



Aridez y ectoparásitos aviáres: ¿quiénes, cuántos y dónde?

J. Veiga^{1,*}, F. Valera¹

(1) Departamento de Ecología Funcional y Evolutiva, Estación Experimental de Zonas Áridas (EEZA-CSIC), Ctra. de Sacramento s/n, La Cañada de San Urbano, Almería, E-04120.

* Autor de correspondencia: J. Veiga [jveiga@eeza.csic.es]

> Recibido el 03 de abril de 2020 - Aceptado el 15 de mayo de 2020

Veiga, J., Valera, F. 2020. Aridez y ectoparásitos aviáres: ¿quiénes, cuántos y dónde? *Ecosistemas* 29(2):1986. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1986>

El conocimiento de la ecología del parasitismo y de los factores que afectan a la interacción parásito-hospedador varía en función del tipo de hábitat, siendo en ambos casos mayor en medios más húmedos que en ambientes áridos y semiáridos. Estos últimos hábitats se caracterizan por la escasez de agua y, a menudo, por una alta heterogeneidad espacio-temporal en la distribución de recursos esenciales. Este trabajo investiga la comunidad de ectoparásitos de la Carraca europea (*Coracias garrulus*), un ave troglodita nidificando en cajas nido, durante dos años con marcadas diferencias en pluviometría. Los resultados muestran una variada comunidad de ectoparásitos, con al menos 7 grupos taxonómicos bien representados en ambos años. A pesar de las marcadas diferencias en un aspecto clave como la precipitación, ni la prevalencia ni la intensidad de infección de los ectoparásitos más prevalentes varió significativamente entre años. El estudio de la distribución espacial de dos grupos de ectoparásitos con distinta dependencia de la precipitación (simúlidos y flebotomos) muestra que ambos se distribuyen de forma aleatoria por el área de estudio, aunque los flebotomos muestran cierta constancia interanual en la parasitación de los mismos nidos entre años. Nuestros datos sugieren que otros recursos distintos a la precipitación (lugares de nidificación, cobertura arbórea) pudieran ser más importantes a la hora de determinar la prevalencia, intensidad de infección y distribución espacial de estos parásitos. Las zonas áridas ofrecen una excelente oportunidad para completar y ampliar el conocimiento sobre la ecología de los ectoparásitos

Palabras clave: *Carnus hemapterus*; distribución espacial; flebotomos; precipitación; simúlidos; vectores

Veiga, J., Valera, F. 2020. Aridity and avian ectoparasites: who, how many and where? *Ecosistemas* 29(2):1986. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1986>

Our knowledge of the ecology of parasitism and the factors influencing host-parasite interactions is different between habitats, being both scarcer in arid and semiarid areas than in more mesic habitats. Arid environments are characterized by the lack of water and frequently by high spatio-temporal heterogeneity in the distribution of essential resources. This work explores the ectoparasite community of European rollers (*Coracias garrulus*) breeding in nest-boxes during two years with marked differences in rainfall. We found a varied community of ectoparasites, with at least 7 well represented taxonomic groups in both years. Despite clear differences in a key factor as rainfall, neither the prevalence nor the intensity of infection of the most prevalent ectoparasites varied significantly between years. The study of the spatial distribution of two ectoparasites with different dependence on water (blackflies – Fam. Simuliidae – and sandflies – Subfam. Phlebotominae –) showed that both taxa were distributed randomly in the study area, although sandflies had moderate interannual consistency in parasitization of the same nests between years. Our results suggest that other resources apart from precipitation (nesting sites, tree cover) could be more important in determining the prevalence, intensity of infection and spatial distribution of these parasites. Arid zones offer a great opportunity to complete and expand the knowledge about the ecology of ectoparasites.

Key words: *Carnus hemapterus*; spatial distribution; sandflies; rainfall; blackflies

Introducción

Las interacciones parásito-hospedador se han estudiado en profundidad en una amplia variedad de hábitats y ecosistemas. Sin embargo, estas interacciones en hábitat áridos o semiáridos han sido tradicionalmente menos estudiadas. La búsqueda de “ectoparasites” y “forests” en la base de datos “Web of Science” arroja 1507 artículos, mientras que solamente 270 artículos, un orden de magnitud menor, presentan las palabras “ectoparasites” y “desert”. ¿Se debe esto al hecho de que hay menos ectoparásitos en las zonas áridas?

Las zonas áridas y semiáridas se caracterizan por la escasez de agua y, por una precipitación promedio baja, con alta variabilidad espacial y temporal, determinada en buena medida por el efecto de factores geomorfológicos y edáficos sobre la disponibilidad de

agua (Aguilar y Sala 1999; Bisigato et al. 2009) y por actividades antrópicas como el pastoreo, la deforestación o el uso del suelo. Todo ello resulta en una baja humedad y capacidad de carga (Peireira et al. 2002). Debido a su amplia distribución mundial, sus características ecológicas y su probable expansión como consecuencia del cambio global, estas zonas proporcionan un interesante escenario modelo para estudiar las interacciones parásito-hospedador.

La diversidad de parásitos es mayor en latitudes bajas, lo que está parcialmente relacionado con las clinas latitudinales en el clima (Møller et al. 2013). También se han constatado diferencias entre hábitats en prevalencia de parásitos, de forma que las aves acuáticas que viven en ambientes salinos presentan menor prevalencia de hemosporios que las que viven en ambientes dulceacuícolas (Piersma 1997; Figuerola 1999), siendo la menor presencia

de vectores en hábitats salobres una de las hipótesis más plausibles para explicar tales diferencias. Sin embargo, el efecto de factores como la aridez en la riqueza y abundancia de los ectoparásitos es bastante desconocido, debido en buena medida a la ausencia de estudios generales al respecto. Algunos trabajos específicos sugieren una menor prevalencia, abundancia y diversidad de endo- y ectoparásitos en ambientes áridos (ver Horrocks et al. 2015). La aridez podría afectar a la transmisión de parásitos con etapas que se desarrollen en el suelo (nematodos), a parásitos que requieren agua para el desarrollo de las larvas (por ejemplo, simúlidos) o a aquellos cuyos ciclos incluyen etapas de vida libre (por ejemplo, pulgas) (Amin 1966; Lafferty y Kuris 2005). Por el contrario, algunos autores señalan que la baja humedad podría tener poco efecto sobre los ectoparásitos que se alimentan de sangre, dado el alto contenido de agua de su dieta (Moyer et al. 2002). Otros estudios muestran que los organismos pueden hacer frente a los extremos climáticos dadas algunas condiciones. Por ejemplo, Vial et al. (2018) descubrieron que las garrapatas blandas del género *Ornithodoros* podían soportar condiciones muy áridas si las estaciones secas eran interrumpidas por pequeñas lluvias para mantener la humedad mínima dentro de su hábitat a lo largo del año.

En España existen diversas zonas áridas y semiáridas, siendo el sureste (provincias de Almería y Murcia fundamentalmente) la zona más seca de la península ibérica. El Desierto de Tabernas se sitúa en esta zona, y es el área más árida del continente europeo, con precipitaciones de entre 115 y 431 mm anuales y una precipitación media de 235 mm (Lázaro et al. 2001). Su rango de variación anual es relativamente amplio, de manera que se observan años particularmente secos y otros relativamente húmedos. La información sobre la presencia y abundancia de parásitos de fauna silvestre en estas zonas áridas es muy escasa y apenas hay estudios de la ecología de los parásitos, de los efectos de la variación de factores abióticos fundamentales (como la precipitación) sobre ellos y de la relación ambiente-parásito-hospedador.

El sistema de estudio elegido está formado por una especie de ave silvestre propia de zonas esteparias, la Carraca europea *Coracias garrulus*, que nidifica en oquedades existentes en el medio, y los ectoparásitos que interactúan con ella durante su cría. Las aves trogloditas generalmente presentan una gran abundancia de ectoparásitos ya que las cavidades ocupadas por los potenciales hospedadores les ofrecen condiciones ideales (refugio, microclima, alimento). De hecho, los ectoparásitos constituyen una de las principales presiones selectivas en la evolución de la conducta de nidificación en oquedades (Cantarero 2015). Entre los ectoparásitos que afectan a la Carraca europea (en adelante Carraca) destacan: i) *Carnus hemapterus*, un díptero hematófago que se alimenta principalmente de los pollos, ii) los simúlidos o moscas negras, dípteros hematófagos pertenecientes a la Fam. *Simuliidae* cuya distribución está fuertemente asociada a la disponibilidad de agua corriente y son vectores de protozoos del género *Leucocytozoon*, responsables de un tipo de malaria aviar (Valkiunas 2005), iii) los flebotomos, dípteros nematóceros hematófagos pertenecientes a la Subfam. *Phlebotominae*, y iv) los *Culicoides* o jejenes, dípteros nematóceros hematófagos pertenecientes a la Fam. *Ceratopogonidae*, vectores de protozoos del subgénero *Parahaemoproteus*, igualmente causantes de un tipo de malaria aviar (Valkiunas 2005).

Este estudio pretende mostrar la oportunidad que ofrecen las zonas áridas para ampliar el conocimiento sobre los parásitos y sus interacciones con el medio ambiente y sus hospedadores, así como responder algunas preguntas básicas que se desglosan a continuación. Concretamente los objetivos de este estudio son:

- Identificar la comunidad de ectoparásitos de un ave troglodita en un ambiente semiárido.
- Determinar si la variación interanual en precipitación provoca una variación en la prevalencia e intensidad de parásitos, para lo cual estudiamos la comunidad de ectoparásitos de la Carraca en dos años con pluviosidad muy distinta.
- Estudiar la distribución espacial de parásitos con distinta sensibilidad a las variables ambientales. Dado que los simúlidos y

los flebotomos tienen distinto grado de dependencia del agua (las fases preimaginales de los simúlidos requieren de cursos de agua corriente mientras que los segundos pueden criar en una amplia variedad de grietas y oquedades), hipotetizamos que la variación interanual en precipitación afectará más a los primeros, de forma que en años secos sus puntos de cría serán más limitados, lo que afectará a su distribución en busca de hospedadores. Por el contrario, la distribución de los flebotomos será menos dependiente de la precipitación y será más constante entre años.

Material y métodos

Área de estudio

Este estudio se desarrolló en el Desierto de Tabernas (Almería, SE de España, 37°05'N, 2°21'W). El paisaje consiste fundamentalmente en una combinación de zonas baldías y cultivos de almendro y olivos intercalados entre ramblas. La vegetación es principalmente matorral mediterráneo de baja talla y escasa cobertura, siendo la de mayor porte la formada por retamas en las zonas llanas y por tarayes en las ramblas. También existen grupos dispersos y aislados de eucaliptos que aumentan la heterogeneidad del hábitat. Próximos a la zona de estudio (de 1.2 a 4.1 km de distancia al nido más cercano dependiendo del punto de agua) hay varios cursos de aguas salobres de distinto caudal.

Durante el periodo de estudio (2016 y 2017) la pluviometría varió ampliamente (precipitación acumulada desde el 1 de octubre al 30 de septiembre: 100.4 mm en 2016; 334.8 mm en 2017, datos obtenidos de la Estación Agroclimática de Tabernas, Consejería de Agricultura, Pesca, Ganadería y Desarrollo Sostenible). Dado que la precipitación media en el Desierto de Tabernas es de 235 mm (Lázaro et al. 2001), podemos clasificar a 2016 como un año relativamente seco y a 2017 como un año relativamente lluvioso.

Sistema de estudio

La Carraca es un ave migratoria subsahariana que llega al área de estudio a mediados de abril y que comienza su migración otoñal entre julio y agosto. La eclosión en esta especie es asincrónica existiendo una diferencia de edad entre pollos del mismo nido de 2 a 10 días (Václav et al. 2008). Los pollos abandonan el nido aproximadamente a la edad de 24-25 días (observación personal). La Carraca es un ave troglodita secundaria que nidifica en las cavidades existentes en el medio, siendo incapaz de construirlas por sí misma. En el área de estudio la nidificación se ha producido tradicionalmente en oquedades naturales localizadas en taludes y en construcciones humanas. Sin embargo, desde 2005, debido a un programa de instalación de cajas nido, la mayoría de las parejas en el área de estudio nidifica en ellas (Václav et al. 2011; Valera et al. 2019). Durante dos temporadas reproductoras analizamos la comunidad de ectoparásitos de la Carraca en el interior de sus cajas nido (2016, n=31; 2017, n=37).

Los ectoparásitos que encontramos en los nidos de Carraca incluyen dípteros hematófagos como *Carnus hemapterus*, *Culicoides* (también llamados jejenes), simúlidos (o moscas negras), flebotomos y moscas hipoboscidas y también ácaros hematófagos y garrapatas blandas. *Carnus hemapterus* (Fam. *Carnidae*) es un díptero nidícola que desarrolla la mayor parte de su ciclo de vida en el interior de los nidos, alimentándose durante su etapa adulta de sangre de los pollos. Las hembras adultas de *Culicoides*, simúlidos y flebotomos necesitan alimentarse de sangre para la formación de los huevos. Sin embargo, los requerimientos de sus fases larvarias son diferentes. Mientras las fases larvarias de los *Culicoides* ocupan numerosos tipos de hábitats ligados a acúmulos de materia orgánica con cierta humedad (Uslu y Dik 2007), las fases preimaginales de los simúlidos son dependientes del agua, requiriendo cursos con agua en correntía (Adler y McCreadie 2019). Sin embargo, las larvas de los flebotomos están ligadas a medios tereestres con acumulaciones de materia orgánica (huecos en árboles o taludes, madrigueras de diferentes especies e incluso termiteros,

Munstermann 2019). Las moscas hipoboscidas (Fam. *Hippoboscidae*) suelen tener una alta capacidad de vuelo y ambos sexos se alimentan de sangre. Los ácaros hematófagos presentes en nuestro sistema de estudio (Orden *Mesostigmata*) incluyen especies que desarrollan la mayor parte de su ciclo de vida en el nido, al igual que las garrapatas blandas (Fam. *Argasidae*). Tanto las garrapatas adultas como las ninfas se alimentan de sangre.

Estudio de la comunidad de ectoparásitos

Durante las temporadas reproductoras de 2016 y 2017 se examinó la cría de las Carracas nidificantes en cajas nido y se estudiaron los ectoparásitos en los pollos y en el mismo nido mediante observación periódica directa sobre los pollos y empleando trampas adhesivas (Tomás et al. 2008). Las trampas adhesivas consistieron en una lámina de papel vegetal impregnada con aceite en gel de la marca comercial Johnson (Johnson's baby oil gel with chamomilla; Johnson and Johnson®, Dusseldorf, Germany) situadas bajo la tapadera de la caja nido (Fig. 1).

El muestreo mediante trampas adhesivas es especialmente efectivo para detectar la presencia y abundancia de insectos alados (sobre todo los de pequeño tamaño) que entran a alimentarse al interior de la caja nido (Tomás et al. 2008), como jejenes, simúlidos y flebotomos. La búsqueda activa sobre pollos permite una correcta estimación del número de *Carnus hemapterus* (Václav et al. 2008), y una correcta detección de la presencia de ácaros hematófagos, moscas hipoboscidas y garrapatas, parásitos que no suelen ser atrapados por las trampas adhesivas. Sin embargo, debido a la alta movilidad de las moscas hipoboscidas (Veiga et al. 2019) y la gran variación de la abundancia de ácaros y garrapatas durante el desarrollo de pollos, estos tres ectoparásitos se exploraron únicamente en términos de presencia. Por tanto, se calculó la prevalencia y su correspondiente intervalo de confianza (estimado mediante el método de Clopper-Pearson) de todos los taxones de ectoparásitos detectados mientras que la intensidad de parasitación se estimó sólo para *C. hemapterus*, jejenes, simúlidos y flebotomos.



Figura 1. Trampa adhesiva situada bajo la tapadera de una caja nido.

Figure 1. Sticky trap under a nest box lid.

Cada nido fue revisado al menos 3 veces durante el muestreo: cuando el pollo de mayor tamaño tenía alrededor de 13 días, a los 16-17 días de nacimiento del primer pollo, y una última vez a los 21-23 días de la eclosión de éste, antes de que los volantones abandonaran el nido. La presencia de ectoparásitos fue revisada en todos los pollos en las diferentes visitas. Para la estima de la abundancia de *C. hemapterus* se contó el número de moscas sobre cada pollo cuando el mayor tenía 13 días (coincidiendo con el pico de infección, [Václav et al. 2008](#)). Se realizaron dos conteos por pollo y se calculó la media para cada uno de ellos. Después se sumaron las medias de todos los pollos y se obtuvo el total de moscas por nido. Las trampas adhesivas se colocaron en cada nido el día 13, se retiraron entre tres y cuatro días más tarde y se examinaron bajo una lupa binocular (Nikon SMZ645) para identificar y contabilizar los distintos ectoparásitos. Las capturas de estas trampas se estandarizaron por cm² y día, pues el tamaño y el tiempo que estuvieron colocadas varió entre años (2016: 57.6 cm² durante 3 días; 2017: 80 cm² durante 4 días).

Los ectoparásitos pueden estar muy afectados por la fenología de cría de sus hospedadores. Sin embargo, no existieron diferencias en la fenología de eclosión de los pollos (en calendario juliano) entre 2016 y 2017 (test de Kolmogorov-Smirnov: D=0.26, p-valor=0.21).

Dos meses antes de cada temporada de cría las cajas nido se desinfectaron, de manera que la presencia de ectoparásitos nidícolas el año anterior no influyera en las observaciones del año siguiente. El proceso de limpieza consistió en vaciar las cajas nido, enjuagarlas con agua y jabón y rociarlas con una solución de cipermetrina de 10 ml/l (Arpon®). Este proceso se ha mostrado altamente efectivo en anteriores estudios ([Amat-Valero et al. 2012](#)). Mientras que la desinfección de los nidos puede afectar a la distribución y abundancia de los parásitos con fases de resistencia en los mismos (ej. *Carnus hemapterus*), no es probable que afecte a los parásitos que visitan de manera ocasional los nidos (ej. simúlidos y flebotomos), con lo que el estudio de la correlación espacial de éstos no se ve afectado por el tratamiento.

Análisis estadísticos

La asociación entre prevalencia de *C. hemapterus*, simúlidos y flebotomos (los parásitos más abundantes) y año se estudiaron mediante la prueba exacta de Fisher. Las diferencias interanuales en las intensidades medias de infección se realizaron mediante

bootstrap t-test (ver [Rozsa 2000](#)) después de 9999 réplicas de *bootstrapping*.

Con el fin de estudiar la consistencia en la presencia/ausencia de los parásitos en los nidos durante los dos años se calculó el índice de concordancia kappa de Cohen (rango entre -1 y 1) ([Cohen 1960](#)). Se utilizaron los nidos activos (ocupados por el hospedador) los dos años (n=30). Este índice expresa el grado en que la proporción de acuerdo observada (presencia del parásito en el mismo nido en los dos años) es superior a la que es esperable por puro azar. El análisis se hizo tanto para simúlidos como para flebotomos.

Para estudiar la variación espacial de la similitud en el status de parasitación (parasitado/no parasitado) entre nidos cercanos se realizó un análisis de autocorrelación espacial (para cada año y para simúlidos y flebotomos por separado). Se calculó el coeficiente de Moran (rango entre -1 y 1), que mide la autocorrelación espacial cuantificando el grado de dependencia entre observaciones en un contexto geográfico, pudiéndose comprobar si el patrón observado está agrupado, disperso o es aleatorio. Nuestra hipótesis nula establece que la presencia/ausencia de parásitos está distribuida de forma aleatoria en el área de estudio. La definición de nidos vecinos se realizó siguiendo el criterio de triangulación de Delaunay, ponderando la influencia de los vecinos inversamente a la distancia. Se obtuvo una matriz de ponderación espacial (*Spatial Weighting Matrix*) que se analizó junto con los datos de presencia/ausencia del parásito en cuestión. Puesto que el método usado para generar la matriz de ponderación espacial influye mucho en los resultados obtenidos ([Dray et al. 2006](#)), probamos también con el método de grafo de Gabriel. Los resultados fueron similares.

Los análisis estadísticos se realizaron con el software R 3.6.1 ([R Core Team 2019](#)), empleando los paquetes *prevalence* ([Devleesschauwer et al. 2014](#)), *adespatial* ([Dray et al. 2019](#)), *MKinfer* ([Kohl 2019](#)) e *irr* ([Gamer et al. 2019](#)).

Resultados

Comunidad de ectoparásitos de la Carraca europea

La comunidad de ectoparásitos de las carracas reproductoras en cajas nido en el Desierto de Tabernas incluye 7 grupos de parásitos. El díptero *C. hemapterus* es el ectoparásito más prevalente y abundante en los dos años de estudio ([Tabla 1](#)), seguido de los simúlidos. Flebotomos y jejenes son el tercer grupo más prevalente

Tabla 1. Prevalencia (e intervalo de confianza del 95%) e intensidad media (expresada como capturas por día y cm², $\pm$ ES) de los distintos grupos de ectoparásitos en los dos años de estudio (nº de nidos estudiados: 31 en 2016, 37 en 2017).

Table 1. Prevalence (and 95% confidence interval) and mean intensity (number of captures per day and cm², $\pm$ SE) of the different groups of ectoparasites during two study years (number of nests: 31 in 2016 and 37 in 2017).

	2016		2017	
	Intensidad $\pm$ ES	Prevalencia (95%IC)	Intensidad $\pm$ ES	Prevalencia (95%IC)
<i>C. hemapterus</i>	20.64 $\pm$ 3.92	0.90 (0.74-0.98)	23.12 $\pm$ 4.33	0.89 (0.75-0.97)
Simúlidos	0.026 $\pm$ 0.005	0.48 (0.30-0.70)	0.016 $\pm$ 0.003	0.51 (0.34-0.68)
Flebotomos	0.009 $\pm$ 0.002	0.19 (0.07-0.37)	0.016 $\pm$ 0.006	0.27 (0.14-0.44)
Culicoides	0.009 $\pm$ 0.003	0.26 (0.12-0.45)	0.005 $\pm$ 0.001	0.19 (0.08-0.35)
Moscas hipoboscidas	NA	0.26 (0.12-0.45)	NA	0.16 (0.06-0.32)
Ácaros hematófagos	NA	0.35 (0.19-0.55)	NA	0.14 (0.05-0.29)
Garrapatas blandas	NA	0.19 (0.07-0.37)	NA	0.11 (0.03-0.25)

(uno en cada año, jejenes en 2016 y flebotomos en 2017) (Tabla 1). También encontramos en menor abundancia moscas hipoboscidas, ácaros hematófagos y garrapatas blandas (Tabla 1).

Hasta la fecha se han podido identificar diversas especies de cada uno de estos grupos en el sistema de estudio: al menos tres jejenes (*Culicoides circumscriptus*, *C. kibunensis* y *C. paolae*, Václav et al. 2016; Veiga et al. 2018), dos especies de simúlidos (*Simulium petricolum* y *S. rubzovianum*), dos especies de moscas hipoboscidas (*Ornithophila metallica* y *O. gestroi*, Veiga et al. 2019, datos sin publicar), cuatro especies de ácaros hematófagos (*Pellonyssus reedi*, *Ornithonyssus sylviae*, *Dermanyssus gallinae* y *D. hirundinis*, datos sin publicar) y una garrapata blanda *Argas reflexus* (datos sin publicar).

Variación interanual en prevalencia e intensidad de infección de ectoparásitos y en precipitación

No encontramos asociación significativa entre año (variabilidad en precipitación) y la prevalencia de ninguno de los ectoparásitos (tests de Fisher, *C. hemapterus*: $P=1$; simúlidos: $P=1$; flebotomos: $P=0.57$) (Fig. 2).

Respecto a la intensidad de infección encontramos que el número de *C. hemapterus* en los nidos parasitados no varió entre el año seco y húmedo ($t=-0.42$, g.l.=58.99, $P=0.67$) (Fig. 3). Tampoco hubo diferencias en la intensidad de infección de simúlidos ($t=1.60$, g.l.=23.26, $P=0.10$) ni de flebotomos ($t=-1.07$, g.l.=10.87, $P=0.16$) (Fig. 3) entre el año seco y el húmedo.

Variación interanual en la distribución espacial de ectoparásitos

No existe concordancia en la presencia de simúlidos en los nidos activos en ambos años (índice kappa de Cohen=-0.067, $z=-0.36$, $P=0.71$, Fig. 4). Por el contrario, el índice kappa sugiere que la concordancia en la presencia de flebotomos entre años es moderada y mayor de lo que se esperaría por azar (índice kappa=0.56, $z=3.19$, $P=0.001$, Fig. 5).

No encontramos autocorrelación espacial durante 2016 y 2017 ni en flebotomos (coeficientes de Moran= -0.06 y 0.17 respectivamente, $P>0.1$ en ambos casos) ni en simúlidos (coeficientes de Moran=-0.16 y -0.09 respectivamente, $P>0.4$ en ambos casos).

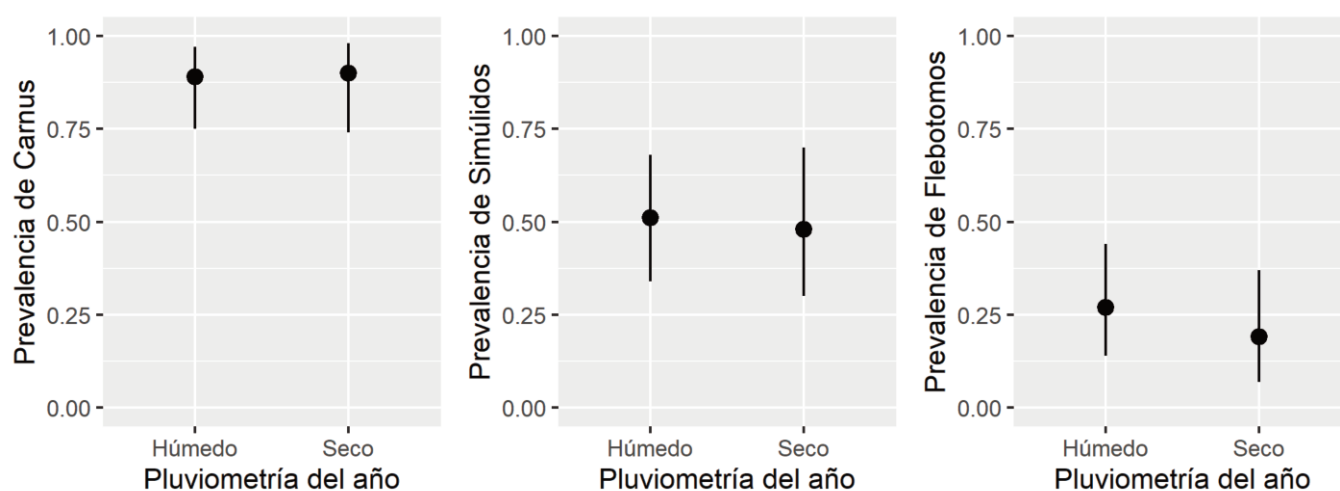


Figura 2. Prevalencia de *Carnus hemapterus*, simúlidos y flebotomos en los dos años de estudio, ordenados éstos en función de su pluviometría. El punto representa el valor de prevalencia y la línea vertical el intervalo de confianza del 95%.

Figure 2. Prevalence of carnid flies, blackflies and sandflies during the two years of study, ordered by amount of rainfall. Dots represent the prevalence value and vertical lines the 95% confidence interval.

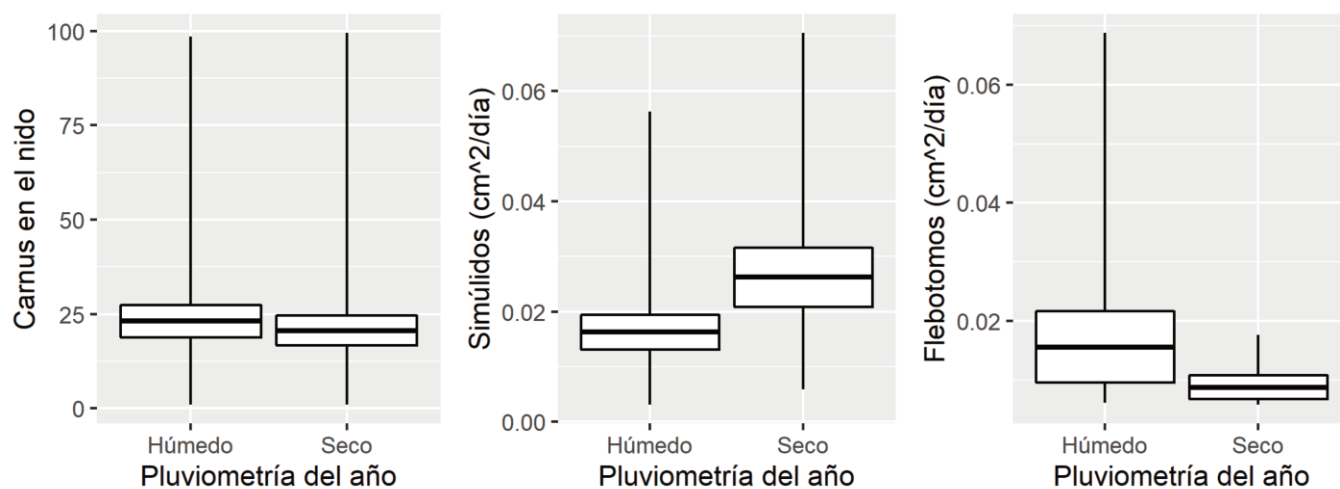


Figura 3. Intensidad de infección de los ectoparásitos más prevalentes en función de la pluviometría de cada año. Los datos de intensidad de *C. hemapterus* son conteos del número de individuos en el nido mientras que los de simúlidos y flebotomos se refieren al número de individuos capturados por día y cm². La línea negra horizontal representa la intensidad media de infección, la caja representa el error estándar de la medida y la línea negra vertical el rango de intensidades.

Figure 3. Intensity of infection of the most prevalent ectoparasites during the two years of study, labelled by amount of rainfall. The intensity of infection of *C. hemapterus* was obtained by direct counts on nestlings while blackflies and sandflies intensities were calculated by the number of captures per day and cm². Horizontal black lines represent mean intensities, white boxes represent SE and vertical blacklines the ranges. .

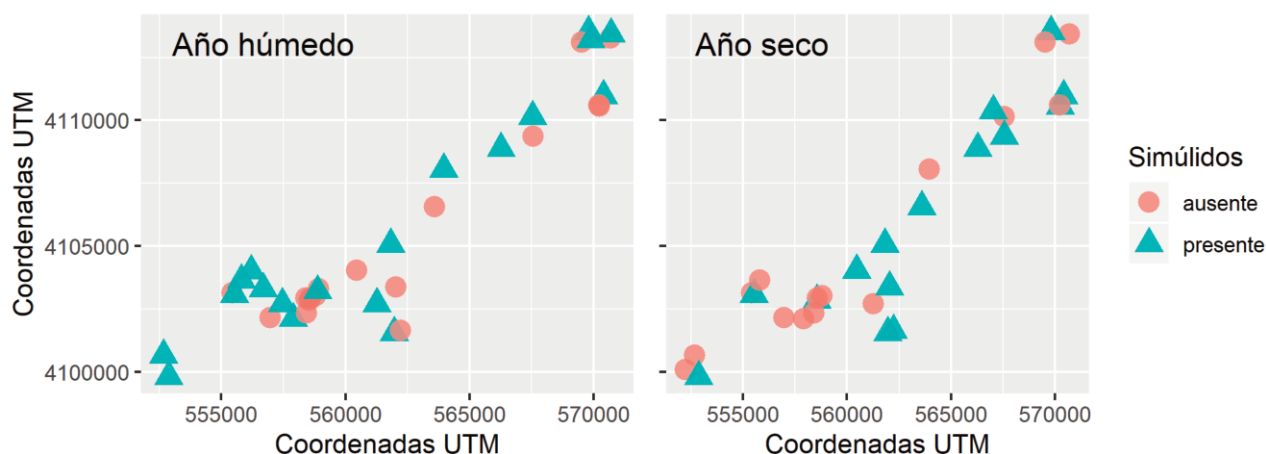


Figura 4. Nidos activos durante los dos años de estudio y presencia (triángulos azules) / ausencia de simúlidos (círculos rojos) en los nidos. En cada uno de los ejes se representan las coordenadas UTM de los nidos.

Figure 4. Active nests during the two years of study where blackflies were present (blue triangles) and absent (red circles). The y and x-axis represent the UTM coordinates of the nests.

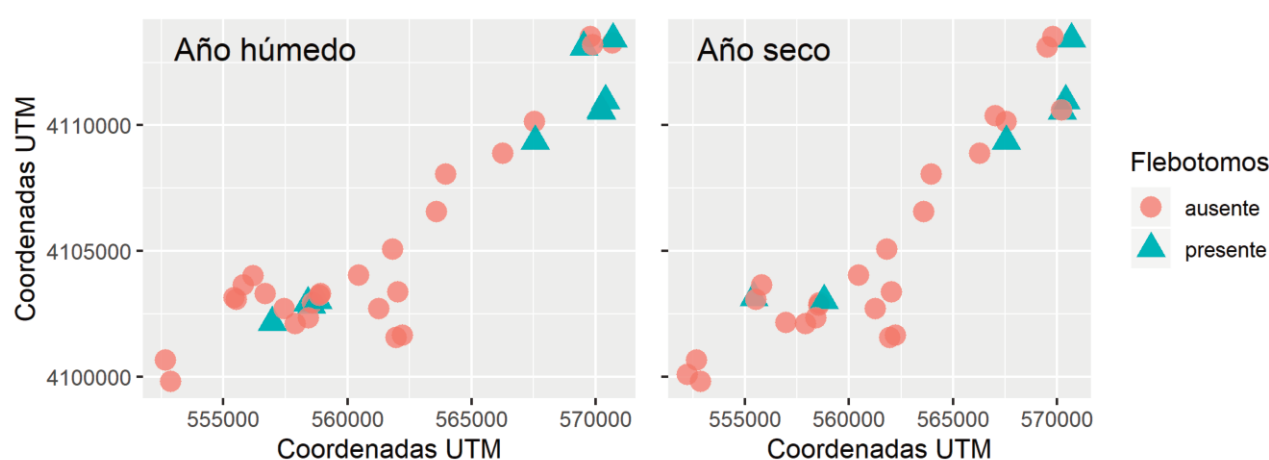


Figura 5. Nidos activos durante los dos años de estudio y presencia (triángulos azules) / ausencia de flebotomos (círculos rojos) en los nidos. En cada uno de los ejes se representan las coordenadas UTM de los nidos.

Figure 5. Active nests during the two years of study where sandflies were present (blue triangles) and absent (red circles). The y and x-axis represent the UTM coordinates of the nests.

Discusión

Estudios previos sugieren que la humedad ambiental podría modelar las comunidades de parásitos, mostrando éstas menor prevalencia, abundancia y diversidad en ambientes más áridos (Horrocks et al. 2015). Sin embargo, la mayoría de los trabajos al respecto hacen referencia a endoparásitos. En general, los factores específicos que determinan las comunidades de ectoparásitos en sistemas áridos son bastante desconocidos. Cizauskas et al. (2017) señalaron que los límites geográficos y la ecología de los ectoparásitos pueden verse afectados por factores como la aridez o la salinidad, entre otros. Por ejemplo, algunos estudios señalan que la humedad restringe la distribución y abundancia de piojos de plumas (*Phthiraptera: Ischnocera*) (Fabiyy 1996; Moyer et al. 2002; Malenke et al. 2011; pero ver Carrillo et al. 2007). No obstante, carecemos de información suficiente para extraer un efecto claro de la aridez sobre la riqueza y abundancia de los ectoparásitos. Nuestro estudio de una especie de ave troglodita en un ambiente semiárido durante dos años revela una notable variedad y abundancia de ectoparásitos. Entre ellos no solo encontramos especies nidícolas, menos expuestas a las condiciones ambientales, sino también especies altamente dependientes del agua como son los simúlidos (Adler y McCreddie 2019). De los parásitos más comunes en los nidos de las aves, solo las pulgas (Orden *Siphonaptera*) y los mosquitos (Fam. *Culicidae*) están ausentes en nuestros muestreos. Hasta

donde sabemos, no se han citado pulgas parasitando a la Carraca (ver, por ejemplo, Tripet y Richner 1997) y en nuestra área de estudio tampoco se han encontrado previamente en cavidades naturales y artificiales ocupadas por diferentes especies de aves reproductoras (grajilla *Corvus monedula*, cernícalo común *Falco tinnunculus*, mochuelo *Athene noctua*, autillo *Otus scops*, paloma bravía *Columba livia* y estornino negro *Sturnus unicolor*). En cuanto a los culícidos, aunque se han capturado con frecuencia en el área de estudio mediante el uso de trampas de luz, CDC light traps (Center for Disease Control, BioQuip products®) (datos sin publicar), su ausencia en nuestro muestreo podría deberse a la baja efectividad que presentan las trampas adhesivas para su captura.

La comparación de resultados obtenidos en años con marcadas diferencias en la disponibilidad de recursos básicos, como el agua o el alimento, puede ayudar a esclarecer diversos aspectos de la ecología de los parásitos en zonas áridas. La pluviometría, aunque baja en ambientes áridos, puede tener importantes variaciones interanuales. Durante nuestro periodo de estudio, la precipitación en el año 2017 fue más de tres veces mayor que de la del año anterior. De forma similar, Solé-Benet et al. (2008) encontraron que el coeficiente de variación interanual en pluviometría en una estación experimental cercana a nuestro sitio de estudio es del 36%. Tal variación puede tener efectos en los diversos taxones de ectoparásitos a través de diferentes mecanismos (afectando a los sitios de cría, a la vegetación presente, a la productividad del sistema o

a la distribución de los hospedadores). Por ejemplo, una primavera lluviosa puede permitir el desarrollo de fases preimaginales de los simúlidos (que requieren cursos de agua), mientras que un año seco puede restringir las zonas de cría (y la distribución) de estos parásitos. No obstante, la cantidad de lluvia caída es solo uno de los factores a considerar. Aspectos como la distribución de la lluvia a lo largo del año también pueden ser importantes. Así, una lluvia torrencial podría arrastrar las larvas y el sustrato a las que aquellas se fijan (Ruiz-Arrondo comunicación personal). En este estudio hemos realizado una primera exploración de la relación entre la pluviometría total y los tres taxones de ectoparásitos más abundantes en nuestro sistema (*C. hemapterus*, simúlidos y flebotomos) que, además, muestran rasgos vitales diferentes. Nuestros resultados sugieren que ninguno de estos taxones muestra diferencias interanuales en prevalencia ni en intensidad de infección en función de la pluviometría anual.

Carnus hemapterus es una especie cosmopolita que se distribuye por una amplia variedad de hábitats a lo largo del Holártico y Neártico (Grimaldi 1997). Esta especie desarrolla la mayor parte de su ciclo de vida en el nido de su hospedador, por lo que puede verse menos afectada por variables ambientales, y tiene una gran capacidad de dispersión (Veiga et al. 2020). Esto podría explicar la ausencia de diferencias interanuales en prevalencia e intensidad de infección encontrada en nuestro estudio.

Las fases preimaginales de los simúlidos requieren cursos de agua corriente que pueden verse afectados por periodos secos, sin embargo, no encontramos diferencias interanuales en prevalencia e intensidad de infección. Nuestros resultados pueden tener diversas explicaciones, i) los sitios de cría de simúlidos en nuestra zona son más estables de lo esperado e independientes de la pluviometría; ii) la distribución temporal de las lluvias en 2017 no benefició a las fases larvianas de este taxón; iii) la capacidad de dispersión de estos dípteros es alta (al menos 5 km, Adler y McCreddie 2019) y les permite acceder a los hospedadores en la zona de estudio incluso en los años en que los cursos de agua próximos a nuestra zona se sequen; iv) durante un año seco la productividad es menor y, por ello, la cantidad de hospedadores también puede serlo, por lo que estos dípteros podrían agregarse sobre los hospedadores disponibles. La baja productividad también puede producir hospedadores de menor calidad, donde las intensidades de infección pueden ser mayores (Beldomenico y Begon 2010).

La prevalencia e intensidad de infección de los flebotomos tampoco varió entre años. Estos dípteros no son tan dependientes del agua como los simúlidos y pueden encontrar en nuestra área de estudio puntos de cría y de reposo tanto naturales (oquedades en taludes, madrigueras) como asociados al hombre (corrales, grietas en construcciones humanas y cortijos). Su distribución puede estar más afectada por estas estructuras y por factores como la cobertura arbórea (Munstermann 2019) que por la precipitación.

Nuestros resultados sugieren que la distribución espacial de simúlidos y flebotomos en el área de estudio es aleatoria, sin observarse ningún patrón de agregación o de dispersión. Sin embargo, los análisis de constancia interanual en la parasitación de nidos apuntan que la ubicación de los flebotomos es más constante que la de los simúlidos. Es posible que la distribución de los recursos clave para ambos parásitos sea igualmente aleatoria pero menos variable para los flebotomos (presencia de bosquetes, taludes, cortijos) que para los simúlidos (cuerpos de agua más o menos estables y más localizados que les obligan a dispersarse más para encontrar a los hospedadores). En cualquier caso, nuestros datos sugieren que otros rasgos distintos a la pluviometría (al menos en los rangos observados durante el estudio) pueden estar influyendo en la distribución y abundancia de estos parásitos en nuestra zona.

Conclusiones

Este estudio pone de manifiesto una notable variedad de ectoparásitos aviares en un ambiente semiárido y sugiere que su presencia, abundancia y distribución espacial son bastante inde-

pendientes de la precipitación. No obstante, conviene considerar que la pluviometría anual puede no ser la medida más adecuada para todos o alguno de los ectoparásitos estudiados, ya que el periodo de lluvias con importancia biológica para cada especie o taxón puede restringirse a meses concretos. Pero, sobre todo, nuestro trabajo revela la necesidad de estudios específicos, a mayores escalas temporales y a distintas escalas espaciales, en zonas áridas, que aumenten nuestro conocimiento sobre los ciclos de vida de estas especies, los requerimientos de las distintas etapas y sus relaciones con los hospedadores.

Agradecimientos

Agradecemos a los editores su invitación a participar en este monográfico. Nuestro agradecimiento también a los propietarios de las fincas donde instalamos los nidos artificiales (Vellsam y Juan Salvador López Segura) así como a la Junta de Andalucía por conceder los permisos necesarios para este estudio. A Radovan Václav, Teresa Martínez, Maite Amat Valero y Miguel Ángel Calero Torralbo por su ayuda en las fases iniciales de este proyecto. A Domingo Álvarez por su ayuda con la identificación de ejemplares. A Ignacio Ruiz Arrondo y Francisco Collantes por sus sugerencias sobre el sistema de estudio.

Este trabajo ha sido financiado por los proyectos CGL2014-55969 y PGC2018-097426-B-C22 (MCIU/AEI/FEDER, UE). J.V. disfrutó de una beca predoctoral del Ministerio de Economía, Industria y Competitividad (BES-2015-075951).

Referencias

- Adler, P.H., McCreddie, J.W. 2019. Black Flies (*Simuliidae*). En: Mullen, G.R., Durden L.A. (eds.), *Medical and Veterinary Entomology, Third edition*, pp. 237-259. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Aguiar, M.R., Sala, O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14:273-277.
- Amat-Valero, M., Václav, R., Martínez, T., Valera, F. 2012. Mixed life-history strategies in a local population of the ectoparasitic fly *Carnus hemapterus*. *Parasitology* 139:1045-1053.
- Amin, O.M. 1966. The fleas (Siphonaptera) of Egypt: distribution and seasonal dynamics of fleas infesting dogs in the Nile valley and delta. *Journal of Medical Entomology* 3:293-298.
- Beldomenico, P., Begon, M. 2010. Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? *Trends in Ecology and Evolution* 25:21-27.
- Bisigato, A.J., Villagra, P.E., Ares, J.O., Rossi, B.E. 2009. Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73:182-191.
- Cantarero, A. 2015. *Behavioural adaptations of cavity nesting birds*. Tesis de Doctorado, Universidad de Córdoba, España.
- Carrillo, C., Valera, F., Barbosa, A., Moreno, E. 2007. Thriving in an arid environment: high prevalence of avian lice in low humidity conditions. *Eco-science* 14:241-249.
- Cizauskas, C.A., Carlson, C.J., Burgio, K. R., Clements, C.F., Dougherty, E.R., et al. 2017. Parasite vulnerability to climate change: an evidence-based functional trait approach. *Royal Society open science* 4160535.
- Cohen, J. 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20:37-46.
- Develeeschauwer, B., Torgerson, P., Charlier, J., Levecke, B., Praet, N., Roelandt, S., et al. 2014. *Prevalence: Tools for prevalence assessment studies. R package version 0.4.0*. Disponible en: <http://cran.r-project.org/package=prevalence>
- Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P.R. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework from principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196:483-493.
- Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., et al. 2019. *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis. R package version 0.3-7*. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=adespatial>

- 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. *The Journal of Parasitology* 82:1034-1036.
- Figuerola, J. 1999. Effects of salinity on rates of infestation of waterbirds by haematozoa. *Ecography* 22:681-685.
- Gamer, M., Lemon, J., Fellows, I., Singh, P. 2019. irr: Various Coefficients of Interrater Reliability and Agreement. *R package version 0.84.1*. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=irr>
- Grimaldi, D. 1997. The bird flies, genus *Camus*: species revision, generic relationships and a fossil *Meoneura* in amber (Diptera: Carnidae). *American Museum Novitates* 3190:1-30.
- Horrocks, N.P.C., Hegemann, A., Ostrowski, S., Ndithia, H., Shobrak, M., Williams, J.M., et al. 2015. Environmental proxies of antigen exposure explain variation in immune investment better than indices of pace of life. *Oecologia* 177:281-290.
- Kohl, M. 2019. MKinfer: Inferential Statistics. *R package version 0.4*. Disponible en: <http://www.stamats.de>
- Lafferty, K.D., Kuris, A.M. 2005. Parasitism and environmental disturbances. En: Thomas, F., Guegan, J.F., Renaud, F. (eds.) *Parasitism and Ecosystems*, pp. 113-123. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos.
- Lázaro, R., Rodrigo, F.S., Gutiérrez, L., Domingo, F., Puigdefábregas, J. 2001. Analysis of a thirty-year rainfall record (1967-1997) from semi-arid SE Spain: a plant ecological perspective. *Journal of Arid Environments* 48:373-395.
- Malenke, J., Newbold, N., Clayton, D.H. 2011. Condition-specific competition governs the geographic distribution and diversity of ectoparasites. *The American Naturalist* 177:522-534.
- Møller, A.P., Merino, S., Soler, J.J., Antonov, A., Badás, E.P., Calero-Torralbo, M.A., et al. 2013. Assessing the effects of climate on host-parasite interactions: a comparative study of European birds and their parasites. *PLoS ONE* 8(12):e82886.
- 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.
- Munstermann, L.E. 2019. *Phlebotomine* sandflies and moth sandflies (*Psychodidae*). En: Mullen, G.R., Durden, L.A. (eds.) *Medical and Veterinary Entomology, Third edition*, pp. 191-211. Academic Press, Londres, Reino Unido.
- Pereira, L.S., Oweis, T., Zairi, A. 2002. Irrigation management under water scarcity. *Agricultural Water Management* 57:175-206.
- Piersma, T. 1997. Do global patterns of habitat use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure? *Oikos* 80:623-631.
- R Core Team 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org/>.
- Rózsa, L., Reiczgel, J., Majoros, G. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology* 86:228-232.
- Solé-Benet, A., Cantón, Y., Lázaro, R., del Barrio G., Puigdefábregas, J., Vidal, S. 2008. Estación Experimental El Cautivo (Desierto de Tabernas, Almería). En: Dirección General para la Biodiversidad (ed.), *La Red de Estaciones Experimentales de Seguimiento y Evaluación de la Desertificación (RESEL). Actividades y Resultados 1995-2004*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Tomás, G., Merino, S., Martínez-de la Puente, J., Moreno, J., Morales, J., Lobato, E. 2008. A simple trapping method to estimate abundances of blood-sucking flying insects in avian nests. *Animal Behaviour* 75:723-729.
- Tripet, F., Richner, H. 1997. The coevolutionary potential of a 'generalist' parasite, the hen flea *Ceratophyllus gallinae*. *Parasitology* 115:419-427.
- Uslu, U., Dik, B. 2007. Description of breeding sites of *Culicoides* species (Diptera: Ceratopogonidae) in Turkey. *Parasite* 14:173-177.
- Václav, R., Calero-Torralbo, M.A., Valera, F. 2008. Ectoparasite load is linked to ontogeny and cell-mediated immunity in an avian host system with pronounced hatching asynchrony. *Biological Journal of the Linnean Society* 94:463-473.
- Václav, R., Valera, F., Martínez, T. 2011. Social information in nest colonisation and occupancy in a long-lived, solitary breeding bird. *Oecologia* 165:617-627.
- Václav, R., Betáková, T., Svancarova, P., Pérez-Serrano, J., Criado-Fornelio, A., Skovranova, L., Valera, F. 2016. Nest ecology of blood parasites in the European Roller and its ectoparasitic carnid fly. *Experimental Parasitology* 165:71-80.
- Valera, F., Václav, R., Calero-Torralbo, M.A., Martínez, T., Veiga, J. 2019. Natural cavity restoration as an alternative to nest box supplementation. *Restoration Ecology* 27:220-227.
- Valkiūnas, G. 2005. Avian malaria parasites and other *haemosporidia*. CRC Press. Boca Raton, FL. Estados Unidos.
- Veiga, J., Martínez-de la Puente, J., Václav, R., Figuerola, J., Valera, F. 2018. *Culicoides paolae* and *C. circumscriptus* as potential vectors of avian haemosporidians in an arid ecosystem. *Parasites and Vectors* 11:524.
- Veiga, J., De Oña, P., Salazar, B., Valera, F. 2019. Defining host range: host-parasite compatibility during the non-infective phase of the parasite also matters. *Parasitology* 146:234-240.
- Veiga, J., Václav, R., Valera F. 2020. The effect of parasite density on host colonization success by a mobile avian ectoparasite. *Ecological Entomology*: 45(4): 867-875.
- Vial, L., Ducheyne, E., Filatov, S., Gerilovych, A., McVey, D.S., Sindryakova, I., et al. 2018. Spatial multi-criteria decision analysis for modelling suitable habitats of *Ornithodoros* soft ticks in the Western Palearctic region. *Veterinary Parasitology* 249:2-16.