Book Stores, Inc. Corvallis, Oregon.
- Kuris, A.M., Blaustein, A.R., Alió, J.J. 1980. Host as islands. *Am. Nat.* 116: 570-586.
- Lafferty, K.D., Sammond, D.T., Kuris, A.M. 1994. Analysis of larval trematode communities. *Ecology* 75: 2275-2285.
- Latta, S.C. y O'Connor, B.M. 2001. Patterns of *Knemidokoptes jamaicensis* (Acari: Knemidokoptidae) infestations among eight new avian hosts in the Dominican Republic. *J. Med. Entomol.* 38: 437-40.
- Levine, J.M. 1999. Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology* 80: 1762-1769.
- Lindell, C.A., Gavin, T.A., Price, R.D., Sanders, A.L. 2002. Chewing louse distributions on two Neotropical thrush species. *Comp. Parasitol.* 69: 212-217.
- Lyra-Neves, R., Isidro De Farias, A., Telino-Júnior, W. 2003. Ecological relationships between feather mites (Acari) and wild birds of Emberizidae (Aves) in a fragment of Atlantic Forest in northeastern Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 20: 481-485.
- Lo, C.M., Morand, S., Galzin, R. 1998. Parasite diversity/host age and size relationship in three coral-reef fishes from French Polynesia. *Int. J. Parasitol.* 28: 1695-1708.
- Lotz, J.M. y Font, W.F. 1985. Structure of enteric helminth communities in two populations of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera). *Can. J. Zool.* 63: 2969-2978.

- Lotz, J.M. y Font, W.F. 1991. The role of positive and negative interspecific associations in the organization of communities of intestinal helminths of bats. *Parasitology* 103: 127-138.
- Lotz, J.M. y Font, W.F. 1994. Excess positive associations in communities of intestinal helminths of bats: a refined null hypothesis and a test of the facilitation hypothesis. *J. Parasitol.* 80: 398-413.
- Marini, M.A. y Couto, D. 1997. Correlações ecológicas entre ectoparasitas e aves de florestas de Minas Gerais. En Leite, L. L. y Saito, C. H. (eds), *Contribuição ao conhecimento Ecológico do Cerrado*. pp 210-218. *Trabalhos seleccionados do 3º Congresso de Ecologia do Brasil*. Brasília, Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Chapman & Hall, London, U. K.
- Marshall, A.G. 1981. *The ecology of ectoparasitic insects*. Academic Press. London, U. K.
- Márquez, C., Sánchez, M., Rau, J. 2004. Técnicas de observación y estimación de abundancia de aves rapaces. En Muñoz-Pedreros, A., Rau, J., Yañez, J. (eds), *Aves Rapaces de Chile*. pp 253-262. CEA Ediciones. Valdivia, Chile.
- Martín-Mateo, M.P. 1994. *Manual de recolección y preparación de ectoparásitos (Malófagos, Anopluros, Sifonápteros y Ácaros)* Museo Nacional de Ciencias Naturales Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Madrid.
- Martínez, D. y González, G. 2004. *Las aves de Chile, nueva guía de campo*. Ediciones del Naturalista, Santiago, Chile.
- McClure, H.E. 1989. Occurrence of feather mites (Protophyllidae) among birds of Ventura County Lowlands, California. *J. Field Ornithol.* 60: 431-450.
- Méndez, M. 2004. La composición de especies de aves en islas y paisajes fragmentados: un análogo ecológico de las muñecas rusas. *El Draque* 5: 199-212.
- Mey, E. y González, D.A. 2000. A new genus and species of Ichneura (Insecta, Phthiraptera) of Chimango Caracara *Milvago chimango* from Chile with

- annotated checklist of chewing lice paraziting caracaras (Aves, Falconiformes, Falconidae). *Rudolstädter Nat. Hist. Schr.* 10: 59-73.
- Mey, E., Cicchino, A., González, D. 2006. Consumo de secreción ocular de aves por piojos *Amblycera* en Chile y Argentina. *Bol. Chil. Ornitol.* 12: 30-35.
- Mironov, S.V., Proctor, H.C., Barreto, M., Zimmerman, G. 2007. New genera and species of feather mites of the family Gabuciniidae Astigmata. *Can. Entomol.* 139: 757-777.
- Møller, A.P. y Rózsa, L. 2005. Parasite biodiversity and host defenses: chewing lice and immune response of their avian hosts. *Oecologia* 142: 169-176
- Monello, R.J. y Gompper, M.E. 2007. Biotic and abiotic predictors of tick (*Dermacentor variabilis*) abundance and engorgement on free-ranging raccoons (*Procyon lotor*). *Parasitology* 134: 1-10.
- Morand, S., Poulin, R., Rohde, K., Hayward, C. 1999. Aggregation and species coexistence of ectoparasites of marine fishes. *Int. J. Parasitol.* 22: 983-989.
- Moore, J. y Simberloff, D. 1990. Gastrointestinal helminth communities of bobwhite quail. *Ecology* 71: 344-359.
- Mooring, M.S., McKenzie, A.A., Hart, B.L. 1996. Role of sex and breeding status in grooming and total tick load of impala. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 259-266.
- Morrison, J.L. y Phillips, L.M. 2000. Nesting habitat and success of the chimango caracara in southern Chile. *Wilson Bull.* 112: 225-232.
- Mosquera, J. 1998. Distribución y comportamiento de poblaciones parásitas controladas por mecanismos de competición y cooperación. Tesis de grado Doctor en Física. Facultad de Física, Universidad de Santiago de Compostela, España.
- Mouillot, D. y Wilson J.B. 2002. Can We Tell How a Community Was Constructed? A Comparison of Five Evenness Indices for Their Ability to Identify Theoretical Models of Community Construction. *Theor. Popul. Biol.* 61: 141-151.

- Mouillot, D., George-Nascimento, M., Poulin, R. 2003. How parasites divide resources: a test of the niche apportionment hypothesis. *J. Animal Ecol.* 72: 757-764.
- Moura, M.O., Bordignon, M.O., Gracioli, G. 2003. Host Characteristics Do Not Affect Community Structure of Ectoparasites on the Fishing Bat *Noctilio leporinus* (L., 1758) (Mammalia: Chiroptera). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 98: 811-815.
- Moyer, B.R., Drown, D.M., Clayton, D.H. 2002. Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. *Oikos* 97: 223-228.
- Muñoz, G., Valdebenito, V., George-Nascimento, M. 2002. La dieta y la fauna de parásitos metazoos del torito *Bovichthys chilensis* Regan 1914 (Pisces: Bovichthyidae) en la costa de Chile centrosur: Variaciones geográficas y ontogenéticas. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75: 661-671.
- Nelson, B.D. y Murray, M.D. 1971. The distribution of Mallophaga on domestic pigeon (*Columba livia*). *Int. J. Parasit.* 1: 21-29.
- Nunn, C.L., Altizer, S., Sechrest, W., Jones, K.E., Barton, R.A., Gittleman, J.L. 2004. Parasites and the evolutionary diversification of primate clades. *Am Nat.* 164: S90-S103.
- O'Connor, B.M. 1982. Evolutionary ecology of astigmatid mites. *Annu. Rev. Entomol.* 27: 385-409.
- Palma, R. 1978. Slide-mounting of Lice: a Detailed Description of the Canada Balsam technique. *NZ Entomol.* 6: 432-436.
- Patterson, B.D. y Atmar, W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol. J. Linn. Soc.* 28: 65-82.
- Pavez, E. 2004. Descripción de las aves rapaces chilenas. En Muñoz-Pedreros, A., Rau, J., Yañez, J. (eds.) *Aves Rapaces de Chile*. pp. 29-104. CEA Ediciones. Valdivia, Chile.
- Philips, J.R. 2000. A review and checklist of the parasitic mites (Acarina) of the Falconiformes and Strigiformes. *J. Raptor Res.* 34: 210-231.

- Poulin, R. 1991. Group-living and infestation by ectoparasites in passerines. *Condor* 93: 418-423.
- Poulin, R. 1993. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *Int. J. Parasitol.* 23: 937-44.
- Poulin, R. 1996. Richness, nestedness, and randomness in parasite infracommunity structure. *Oecologia* 105: 545-551.
- Poulin, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 341-358.
- Poulin, R. 2007. *Evolutionary ecology of parasites*. 2nd ed. Princeton University Press. Princeton, New Jersey USA.
- Poulin, R. y Justine, J.L. 2008. Linking species abundance distributions and body size in monogean communities. *Parasitol. Res.* 103: 187-197.
- Poulin, R. y Guegán, J.F. 2000. Nestedness, antinestedness, and relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species co-existence. *Int. J. Parasitol.* 30: 1147-1152.
- Poulin, R. y Valtonen, E.T. 2002. The predictability of helminth community structure in space: a comparison of fish populations from adjacent lakes. *Int. J. Parasitol.* 30: 1235-1243.
- Price, R. y Beer, J.R. 1963. Species of *Colpocephalum* (Mallophaga: Menoponidae) parasitic upon the Falconiformes. *Can. Entomol.* 95: 731-763.
- Proctor, H. 2003. Feather mites (Acari: Astigmata): Ecology, Behavior, and Evolution *Annu. Rev. Entomol.* 48:185-209.
- Proctor, H. y Jones, D.N. 2004. Geographical structuring of feather mite assemblages from the Australian brush-turkey (Aves: Megapodiidae). *J. Parasitol.* 90: 60-66.
- Proctor, H., Zimmerman, G., Meyer, K. 2006. A new feather mite *Aetacarus elanoides* sp. n. (Acari, Gabucuniidae), from the swallow tailed kite *Elanoides forficatus* (Linnaeus) (Falconiformes: Accipitridae: Perninae). *Zootaxa* 1252: 37-47.

- Radford, C.D. 1958. The host-parasite relationships of the feather mites (Acarina: Analgesoidea). *Rev. Bras. Entomol.* 8: 107-170.
- Rohde, K. 1989. Simple ecological systems, simple solutions to complex problems? *Evol. Theory.* 8: 305-350.
- Rohde, K. 1991. Intra-and interspecific interactions in low density populations in resource-rich habitats. *Oikos* 60: 91-104.
- Rohde, K. y Hobbs, R.P. 1986. Species segregation: competition or reinforcement of reproductive barriers? En Cremin, M., Dobson, C., Moorhouse, E. (eds), *Parasite Lives*. pp. 189-199. University of Queensland Press, St. Lucia.
- Rohde, K., Hayward, C., Heap, M., Gosper, D. 1994. A tropical assemblage of ectoparasites: gill and head parasites of *Lethrinus miniatus* (Teleostei, Lethrinidae). *Int. J. Parasitol.* 24: 1031-1053.
- Rohde, K., Hayward, C., Heap, M. 1995. Aspects of the ecology of metazoan ectoparasites of marine fishes. *Int. J. Parasitol.* 25: 945-970.
- Rózsa, L. 1997 a. Patterns in the abundance of avian lice (Phthiraptera: Amblycera, Ischnocera). *J. Avian Biol.* 28: 249-254.
- Rózsa, L. 1997 b. Wing feather mite (Acari: Proctophyllodidae) abundance correlates with body mass of passerine hosts: a comparative study. *Can. J. Zool.* 75:1535-1539.
- Roulin, A. Brinkhof, W.G, Bize, P., Richner, H., Jungi, T.W., Bavoux, C., Boileau, N., Burneleau, G. 2003. Which chick is tasty to parasites? The importance of host immunology vs parasite life history. *J. Animal Ecol.* 72: 75-81.
- Rudolph, D. 1983. The water-vapour uptake system of the Phthiraptera. *J. Insect Phys.* 29: 15-25.
- San Martín, J., Brevis, C., Rubilar, L., Schmäschke, R., Dauschies, A., González, D. 2005. Ectoparasitismo en tiuque común *Milvago chimango chimango* (Vieillot, 1816) (Aves, Falconidae) en la zona de Ñuble, Chile. *Lundiana* 6: 49-55.

- Sasal, P., Niquiln, N., Bartoli, P. 1999. Community structure of digenean parasites of sparid and labrid fishes of the Mediterranean Sea: A new approach. *Parasitology* 119: 635-648.
- Shenbrot, G.I., Krasnov, B.R., Khokhlova, I.S., Demidova, T., Fielden, L.J. 2002. Habitat-dependent differences in architecture and microclimate of the Sundevall's jird (*Meriones crassus*) burrows in the Negev Desert, Israel. *J. Arid Environ.* 51: 265-279.
- Smith, J. y Wilson, B. 1996. A Consumer's Guide to Evenness Indices. *Oikos* 76: 70-82.
- Simkova, A., Stinko, J., Okulewicz, J., Morand, S. 2003. Occurrence of intermediate hosts and structure of digenean communities of the black-headed gull, *Larus ridibundus* (L.). *Parasitol.* 126: 69-78.
- Sousa, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.
- Sousa, W.P. 1992. Interspecific interactions among larval trematode parasites of freshwater and marine snails. *Am. Zool.* 32: 583-592.
- Sousa, W.P. 1993. Interspecific antagonism and species coexistence in a diverse guild of larval trematode parasites. *Ecol. Monographs.* 63: 103-128.
- Sukhdeo, M.V.K. 1997. Earth's third environment: the worm's eye view. *Biosence* 47: 141-149.
- Taylor, L.H., Mackinnon, M.J., Read, A.F. 1998. Virulence of mixed-clone and single-clone infections of the rodent malaria *Plasmodium chabaudi*. *Evolution* 52: 583-591.
- Tello, J.S., Stevens, R.D., Dick, C.W. 2008. Patterns of species co-occurrence and density compensation: a test for interspecific competition in bat ectoparasite infracommunities. *Oikos* 117: 693-702.
- Tendeiro, J. y Mendes, L.F. 1994. Études sur les *Colpocephalum* (Mallophaga, Menoponidae), parasites des Falconiformes. III Quelques observations sur le

- "groupe polybori" Price & Beer, avec description de trois espèces nouvelles. Garcia de Orta, Série Zool. 20: 137-140.
- Timi, J.T. y Poulin, R. 2003. Parasite community structure within and across host populations of a marine pelagic fish: how repeatable is it? *Int. J. Parasitol.* 33: 1353-1362.
- Timi, J.T. y Poulin, R. 2008. Different methods, different results: temporal trends in the study of nested subset patterns in parasite communities. *Parasitol.* 135: 131-138.
- Tompkins, D.M. y Clayton, D.H. 1999. Host resources govern the specificity of swiftlet lice: Size matters. *J. Animal Ecol.* 68: 489-500.
- Thompson, C.W., Hillgarth, N., Leu, M., McClure, H.E. 1997. High parasite load in house finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait. *Am. Nat.* 149: 270-294.
- Venegas, C. 1994. Aves de Magallanes. Ediciones de la Universidad de Magallanes. Punta Arenas.
- Vidal-Martínez, V. y Poulin, R. 2003. Spatial and temporal repeatability in parasite community structure of tropical fish host. *Parasitol.* 127: 387-398.
- Walther, B.A. 1997. Comparative studies of ectoparasite communities of birds. PhD, Oxford Univ., Oxford.
- Webster, M.D., Campbell, G.S., King, J.R. 1985. Cutaneous resistance to water-vapor diffusion in pigeons and the role of the plumage. *Physiol. Zool.* 58: 58-70.
- Whiteman, N.K. y Parker, P.G. 2004. Body condition and parasite load predict territory ownership in the Galapagos hawk. *Condor* 106: 915-921.
- Wiles, P.R., Cameron, J., Behnke, J.M., Hartley, I.R., Gilbert, F.S., McGregor, P.K. 2000. Season and ambient air temperature influence the distribution of mites (*Proctophyllodes stylifer*) across the wings of blue tits (*Parus caeruleus*). *Can. J. Zool.* 78:1397-407.

- Williams, R.T. 1971. *In vitro* studies of the environmental biology of *Goniodes colchici* (Denny) (Mallophaga: Ischnocera). III. The effects of temperature and humidity on the uptake of water vapour. J. Exp. Biol. 55: 553-568.
- Xu, Z., Ran, J., Zhou, X., Yang, N., Yue, B., Wang, Y. 2008. The effect of temperature and other factors on roosting times of Szechenyi Monal Partridges *Tetraophasis szechenyii* during the breeding season. Ornis Fennica 85:126-134.