

Muestreo, herramientas moleculares y experimentación para el estudio de los ácaros de las plumas y piojos de las aves

Jorge Doña^{1,*} , Roger Jovani^{2,*} 

(1) Departamento de Biología Animal, Universidad de Granada, Av. de Fuente Nueva, s/n, 18071, Granada, España.

(2) Estación Biológica de Doñana (CSIC), Calle Américo Vespucio, 26, 41092, Sevilla, España.

* Autores para correspondencia / Corresponding authors: Jorge Doña [jorged@ugr.es] / Roger Jovani [jovani@ebd.csic.es]

> Recibido / Received: 11/04/2025 – Aceptado / Accepted: 13/06/2025

Cómo citar / How to cite: Doña, J., Jovani, R. 2025. Muestreo, herramientas moleculares y experimentación para el estudio de los ácaros de las plumas y piojos de las aves. *Ecosistemas* 34(2): 3017. <https://doi.org/10.7818/ECOS.3017>

Muestreo, herramientas moleculares y experimentación para el estudio de los ácaros de las plumas y piojos de las aves

Resumen: Los ectosimbiontes permanentes de las aves se han consolidado como sistemas de estudio excepcionales para abordar cuestiones fundamentales en ecología y biología evolutiva. Entre los distintos grupos de ectosimbiontes de aves, los ácaros de las plumas y los piojos son los mejor estudiados. Los avances en metodologías experimentales, en ecología molecular y en genómica han ampliado notablemente el conocimiento sobre estos organismos, estableciéndose como sistemas modelo para la investigación de procesos coevolutivos. No obstante, existe una notable falta de estandarización en los protocolos de muestreo y en las metodologías moleculares, a lo que se suman conocimientos y experiencias que, en algunos casos, no se han publicado y solo se comparten de forma informal entre investigadores. Esta situación limita la comparabilidad entre estudios y ralentiza el avance experimental. En este trabajo revisamos los diferentes métodos de muestreo (colecta y conteo), las técnicas moleculares más apropiadas y las aproximaciones experimentales que se han usado. Con esto, tratamos de poner en común el conocimiento acumulado, para facilitar y estimular futuras investigaciones sobre la biología, ecología y evolución de estos ectosimbiontes.

Palabras clave: ectoparásitos; ectosimbiontes; hospedador; metodología; métodos; parásitos; simbiosis

Sampling, molecular tools, and experimentation for the study of bird feather mites and lice

Abstract: Permanent ectosymbionts of birds have become an exceptional study system for addressing key questions in ecology and evolutionary biology. Among the different groups of avian ectosymbionts, feather mites and lice are the most extensively studied. Advances in experimental methodologies, molecular ecology, and genomics have greatly expanded our understanding of these organisms, establishing them as model systems for research on coevolutionary processes. However, there remains a notable lack of standardization in sampling protocols and molecular methodologies, along with knowledge and experience that, in some cases, remain unpublished and shared only informally among researchers. This situation limits comparability across studies and hinders experimental progress. In this work, we review the different sampling methods (collection and counting), the most appropriate molecular techniques, and the experimental approaches that have been used to date, aiming to consolidate existing knowledge and to facilitate and encourage future research into the biology, ecology, and evolution of these ectosymbionts.

Keywords: ectoparasites; ectosymbionts; host; methodology; methods; parasites; symbionts

"Ahora que hemos comprobado con tristeza la impermanencia del conocimiento ecológico y que tenemos que reconstruirlo porque el mundo ha pasado a ser otro, hagámoslo bien, empecemos otra vez por el principio"

—Carlos M. Herrera (18 de marzo de 2025). Última frase del discurso de investidura como Doctor Honoris Causa. Universidad de Jaén, Jaén, España.

Introducción

Los ectosimbiontes permanentes de las aves ofrecen un experimento natural idóneo para abordar numerosas cuestiones en ecología y evolución, de forma análoga al de los clásicos sistemas insulares (Darwin 1859; MacArthur y Wilson 1967; Koop et al. 2014; Lapoint y Whiteman 2021). Esto se debe, fundamentalmente, a sus singulares modos de vida: completan su ciclo de vida íntegramente sobre el hospedador y presentan mecanismos de transmisión relativamente simples: transmisión vertical (anual, de adultos a pollos) y horizontal (mediante contactos intra e interespecíficos). En este contexto, los piojos de las aves se han consolidado como un sistema modelo en estudios de coevolución, particularmente a escala macroevolutiva (Clayton et al. 2015).

Gracias a su estudio, se han caracterizado patrones generales de codiversificación así como los factores clave que modulan estas interacciones (Johnson y Clayton 2004; Sweet y Johnson 2018). De manera similar, otro grupo de interés son los ácaros de las plumas, que ofrecen un sistema comparable al de los piojos (Jovani 2003) y que se han establecido como un modelo en el estudio de la naturaleza de las relaciones hospedador-simbiote (Jovani et al. 2017; Doña et al. 2019a; Labrador et al. 2024).

La diversidad de ectosimbiontes de las aves es notable. En el caso de los ácaros, pueden distinguirse varios grupos en función de su localización en el ave y adaptación al microhábitat: desde los que ocupan el cuerpo (Astigmata: Analgidae), las cavidades nasales (Mesostigmata: Rhynonyssidae) o el raquis de las plumas (Trombidiformes: Syringophilidae), hasta los denominados ácaros de las plumas (Astigmata: Analgoidea y Pterolichoidea), grupo en el que se centra este trabajo (Fig. 1; Dabert y Mironov 1999; Proctor 2003). Por otro lado, los piojos de las aves (Fig. 2) se dividen en dos clados principales: los Ischnocera (Phthiraptera: Ischnocera, principalmente plumícolas) y los Amblycera (Phthiraptera: Amblycera, mayoritariamente hematófagos; de Moya et al. 2019; Johnson et al. 2022). Dentro de los Ischnocera, además, se reconocen distintos morfotipos (piojos del ala, de la cabeza, del cuerpo y generalistas) que reflejan la especialización en nichos ecológicos específicos del hospedador (Kolenčik et al. 2024).

En las últimas décadas, los avances en metodologías experimentales, ecología molecular y genómica han supuesto un gran avance para el estudio de estas interacciones. Técnicas como el *DNA Barcoding* y el *DNA metabarcoding* han contribuido a catalogar la diversidad (Doña et al. 2015a), así como a entender dinámicas de dispersión complejas en los ácaros de las plumas (Doña et al. 2019b). Asimismo, los análisis genómicos y filogenómicos han esclarecido el origen de los linajes actuales (Johnson et al. 2022) y han revelado los factores principales que controlan aspectos poblacionales centrales de los piojos de las aves (Doña y Johnson 2023). No obstante, persisten carencias notables en la estandarización de protocolos de muestreo y metodologías moleculares, lo que limita el poder comparativo entre estudios y dificulta el avance experimental. Esta revisión se propone, en parte, sistematizar los avances recientes en estas áreas (muestreo, metodologías moleculares y experimentación), con el fin de avanzar hacia un marco metodológico más unificado que estimule y ayude a futuras investigaciones sobre la biología, ecología y evolución de estos ectosimbiontes.

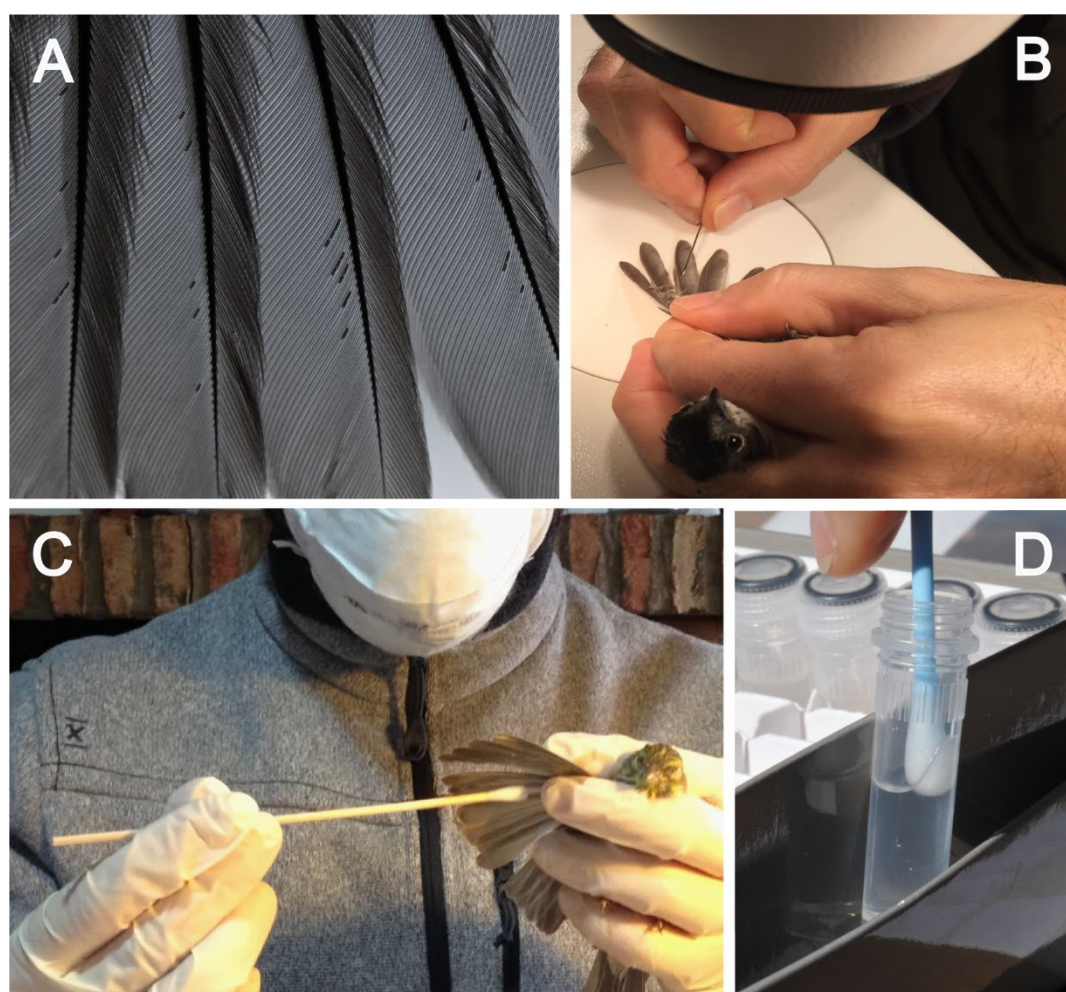


Figura 1. Ácaros de las plumas en la parte ventral de las plumas del ala (A). Toma de muestras con una aguja bajo la lupa binocular (B). Uso de guantes, hisopos desechables y mascarilla para estudios que requieran minimizar al máximo la contaminación de las muestras (C). Tubo de rosca para garantizar que no se evapore el alcohol (D).

Figure 1. Feather mites on the ventral side of wing feathers (A). Sample collection using a needle under a stereomicroscope (B). Use of disposable gloves, swabs, and a face mask for studies that require minimizing sample contamination (C). Screw-cap tube to prevent alcohol evaporation (D).



Figura 2. Vista dorsal de piojos hematófagos (Amblycera: Menoponidae; Izquierda: ninfa, Derecha: Adulto) colectados en un pollo de urraca (*Pica pica*). Crédito: Pedro J. Sandoval Cortés, Departamento de Zoología, Universidad de Granada.

Figure 2. Dorsal view of blood-feeding lice (Amblycera: Menoponidae; left: nymph, right: adult) collected from a magpie chick (*Pica pica*). Credit: Pedro J. Sandoval Cortés, Department of Zoology, University of Granada.

Metodologías de muestreo

La **Figura 3** presenta de forma muy esquemática los pasos más recomendados para el conteo y la colecta de ácaros y piojos. A continuación, se describen con más detalle cada una de estas metodologías y otras consideraciones adicionales.

Muestreo de ácaros de las plumas

Conteos

Los ácaros que habitan en las plumas de vuelo de las aves se pueden contar poniendo las alas o la cola a contraluz (**Fig. 1**). En general, la luz natural indirecta ofrece mejores resultados que la luz artificial que suele dar peor resultado. En caso de utilizar luz artificial, puede mejorarse la visibilidad colocando un papel o plástico translúcido entre el foco de luz y el ala o la cola del ave. Observando la pluma a contraluz desde la parte dorsal (lo que permite visualizar los ácaros tanto en la cara dorsal como la ventral de las plumas), los ácaros se ven como pequeñas “motas de polvo” de alrededor de medio milímetro de longitud. Es frecuente que se dispongan en forma de cadenas a lo largo de las barbas de la parte ventral de la pluma (**Fig. 1**). Algunos géneros como *Trouessartia* se han adaptado a vivir en la parte dorsal de las plumas ([Dabert y Mironov 1999](#); [Mestre et al. 2011](#); [Fernández-González et al. 2015](#)); estos ácaros son algo más grandes y pueden contarse a contraluz como el resto de ácaros o directamente observando la pluma dorsalmente, con la luz incidiendo desde arriba sobre el ala.

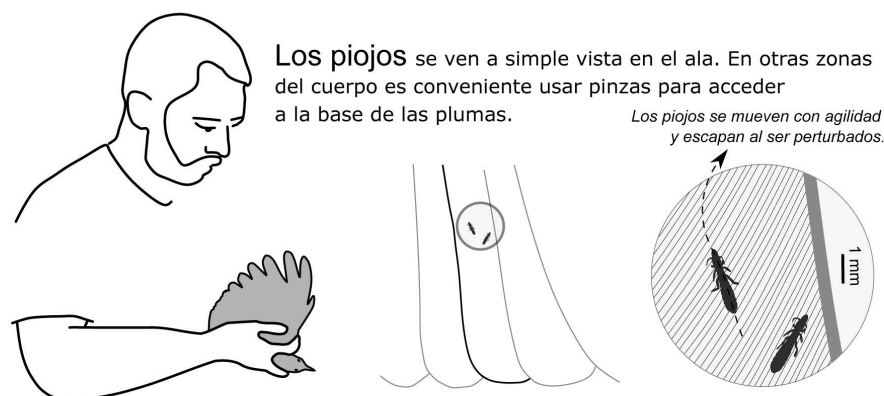
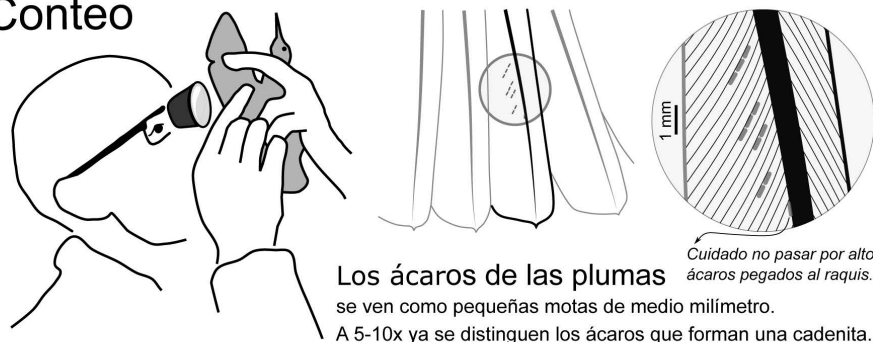
Los ácaros pueden llegarse a contar a simple vista, aunque es recomendable usar lupas de 5 a 10 aumentos, que permanezcan sujetas con la mano o montadas en gafas o viseras. Otra opción es disponer el ala del ave bajo una lupa binocular (óptica o digital; **Fig. 1**). Este enfoque resulta especialmente útil en estudios que requieran alta precisión en los conteos, ya que permite hacer fotografías o vídeos para realizar los conteos posteriormente.

Se debe prestar especial atención a dos posiciones de los ácaros que los hacen especialmente difíciles de localizar. Por un lado, muchos ácaros se disponen adheridos al raquis de la pluma. Por otro, las plumas cobertoras del ala también pueden albergar ácaros (tanto ventral como dorsalmente) pertenecientes a las mismas especies que se encuentran en las plumas de vuelo. Se ha sugerido que no merece la pena el esfuerzo de contar ácaros en las cobertoras de aves paseriformes, alegando que es necesario arrancar las plumas y que estas casi nunca tienen ácaros ([Behnke et al. 1999](#)). Nuestra experiencia indica que, si bien estas plumas frecuentemente están libres de ácaros, a veces pueden estar completamente infestadas, incluso en individuos con pocos ácaros en las plumas de vuelo (ver más abajo). Además, aunque el conteo en cobertoras es más complejo por la interferencia con otras plumas (primarias, secundarias o infracobertoras), es posible contar los ácaros en las cobertoras alares sin necesidad de extraer ninguna pluma; basta con extender adecuadamente el ala y realizar el conteo.

La decisión sobre dónde (por ejemplo, sólo en las plumas de vuelo del ala) y cómo (conteo total por pluma, o por secciones de pluma) hacer los conteos depende de los objetivos específicos del estudio. De todas formas, se deben tener en cuenta algunas consideraciones generales importantes. La distribución de los ácaros en las alas y cola de las aves no es aleatoria. Un estudio realizado en 49 curruacas capirotadas (*Sylvia atricapilla*) muestreadas en dos días en una misma localidad ([Jovani y Serrano 2004](#)) mostró que, aunque la distribución de los ácaros a lo largo del ala variaba notablemente entre individuos, esta era extremadamente simétrica entre ambas alas de una misma ave. En cada ave, se contaron los ácaros de cada pluma primaria, secundaria y terciaria de las dos alas. Se vio que la distribución a lo largo del ala difería mucho entre aves, pero que era extremadamente simétrica entre las dos alas de una misma ave. Además, aunque el número total de ácaros variaba mucho entre individuos, era muy similar entre las dos alas de un mismo individuo. De esto podemos extraer varias enseñanzas. Si el objetivo es cuantificar el número total de ácaros que tiene un ave en sus alas, podría ser suficiente contar solo una de ellas. En cambio, si solo se cuentan los ácaros de solo unas pocas plumas, estos datos pueden no ser comparables ni siquiera entre individuos de

la misma especie de ave, debido a la alta variabilidad en su distribución. Aunque en algunas especies de aves la distribución de ácaros puede ser más consistente entre individuos, esto deber ser demostrado antes de hacer un estudio. En cualquier caso, para las comparaciones entre especies, no es recomendable contar ácaros solo en unas pocas plumas. Además, múltiples factores pueden influir y modificar la distribución de los ácaros a lo largo del tiempo. Por ejemplo, se ha observado que la temperatura exterior afecta a la distribución a lo largo del ala (Dubinin 1951; Wiles et al. 2000), y se sospecha que la humedad también tiene un efecto (Dubinin 1951; McClure 1989). Por lo tanto, es fundamental realizar un muestreo lo más completo posible para evitar atribuir diferencias estacionales en la abundancia de ácaros a cambios reales en el tamaño poblacional, cuando podrían deberse a una redistribución de los ácaros hacia zonas más visibles del ala en determinadas épocas del año.

Conteo



Muestreo

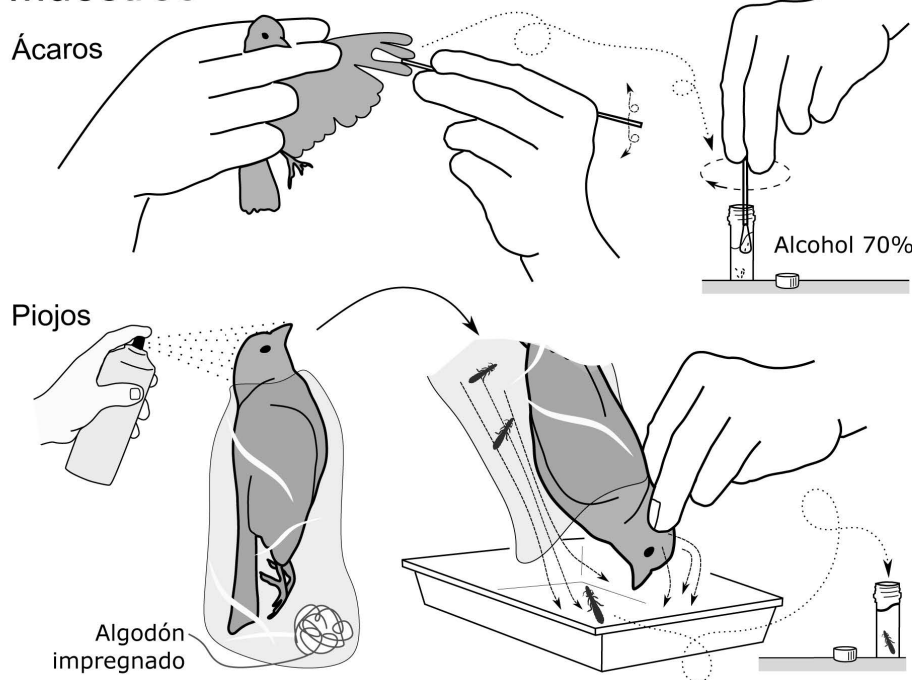


Figura 3. Diagrama simplificado de conteo (arriba) y colecta (abajo) de ácaros y piojos de las plumas.

Figura 3. Simplified diagram of counting (top) and sampling (bottom) of feather mites and lice.

Otra consideración a tener en cuenta es que las especies de ave difieren considerablemente en la abundancia de ácaros que albergan. Algunas, como el mosquitero común (*Phylloscopus collybita*) rara vez tienen más de diez ácaros, mientras que otras como la alondra ricotí (*Chersophilus duponti*) pueden tener cientos o incluso más de mil ácaros en un solo ala (Díaz-Real et al. 2014). Esto implica que el conteo individual de todos los ácaros de un ave no siempre es la opción más práctica. Dependiendo de las preguntas del estudio, la abundancia esperada de ácaros en la especie, las consideraciones logísticas del estudio y del tipo de análisis estadístico que se pretenda aplicar, se pueden utilizar métodos alternativos de conteo. Una opción es utilizar métodos semicuantitativos, como el desarrollado por Behnke et al. (1999), especialmente útil en estudios intraespecíficos, aunque es necesario validarlo previamente comparándolo con conteos más precisos. Otra aproximación es realizar los conteos a partir de fotografías. Aunque el pequeño tamaño de los ácaros, la curvatura de las alas y el solapamiento de las plumas, incluso en un ala extendida, dificultan capturar toda su distribución en una sola imagen, se pueden realizar múltiples fotografías de una misma ala o cola para conseguir un registro más completo. Con fotografías de buena calidad, no solo es posible contar los ácaros, sino también digitalizar su posición e incluso identificar su edad y sexo. Por ejemplo, Labrador et al. (2022), mediante fotografías tomadas en diferentes momentos de la noche de las mismas aves, pudieron registrar los movimientos de los ácaros según edades calculando la posición de cada ácaro a la punta de la pluma. Otra manera sería realizar fotos o video a través de una lupa binocular o un microscopio digital.

Colecta

Una manera muy sencilla, rápida y recomendable de muestrear los ácaros de las plumas consiste en usar un hisopo humedecido con etanol absoluto, cogido directamente del mismo microtubo en el que se conservarán los ácaros (Fig. 1). Es recomendable usar microtubos con cierre hermético como los microtubos con tapón de rosca y junta tórica (Fig. 1) para evitar la evaporación del etanol. Es importante usar un hisopo nuevo para cada ave con el fin de prevenir contaminaciones cruzadas. El procedimiento puede verse en el video titulado "Como muestrear ácaros de las plumas" (<https://youtu.be/UiolTVsYmtw?feature=shared>; <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.29245592>). No se ha observado que los ácaros se desprendan del ave al ser guardada en las bolsas de ropa (talegas) comúnmente usadas durante el anillamiento científico de aves (Fernández-González et al. 2013). Sin embargo, si el estudio lo requiere, se pueden usar bolsas de papel desechables (o sobres de tamaño apropiado) así como guantes de látex, para reducir al máximo posibles transferencias de ácaros entre aves (Doña et al. 2019b).

El uso de una lupa binocular es también una opción muy útil para aplicaciones especiales. Esta técnica puede ser recomendable para estudios donde se pretende estudiar las características de los ácaros dependiendo de su posición en la pluma, o si se requiere de un muestreo concreto de ciertos grupos de edad o sexo. Por ejemplo, para identificar especies, los ácaros machos (adultos) son más fáciles de identificar y suelen ser la clase de edad/sexo más escasa. Bajo la lupa, localizar los machos es relativamente sencillo, así como muestrearlos con la ayuda de una aguja de acero, donde los ácaros se adhieren fácilmente solo con tocarlos ligeramente (Fig. 1). Es importante desechar la aguja después de muestrear cada ave o, si no se puede, revisarla minuciosamente bajo la lupa antes de reutilizarla. Dubinin (1951; p.327) recomienda humedecer la aguja con agua para facilitar la adherencia de los ácaros.

Muestreo de piojos

Muestrear piojos de aves es una tarea laboriosa, que incluye técnicas específicas para su captura, identificación y cuantificación. El método a emplear varía dependiendo de si el ave está viva o muerta, del tipo de piojo (por ejemplo, si habita en las alas o el cuerpo) y de los objetivos y necesidades del estudio (ya sea realizar conteos, análisis moleculares o cría en cautividad). Se han desarrollado y evaluado diferentes métodos, entre los que destacan:

Conteos

Este procedimiento requiere del uso de ambas manos: una para sujetar al ave (de espaldas) y otra para manipular las plumas, las cuales pueden moverse con pinzas o soplando. Es importante considerar que los piojos son bastante móviles y que el ave puede moverlos al utilizar las patas (por esto, algunos autores recomiendan inmovilizar las patas del ave con una cinta de velcro). A diferencia de los ácaros, algunos piojos pueden quedarse en la bolsa donde se guardó el ave, o incluso transferirse a las manos del investigador, por lo que se recomienda usar guantes de látex blancos y bolsas de papel de un solo uso para evitar contaminaciones cruzadas y facilitar su localización.

El método más utilizado y recomendado es el conteo estructurado siguiendo una secuencia y tiempos definidos para garantizar consistencia y comparabilidad (Clayton 1991; Clayton y Drown 2001). El examen, que duraría un total de 3 minutos, se realiza en cinco pasos: (1) zonas ventrales de las plumas primarias y secundarias de las alas (1 minuto), (2) zona ventral de las plumas de la cola (30 segundos), (3) región abdominal cercana a la quilla (30 segundos), (4) parte dorsal (30 segundos) y (5) rabadilla (30 segundos).

Existen también métodos más simples, como el propuesto por Hunter y Colwell (1994), que consiste en contar los piojos de una única zona del cuerpo, como la cabeza. Aunque práctico, puede pasar por alto especies que no habitan esa región del ave. Sin embargo, podría ser útil cuando la especie de piojo objetivo se encuentra exclusivamente en un área específica del ave, como en el caso de *Columbicola passerinae*, que se ubica casi exclusivamente en la cabeza de sus hospedadores. En algunos estudios, se han usado aproximaciones categóricas, donde se asignan puntuaciones visuales a distintas regiones del ave (por ejemplo: 1 = bajo; 2 = moderado; 3 = alto; 4 = muy alto). Luego se suman los valores para obtener una estimación semicuantitativa de la abundancia (Booth et al. 1993).

Una consideración generalizada es que los conteos visuales de piojos son más fiables (i.e. ofrecen una medida más cercana a la abundancia total de piojos del ave) en los piojos del cuerpo que en los de las alas (Clayton y Drown 2001). Otro aspecto para tener en cuenta es la muda: en aves que están mudando las estimaciones de abundancias tienden a subestimarse (Moyer et al. 2002a). El tipo y densidad del plumaje también influye en la precisión de los conteos. Por ejemplo, en palomas bravías (*Columba livia*), un examen de 3 minutos permitió contabilizar el 12% del total de piojos recuperados posteriormente. En cambio, en vencejos comunes (*Apus apus*), con un plumaje menos denso y piojos relativamente más grandes, se contabilizó una media del 82% (Walther y Clayton 1997). En el caso del estornino pinto (*Sturnus vulgaris*), la única especie de paseriforme donde se ha evaluado la eficacia de los conteos, estos capturaron el 14% del total de piojos, pero representaron el 68% de la variación entre individuos. Por tanto, puede considerarse un buen método para estimar abundancias (Koop y Clayton 2013). La estacionalidad también influye en la abundancia de piojos: las poblaciones suelen ser más grandes justo antes de la reproducción de las aves (Galloway y Lamb 2021). Sin embargo, factores abióticos como la humedad pueden tener un efecto aún mayor. En zonas áridas, por ejemplo, las poblaciones de piojos tienden a ser más pequeñas y la prevalencia más baja (Moyer et al. 2002b).

También puede considerarse la presencia de los huevos de los piojos como un indicador indirecto de abundancia. Estos suelen encontrarse en zonas del cuerpo que el ave no alcanza con el pico, como en las infracobertoras (Nelson y Murray 1971). No obstante, su uso como *proxy* de la abundancia tiene limitaciones (Lee y Clayton 1995). En algunos casos, se encuentran numerosos huevos eclosionados (aplanados y sin opérculo) sin presencia de piojos vivos, que podrían haber muerto o emigrado hace tiempo (Clayton y Walther 1997).

Una estrategia recomendable que seguir, por tanto, sería realizar pruebas piloto en la especie de ave y piojo de interés, a lo largo de diferentes estaciones. Esto permite familiarizarse con el sistema específico y evaluar la relación entre los conteos visuales y el total de piojos, que puede determinarse utilizando métodos más completos como las cámaras de acetato de etilo (ver abajo).

Colecta

La opción más precisa para coleccionar piojos consiste en examinar manualmente todas las plumas y extraer cada individuo uno a uno. Sin embargo, este método rara vez se usa debido a que resulta extremadamente laborioso. Por ejemplo, en palomas domésticas (*Columba livia*), este proceso puede llevar entre 7 y 10 horas por ave (Clayton y Drown 2001). Por ello, se han desarrollado técnicas más eficientes como las cámaras de fumigación (Fig. 4) y el *dust-ruffling* (espolvoreado con insecticida), que permiten una recolección más rápida y efectiva. Estas son actualmente las metodologías más usadas:

Cámaras de fumigación o anestesia: Consiste en exponer el cuerpo del ave a vapores que maten o anestésien a los piojos (y otros ectosimbiontes del plumaje, como los ácaros) del plumaje (Walther y Clayton 1997; Visnak y Dumbacher 1999). Generalmente, se utilizan recipientes de vidrio o plástico con una tapa modificada en la que la parte central presenta una hendidura (diafragma de goma) que permite sacar la cabeza del ave (Fowler y Cohen 1983). En la base del recipiente se suele colocar papel de filtro en la base para facilitar la recolección de los piojos al finalizar el proceso. Las cámaras de fumigación son pesadas y menos portátiles, pero estables e ideales para aves grandes. Otra opción consiste en usar bolsas de plástico con cierre hermético en lugar de cámaras. Estas son más ligeras, fáciles de transportar y reducen el riesgo de contaminación cruzada entre individuos. Sin embargo, generan más residuos y requieren que el ave sea sostenida manualmente durante todo el proceso (abrazando la bolsa para asegurar que un cierre lo más hermético posible). El uso de bolsas opacas blancas facilita la localización de los piojos.

Un aspecto importante a considerar en la recolección mediante fumigación es el agente químico utilizado. Los compuestos más usados son el acetato de etilo, cloroformo, dióxido de carbono y, en mucha menor medida, el éter (Visnak y Dumbacher 1999). El dióxido de carbono es el más rápido en actuar (2 min aprox.) y no mata a los piojos, pero necesita de cámaras de fumigación bien selladas (no se pueden usar bolsas) y botellas de CO₂ (Clayton y Walther 1997; Visnak y Dumbacher 1999). El cloroformo es el segundo más rápido, pero la inhalación de los vapores es tóxica tanto para el investigador como para el ave, por lo que no es recomendable (Fowler 1984; Visnak y Dumbacher 1999). Por último, el acetato de etilo, aunque su acción es algo más lenta (5 min aprox.) y menos efectiva (33% del total de piojos colectados vs. 76% usando cloroformo; Visnak y Dumbacher 1999), es seguro para el investigador y ave y es, por tanto, la opción más usada, aunque es más inflamable que el cloroformo (Visnak y Dumbacher 1999). La forma más común de usarlos, excepto para el CO₂, consiste en impregnar una pequeña bola de algodón con el agente químico líquido que se deposita inmediatamente en la cámara o bolsa (Fig. 4).

Un problema frecuente con las cámaras de fumigación es que la cabeza del ave no queda expuesta a los vapores del agente químico, por lo que los piojos de esta región suelen no recolectarse. Para solucionarlo, se recomienda aplicar primero un agente químico en aerosol (como Tetrametrina-butóxido de piperonilo) sobre la cabeza del ave. Después, al terminar la exposición en la cámara, se debe realizar un *ruffle* (sacudida o peinado controlado del plumaje) sobre la cámara o bolsa para recoger también los piojos de la cabeza (se recomienda extender este suave peinado de las plumas a toda el ave para recoger así también piojos que pudieran haber quedado atrapados en otras zonas).

Dust-ruffling: En esta técnica se aplica polvo insecticida (generalmente una piretrina junto con butóxido de piperonilo) sobre el plumaje del ave durante unos 3-5 min. Después, se puede dejar al ave descansar en una bolsa durante un periodo (p.ej., 10 min; Poiani et al. 2000), o pasar directamente (porque el insecticida suele actuar rápido) a sacudir suavemente las plumas y desalojar los piojos (durante una o varias rondas) sobre una superficie colectora (generalmente una bandeja grande con un fondo de papel o una bolsa) (Walther y Clayton 1997). También puede usarse un aerosol insecticida en lugar del polvo, lo cual puede llegar a ser incluso más efectivo, aunque se debe tener precaución para no mojar el plumaje del ave (Clayton y Walther 1997).

El *dust-ruffling* es una técnica sencilla y efectiva, con un 25% más de piojos recolectados comparado con las cámaras de fumigación, pero también presenta algunas limitaciones. Una de ellas es que la mezcla de polvo insecticida y piojos puede dificultar la colección de los especímenes. Otra es que esta técnica requiere de al menos dos personas: una que sujete el ave y otra que aplique el polvo y recolecte los piojos. Por último, factores ambientales como el viento pueden dificultar la aplicación del polvo y la recolección. Por ejemplo, el viento suele desplazar a los piojos fácilmente de las bandejas, aunque esto se puede minimizar usando bolsas en lugar de bandejas. Independientemente del método elegido, al igual que con los conteos, siempre es recomendable realizar pruebas piloto para ajustar la técnica a la especie de ave y piojo de interés.



Figura 4. Cámara de fumigación (bolsa) utilizada para colecta de piojos. Obsérvese la bola de algodón impregnada de acetato de etilo. El ave se mantiene así durante aproximadamente 5 minutos. Crédito: Stephany Virrueta Herrera, School of Environmental Sustainability, Loyola University Chicago.

Figure 4. Fumigation chamber (bag) used for louse collection. Note the cotton ball soaked in ethyl acetate. The bird remains in this position for approximately 5 minutes. Credit: Stephany Virrueta Herrera, School of Environmental Sustainability, Loyola University Chicago.

Aproximaciones moleculares

Ácaros

Preservación y extracción de ADN

Los ácaros de las plumas generalmente se preservan en etanol absoluto, aunque el etanol al 96% también ha demostrado ser efectivo para muestras recientes (Doña et al. 2019b). La conservación a temperaturas de -80°C no se ha probado con relación a la cantidad y calidad del ADN. Las extracciones de ADN se han realizado a menudo agrupando varios individuos (*pooling*) para maximizar la cantidad de ADN extraído (Vízcaíno et al. 2018; Matthews et al. 2023a), aunque algunos trabajos de *DNA barcoding* y genética de poblaciones que utilizaron secuenciación Sanger han usado como material de partida ácaros individuales (Dabert et al. 2008; Fernández-González 2013; Doña et al. 2015b; Fernández-González et al. 2018). A pesar de esto, es frecuente que las muestras no lleguen al nivel mínimo recomendable para secuenciación masiva con Illumina (Doña et al. 2019b). Es posible

secuenciar por debajo de este umbral recomendado, pero los efectos del *misstaging* (secuencias de unas muestras, generalmente muy abundantes, que aparecen en otras con un menor número de secuencias) se maximizan en estos casos (Vízcaíno et al. 2018). Hasta la fecha, solo se conoce un caso de extracción de ADN de un solo ácaro en un trabajo con el objetivo de generar un borrador de genoma nuclear, que tuvo que complementarse con datos genómicos de muestras de varios individuos (Matthews et al. 2023b). Hasta el momento, ningún proyecto ha usado secuenciación de lecturas largas.

DNA barcoding

El *DNA barcoding* se ha consolidado como una herramienta indispensable para documentar la biodiversidad de ácaros en las plumas de las aves. Doña et al. (2015a) evaluaron la efectividad de la identificación basada en el *standard barcode* (un fragmento de unos 650 pb del gen mitocondrial COI), encontrando que, en la mayoría de los casos, rondaba el 100%. En ese mismo trabajo, se encontró que el umbral de diferenciación de 3.4% era el valor óptimo y que, el cálculo de este, aunque sensible al número de especies del estudio, era estable a partir de un número bajo de especies (i.e., no se encontraron cambios significativos en el valor del umbral a partir de un número mayor de 10 especies).

Las publicaciones taxonómicas de descripción de nuevas especies continúan siendo el área con mayor actividad dentro del campo y la adición de la secuencia *barcode* en las descripciones es una práctica común desde hace tiempo (Dabert et al. 2008; Mironov et al. 2015; Constantinescu et al. 2018; Hernandez et al. 2018; Mironov et al. 2019; Han et al. 2021). Además, los datos de *DNA barcoding* se han usado en estudios de genética de la especiación y de poblaciones (Dabert et al. 2015; Doña et al. 2015b; Fernández-González et al. 2018). La mayoría de los trabajos de *DNA barcoding* en ácaros de las plumas han usado secuenciación Sanger, con primers específicos desarrollados por Jacek Dabert y colaboradores (Dabert et al. 2008), diseñados para amplificar regiones del gen COI de estos ácaros (con eficacia variable; Vízcaíno et al. 2018). Estos primers siguen siendo los más usados en la actualidad debido a su buen rendimiento. La secuenciación Sanger es más económica y probablemente sigue siendo la mejor opción para estudios con un número bajo de individuos, en los que no se pueda aprovechar al máximo el multiplexado (i.e., < 300 muestras) que permite secuenciar múltiples muestras simultáneamente en un carril (*lane*) de secuenciadores de *Illumina*.

DNA metabarcoding

El *DNA metabarcoding* usa secuenciación masiva para amplificar simultáneamente todas las secuencias del gen COI presente en una muestra de ácaros de las plumas (Doña et al. 2019b). Generalmente esta técnica se ha usado a nivel de individuo de ave, es decir, se realiza una extracción de ADN a partir de todos los ácaros recolectados de un solo individuo de ave. En estos casos, el *DNA metabarcoding* permite obtener todas las secuencias de COI (haplotipos) de los ácaros presentes en la muestra.

Uno de los principales usos de esta técnica ha sido el estudio de los ácaros “divagantes” o *stragglers*, es decir, individuos de especies de ácaros que aparecen en hospedadores inusuales. Estos registros proporcionan información muy útil sobre las dinámicas de dispersión y evolución de estos ectosimbiontes (Doña et al. 2019b). Asimismo, el *DNA metabarcoding* se ha usado para estudiar los patrones de diferenciación y estructura genética de especies que habitan múltiples hospedadores (p.ej., ácaros de las lavanderas del género *Motacilla*; Doña et al. 2019c). También se ha utilizado para investigar la dieta de los ácaros de las plumas, permitiendo la amplificación de marcadores bacterianos, de hongos y de algas, además del COI. Esto ha facilitado la identificación simultánea del ácaro y de los microorganismos presentes, descartando, por el momento, la presencia de material genético del ave hospedadora en los ácaros (Doña et al. 2019a; Matthews et al. 2024).

Para abordar el problema del *mistagging* (ver sección “Preservación y extracción de ADN”), se desarrolló un filtro bioinformático que elimina los eventos de *mistagging* (Vízcaíno et al. 2018). Este filtro identifica los haplotipos “donadores” y elimina las secuencias correspondientes a estos haplotipos en muestras erróneas. Estudios experimentales con muestras compuestas por individuos de diferentes especies (*mock communities*) han demostrado que el *DNA metabarcoding* tiene un poder semi-cuantitativo, permitiendo obtener información sobre la abundancia relativa de las especies en una muestra. Cuando se conoce el número total de ácaros por muestra analizada, también se puede estimar el número de individuos por especie de ácaro (Díaz-Real et al. 2015; Vízcaíno et al. 2018).

Filogenética y Filogenómica

Los estudios filogenéticos tradicionales de ácaros de las plumas han utilizado marcadores individuales o la concatenación de unos pocos marcadores para resolver relaciones evolutivas de las principales familias y super familias y algunos géneros con interés taxonómico (Klimov y O'Connor 2008; Dabert et al. 2010; Knowles y Klimov 2011). Sin embargo, aún queda mucho por hacer y hay una notable ausencia de estudios filogenómicos (usando paneles de miles de marcadores o genomas completos) y las pocas excepciones provienen de trabajos que han utilizado genomas mitocondriales completos (Doña et al. 2017; Matthews et al. 2023c). A pesar de los estudios recientes sobre patrones de codivergencia (Dabert 2005; Doña et al. 2017; Klimov et al. 2017; Matthews et al. 2018, 2023c), este sigue siendo un campo con amplio potencial para investigaciones tanto micro como macroevolutiva, particularmente a través de la integración de datos genómicos.

Genómica

Los estudios genómicos (o que usen datos genómicos) en ácaros de plumas son aún escasos (Doña et al. 2017; Matthews et al. 2023c, d). A nivel de genomas nucleares, actualmente, solo existe un borrador de genoma completo (Matthews et al. 2023b) y ninguno a nivel cromosómico. Además, la secuenciación de lecturas largas no se ha aplicado en este grupo. A nivel mitocondrial, se han publicado únicamente dos genomas mitocondriales completos (Han y Min 2017; Esteban et al. 2018). En general, los

estudios genómicos en estos organismos presentan amplias oportunidades de desarrollo y los datos que se generen podrían ser fundamentales no solo para entender su biología, sino también para estudiar sus microbiomas y endosimbiontes, campos que actualmente están poco explorados.

Piojos

Los métodos moleculares han sido herramientas clave en estudios recientes sobre los piojos de las aves. Se han empleado ampliamente para tareas como la identificación de especies, análisis filogenéticos, cofilogenéticos, genética de poblaciones, conservación y estudio de endosimbiontes. Un paso fundamental y muy importante en todas las aproximaciones basadas en ADN es la preservación y extracción del material genético, puesto que su calidad es crucial para cualquier análisis posterior, especialmente desde la llegada de las tecnologías de secuenciación masiva.

Preservación y extracción de ADN

Los piojos recolectados suelen preservarse en etanol absoluto para evitar la degradación del ADN. Sin embargo, estudios recientes ([Sweet et al. 2023](#)) han evaluado diferentes condiciones de almacenamiento y determinado que la mejor estrategia para preservar ADN de alta calidad consiste en almacenar los especímenes en etanol absoluto a -80°C. Esta condición es especialmente importante cuando el objetivo es la extracción de ADN de alta masa molecular (HMW), necesario para secuenciación de regiones genómicas amplias, como en el caso de secuenciación de lecturas largas.

La extracción de ADN puede realizarse a partir de individuos aislados o *pools* de ejemplares (p.ej., [Baldwin-Brown et al. 2021](#)), dependiendo del objetivo del estudio. Sin embargo, actualmente lo más común y recomendable es trabajar con piojos individuales. El primer paso consiste en la evaporación del etanol, idealmente bajo una campana extractora para minimizar la exposición a vapores, evitar su acumulación en el laboratorio y reducir el riesgo de contaminación cruzada, incluyendo la de microorganismos. Antes de continuar con el siguiente procedimiento (que generalmente comprende la destrucción de los especímenes), se suele tomar una o varias fotografías del mismo bajo una lupa binocular para documentar los caracteres morfológicos del espécimen (algo particularmente útil en casos donde podría tratarse de una especie no descrita). Una vez evaporado el alcohol y fotografiada la muestra, el piojo se tritura con un pistilo de plástico desechable. Por último, la extracción de ADN se realiza utilizando kits de extracción de ADN de alta calidad, como el MagAttract HMW (Qiagen). La extracción de ARN para estudios de RNA-Seq y ensamblaje de transcriptomas solo se ha utilizado en una ocasión en piojos de aves ([Johnson et al. 2018](#)). En ese estudio, los especímenes fueron preservados en RNAlater y almacenados a +4°C o -80°C antes de la extracción.

A continuación, se destacan las aproximaciones más utilizadas en ecología molecular para el estudio de estos organismos:

DNA barcoding y metabarcoding

A diferencia de otros grupos de simbioses, el *DNA barcoding* ha sido poco empleado en piojos de aves ([Whiteman et al. 2004](#); [Lee et al. 2022](#)). Sin embargo, existen numerosos datos de marcadores moleculares como COI y EF-1α en GenBank, generados en el contexto de estudios filogenéticos que usaban secuenciación Sanger (p.ej., [Escalante et al. 2016](#); [Catanach et al. 2019](#)). Estos datos han sido (y siguen siendo) fundamentales para la identificación y clasificación de especies, aunque hasta el momento no han sido aplicados sistemáticamente en estudios de *DNA barcoding* a gran escala.

El *DNA metabarcoding* no se ha usado en estudios de piojos de aves hasta la fecha, pero tiene un gran potencial para estudios de diversidad y composición de comunidades, así como para la detección de *stragglers* (piojos que se encuentran en un hospedador no habitual; [Whiteman et al. 2004](#); [Rivera-Parra et al. 2017](#)). Su uso permitiría la detección simultánea de múltiples especies a partir de muestras mixtas, aunque presenta desafíos metodológicos, como los sesgos de amplificación y la necesidad de contar con bases de datos de referencia bien curadas, lo cual puede ser un problema en regiones con comunidades de piojos poco estudiadas.

Filogenética y análisis de delimitación de especies

Los enfoques filogenéticos han destacado especialmente entre las herramientas usadas en el estudio evolutivo de los piojos de aves. Numerosas filogenias basadas en marcadores individuales obtenidos mediante secuenciación Sanger han permitido resolver aspectos evolutivos centrales en este grupo, e incluso extensibles a otros organismos (p.ej., regla de Harrison; [Johnson et al. 2007](#)). Los análisis cofilogenéticos, que comparan de las filogenias de hospedadores y parásitos, han sido usados ampliamente, consolidando a los piojos como un sistema de referencia para este tipo de estudios ([Johnson y Clayton 2004](#)). Desde la llegada de tecnologías de secuenciación masiva, la estrategia más común en los estudios filogenómicos consiste en la generación de paneles (matrices) de genes ortólogos de copia simple mediante el software aTRAM, desarrollado por investigadores expertos en filogenética de piojos ([Johnson et al. 2013](#); [Allen et al. 2015, 2017, 2018](#)). Estos paneles suelen incluir entre 1000 y 2400 loci, aunque mejoras recientes en la eficiencia de aTRAM han permitido el uso de todos los loci de un genoma (~500 000 loci; [Grant et al. 2024](#)). Este enfoque requiere datos de secuenciación de Illumina de librerías *shotgun* de todo el genoma, idealmente con una cobertura de 30X. Gracias a esta estrategia de análisis, en la actualidad se dispone de filogenias muy robustas y la mayoría de los aspectos sistemáticos de alto nivel están bien resueltos. Sin embargo, persisten desafíos a nivel de género (que se crearon, generalmente, uniendo a grupos morfológicamente similares) y donde la diversidad críptica es aún alta ([Johnson 2022](#)). Los paneles de genes ortólogos ensamblados con aTRAM también son muy útiles para realizar análisis de delimitación de especies ([Sweet et al. 2018](#); [Sweet y Johnson 2018](#)). Asimismo, aTRAM se usa con frecuencia para ensamblar genes mitocondriales (COI, generalmente) que posteriormente se usan para análisis de delimitación de especies (p. ej., [Johnson et al. 2021](#); [Doña y Johnson 2023](#); [Sweet et al. 2025](#)). Una ventaja de usar el gen mitocondrial COI es que también permite validar

la identidad de la muestra mediante comparación con secuencias de GenBank. Asimismo, permite aplicar umbrales de diferenciación (distancias genéticas) que están mejor estudiados en estos marcadores (p. ej., 5% COI para diferenciar especies de un mismo género; [Johnson et al. 2021](#)).

Genomas completos (y usos derivados)

El principal problema para la generación de genomas completos de piojos de aves ha sido la baja cantidad y calidad del ADN disponible a partir de extracciones individuales ([Johnson 2022](#)). Un piojo suele proporcionar entre 10 y 100 ng de ADN, lo que dificulta la construcción de librerías/genotecas para secuenciación, especialmente para tecnologías de fragmentos largos (p.ej., *Oxford Nanopore* o *PacBio*).

El primer genoma completo ensamblado fue, por tanto, de una especie de piojo que podía criarse fácilmente en cautividad. En particular, se trató del piojo humano (*Pediculus humanus*), cuyo genoma fue secuenciado mediante tecnología Sanger ([Kirkness et al. 2010](#)). Además de la facilidad de la cría en cautividad para obtener un *pool* de 100 individuos relativamente homocigotos para realizar la extracción de ADN, su pequeño tamaño genómico (~110 Mbp) hizo que su secuenciación fuera viable con una estrategia de librerías *shotgun* y secuenciación Sanger.

El primer genoma completo de una especie de piojo de las aves, *Columbicola columbae* (piojo de *Columba livia*), se publicó en 2021. Este se ensambló usando una combinación de secuenciación *Oxford Nanopore*, *Illumina* y *Hi-C*, a partir de un *pool* de individuos (100 para *Illumina*, 1000 para *Oxford Nanopore*, [Baldwin-Brown et al. 2021](#)). Con esta estrategia se logró una mejor resolución del ensamblaje a pesar del mayor tamaño del genoma (~208 Mbp).

El segundo genoma completo de piojo aviar secuenciado es el de *Brueelia nebulosa* (parásito de *Sturnus vulgaris*). Es el último hasta la fecha y tercer genoma de piojos en general. Notablemente, se consiguió a partir de la extracción de ADN de un solo individuo, eliminando la necesidad de grandes cantidades de especímenes relativamente homocigotos ([Sweet et al. 2023](#)). Las mejoras en la preservación (individuos almacenados en etanol absoluto a -80°C) y en los protocolos de extracción de ADN (mediante kits para la obtención de ADN de alto peso molecular), ahora el standard en el área, posibilitaron la generación de ensamblajes de alta calidad combinando secuenciación *PacBio* y *Illumina* (TELL-Seq).

La generación de librerías para la secuenciación de genomas completos posibilita la reutilización de las lecturas obtenidas para otros usos. En particular, las lecturas de ADN de una misma muestra (pero que no eran del genoma nuclear de los piojos) se han reutilizado principalmente para estudios genómicos de endosimbiontes de piojos (principalmente, para estudiar las dinámicas de coespeciación y reemplazo a escala evolutiva), así como para investigar los patrones de evolución del número de cromosomas mitocondriales de los piojos. En el caso de los endosimbiontes, el uso de protocolos de análisis de *genome-resolved metagenomics* permite ensamblar el genoma de todos los microorganismos presentes en una muestra ([Doña et al. 2021](#)). Esta aproximación tiene la ventaja de no requerir un genoma de referencia. Sin embargo, para estudios más dirigidos, centrados en obtener el genoma completo de un endosimbionte de una especie o género en particular, existen otras técnicas basadas en ensamblajes de referencia, como minYS ([Guyomar et al. 2020](#)). La combinación de estas metodologías ha hecho viable, en la actualidad, la obtención de genomas completos de numerosos linajes de endosimbiontes piojos ([Soto-Patiño et al. 2025](#)). Debido a la mayor abundancia de lecturas mitocondriales vs. nucleares en las muestras de ADN, el ensamblaje de los distintos cromosomas mitocondriales de piojos suele realizarse con librerías bioinformáticamente reducidas (en las que se seleccionan al azar un número reducido de lecturas). Para el ensamblaje, se utilizan herramientas que incluyan un ensamblador metagenómico (como *MetaSPAdes*), lo que permite recuperar los distintos cromosomas (en los casos donde haya más de un cromosoma mitocondrial). Los cromosomas ensamblados se someten posteriormente a un proceso de verificación en el que se descartan aquellos con picos anómalos de cobertura y que no se puedan circularizar ([Sweet et al. 2020](#); [Najer et al. 2024](#)).

Experimentación

Ácaros

Según la naturaleza de la aproximación experimental, los estudios sobre los ácaros de las plumas y su interacción con las aves pueden clasificarse en cuatro grandes categorías:

Manipulación de las condiciones ambientales

Las condiciones ambientales son fundamentales para los ácaros de las plumas puesto que no solo son ectosimbiontes, sino que además muchos viven en las plumas de vuelo y, por lo tanto, su contacto con condiciones ambientales como la luz, la temperatura o la humedad del aire les afectan directamente. Varios estudios experimentales han tratado de entender cómo los ácaros responden a estas condiciones ambientales.

[Dubinin \(1951; p.171\)](#) hizo un experimento con ocho estorninos pintos en jaulas pequeñas. Los mantuvo a 22°C y después entre 15 y 155 min en una cámara frigorífica a 6-10°C. Cada individuo solo estuvo en una condición experimental (sin grupos controles). Se observó que los ácaros (*Trouessartia rosterii* y *Pteronyssus truncatus*) pasaron de estar mayoritariamente en la zona central de las plumas de vuelo y las plumas cobertoras del ala a estar en la zona basal de las plumas. También hizo el experimento con unas pocas aves más con el procedimiento inverso (pasando de frío a calor) y observó que el proceso de retorno a las zonas más expuestas de las plumas era más lento que el de huida del frío.

Wiles et al. (2000) hicieron un experimento parecido con herrerillos comunes (*Cyanistes caeruleus*) donde estudiaron la distribución de los ácaros en las plumas de vuelo del ala en 14 aves recién capturadas a una temperatura exterior de 9–11°C. Después, las aves fueron mantenidas a 20°C durante 20 min en el interior de la casa. En ese corto periodo, los ácaros pasaron de estar en las plumas terciarias y secundarias internas a estar distribuidos uniformemente por todas las plumas del ala.

Pap et al. (2010) evaluaron los efectos del fotoperiodo en gorriones comunes (*Passer domesticus*) en cautividad. Compararon un grupo control bajo el fotoperiodo natural (12 horas luz:12 horas oscuridad, 12L:12O) con un grupo experimental expuesto a 18L:6O. Observaron que los conteos de ácaros del grupo experimental disminuían más que los del grupo control, apoyando la hipótesis de que los ácaros son fotofóbicos y que esto puede afectar los conteos realizados en las alas.

Manipulación de la morfología de las aves

Otros estudios experimentales manipulan directamente algún aspecto de la morfología de las aves para entender distintos aspectos de la ecología de la interacción entre las aves y los ácaros de las plumas, tales como la muda de las aves o el acicalamiento por parte del ave.

Los ácaros de las plumas evitan estar en las plumas que van a ser mudadas (Dubinin 1951; Jovani y Serrano 2001; Jovani et al. 2006). Dubinin (1951; p.236) describe un experimento con un solo individuo de corneja cenicienta (*Corvus corone cornix*) al que hizo una incisión en la base de una pluma de vuelo que tenía muchos ácaros (*Gabucinia delibata*), le ató una cuerda a la pata y le hizo volar durante 24 horas. Al cabo de ese tiempo los ácaros habían desaparecido de esa pluma.

Pap et al. (2006) hicieron un experimento más riguroso para intentar entender cómo percibían los ácaros que una pluma iba a ser mudada. El experimento consistía en un grupo control y dos experimentales. En el primer grupo experimental practicaron una incisión en la base de una pluma. Esto se hizo para testar la hipótesis de Dubinin (1951) que sostenía que los ácaros percibían la vibración de la pluma antes de la muda; con la incisión en la pluma se pretendía simular la vibración que experimenta una pluma cuando empieza el proceso que termina con su caída. El segundo tratamiento consistía en arrancar una pluma para testar la hipótesis de Jovani y Serrano (2001) que mantenía que los ácaros perciben el incremento de turbulencias creado por la caída de la pluma de al lado de la que están los ácaros. Al cabo de unos días recuperaron las aves para ver cómo había cambiado la distribución de los ácaros. Encontraron que los dos tratamientos hacían escapar a los ácaros. Un revisor de este artículo nos sugiere que sigue quedando la duda de la relevancia relativa entre los dos mecanismos, o de si distintos mecanismos actúan en distintos escenarios. Por ejemplo, se podría estudiar si en el caso de una muda parcial sin un orden de muda fijo se usan distintos mecanismos que los usados en una muda completa, o ver si en el caso de una caída accidental de una pluma también pueden escapar los ácaros, o estudiar el caso del papamoscas gris (*Muscicapa striata*) que presenta una secuencia de muda completa inversa a la del resto de passeriformes.

Waller et al. (2024) hicieron un experimento con garcillas bueyeras (*Bubulcus ibis*) en cautividad en el que eliminaron las uñas pectinadas que tiene esta especie (y otras ardeidas) en el dedo central de la pata, que se creen son usadas para acicalarse la cabeza y la nuca. Encontraron que las aves eliminaron igualmente los piojos de las plumas, sugiriendo que estas estructuras no son esenciales para el control de los piojos al menos en condiciones de cautividad con tiempo suficiente para el autoacicalamiento. Además, el tratamiento no afectó a la abundancia de ácaros de las plumas.

Manipulación del número de ácaros en las aves

Los experimentos que manipulan el número de ácaros en aves silvestres tienen un gran potencial para entender aspectos que afectan tanto a las aves (como su coloración), como los ácaros (su transmisión entre aves), como a la naturaleza de la interacción entre aves y ácaros de las plumas.

Figuerola et al. (2003) aplicaron el insecticida Drione de Bayer (piretrinas incluyendo las cinerinas 1% del peso, butóxido de piperonilo 10%) a serines verdecillos (*Serinus serinus*) durante la muda, dejando un grupo control sin insecticida. Posteriormente, midieron la coloración del plumaje al recapturarlos cuando ya habían completado la muda. Encontraron que las aves fumigadas desarrollaban un plumaje más brillante.

Doña et al. (2017) estudiaron la transmisión de ácaros entre progenitores y pollos en nidos de papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) aplicando un acaricida comercial. Vieron que solo los pollos de los padres control (es decir, a los que no se había fumigado) tenían ácaros, confirmando así la transmisión vertical entre progenitores y descendencia.

Pap et al. (2005) hicieron un experimento con golondrinas comunes (*Hirundo rustica*) donde la mitad de los individuos eran tratados con insecticida (permetrina 0.17% y bioresmetrina 0.07%; Insecticide 2000, Waldner GmbH, Vienna, Austria) y la otra mitad con agua. Al año siguiente recapturaron los mismos individuos para estudiar su morfología, éxito reproductor y supervivencia. Observaron que el tratamiento (que previamente se había demostrado que disminuía las poblaciones de ácaros de las plumas) no tuvo efecto sobre estas variables estudiadas, sugiriendo una posible relación de comensalismo entre aves y ácaros.

Matthews et al. (comunicación personal; artículo en evaluación) realizaron un experimento para estudiar la naturaleza de la relación entre los ácaros y dos especies de reinitas: la reinita cerúlea (*Setophaga cerulea*; hospedadora del ácaro *Amerodectes ischyros*) y la reinita cabecidorada (*Protonotaria citrea*; hospedadora de *A. protonotaria*). Usando una torunda de algodón y las uñas eliminaron todos los ácaros y huevos encontrados en todas las plumas de vuelo. Un aspecto interesante de este trabajo es que justifican esta aproximación "sin el uso de alcohol ni otros químicos" con el fin de no afectar a otros simbioses de la pterofera, o ecosistema de las plumas de las aves (piojos, bacterias, hongos) (Labrador et al. 2021), logrando así obtener un grupo experimental donde únicamente se eliminaron los ácaros.

Experimentación con ácaros fuera de las aves

Otra manera para experimentar con ácaros plumícolas es hacerlo inmediatamente después de extraerlos de las aves para soslayar el reto de mantenerlos vivos durante largos periodos de tiempo fuera del ave. Con esta metodología se han podido estudiar aspectos fundamentales para la biología de los ácaros, tales como la captación de agua a través de la humedad ambiental o la fotofobia. Gaede y Knülle (1987) estudiaron el mecanismo de captación de agua de la humedad del aire en *Proctophyllodes truncatus* de gorriones comunes. Para ello, usaron ácaros recién extraídos de aves y crearon condiciones de baja humedad ambiental (con gel de sílice y cloruro de magnesio anhidro) y midieron su masa con una precisión de 0.1 microgramos. Encontraron que a humedades del 55% o menores, los ácaros perdían peso rápidamente, es decir, se deshidrataban. Además, cuando un ácaro deshidratado se exponía a alta humedad relativa, ganaba peso en cuestión de una hora y su cuerpo pasaba de verse comprimido dorsoventralmente a pasar a tener un aspecto más voluminoso ("normal").

Una estrategia similar fue utilizada por Mestre et al. (2011): arrancaron la misma pluma de ambas alas de 29 carricerines reales (*Acrocephalus melanopogon*) con *Trouessartia bifurcata*. Una pluma se expuso a la luz solar y la otra permaneció a la sombra. Observaron que los ácaros huían de la exposición solar, confirmando su fotofobia.

En esta misma línea, Dubinin (1951; p.192) filtró la luz con diferentes cristales para conseguir "luz fría", concluyendo que la luz (y no el calor), provocaba la huida de los ácaros, lo que sugiere que estos utilizan la luz como señal para evitar ambientes potencialmente perjudiciales como zonas de la pluma más expuestas.

Mantener ácaros vivos y en buen estado fuera de sus aves hospedadores por más de unas pocas horas o minutos sigue siendo un desafío. Dubinin (1951; p.224) intentó mantener ácaros de las plumas en cautividad, logrando una supervivencia máxima de 25-40 días, incluso con plumas renovadas cada 3-5 días tomadas de sus especies hospedadoras de aves recién sacrificadas, manteniendo temperaturas entre 25-30°C y renovando el aire de los viales donde tenía los ácaros tres veces al día. A temperaturas de 12-18°C, los ácaros no sobrevivían más de 3-10 días.

Gaede y Knülle (1987) también encontraron que incluso los ácaros mantenidos en condiciones de alta humedad relativa (pero sin comida), empezaban a perder peso de manera significativa (ca. 5%) a partir de las cuatro horas de haber sido extraídos del ave. Por otro lado, Labrador et al. (2022) mostraron otro aspecto que puede estar relacionado con la dificultad de mantener ácaros vivos durante días. Se capturaron dos individuos de mirlo común (*Turdus merula*) y uno de curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) y se les tomaron muestras de ácaros tanto al anochecer como al amanecer siguiente. Observaron que la gran mayoría de los ácaros tenían el ventrículo vacío de comida al anochecer, pero que la gran mayoría lo tenían lleno al amanecer, indicando que la alimentación ocurre predominantemente de noche. Además, tanto al anochecer como al amanecer, los ácaros tenían un bolo alimenticio y un pellet fecal (el alimento del ventrículo se encapsula, pasando a bolo alimenticio y luego a pellet fecal antes de ser excretado). Esto refuerza la idea de que los ácaros necesitan comer cada noche, lo que podría explicar al menos parte de la dificultad en mantener a los ácaros con vida durante largo tiempo. Esto también sugiere la importancia de mantener a los ácaros en condiciones naturales de luz/oscuridad.

Posiblemente el experimento más exhaustivo hecho hasta la fecha sobre la vida de los ácaros fuera del ave es el estudio de Matthews et al. (2022). Estudiaron en cautividad (placas Petri) 1085 ácaros de la especie *Amerodectes ischyros* y 1138 de *A. protonotaria*. La temperatura y humedad se mantuvieron relativamente constantes alrededor de 21°C y 51%, respectivamente. Las paredes de la placa fueron forradas con Fluon® diluido en agua, una sustancia (fluoropolímero) que una vez seca hace que los insectos resbalen y no puedan escapar. Los ácaros se colectaron junto con la pluma en la que vivían en el ave. Se retiraron todos los ácaros muertos y los huevos, de tal manera que no pudieran nacer nuevos ácaros. Cada día anotaban cuántos ácaros mostraban signos de estar vivos y cuántos se encontraban fuera de la pluma. Aunque hubo diferencias estadísticamente significativas en estos dos parámetros que los autores relacionan con el carácter más o menos especialista de las dos especies, los resultados fueron muy parecidos en las dos especies: los ácaros vivieron de media unos 11 días con un máximo de 17 días, y solo un 2% de los ácaros abandonó la pluma.

Piojos

La mayoría de los estudios experimentales sobre la ecología, comportamiento y evolución de los piojos de las plumas de las aves se han realizado en poblaciones mantenidas en palomas domésticas en condiciones de cautividad. Casi todos estos trabajos han sido llevados a cabo por el grupo de investigación Clayton-Bush de la Universidad de Utah (Estados Unidos). El procedimiento experimental más común consiste primero en exponer de manera prolongada a las aves a condiciones de baja humedad ambiental para deshidratar y así eliminar todos los piojos existentes en el hospedador. Posteriormente, a las aves sin piojos se le añaden, de manera controlada, nuevos piojos de la especie objetivo obtenidos de otros hospedadores usando anestesia (CO₂). La efectividad de esta aproximación experimental se ha consolidado hasta tal punto que de ella han surgido aplicaciones prácticas relevantes. Por ejemplo, Bush et al. (2011) desarrollaron el dispositivo médico *LouseBuster*, basado en el uso de aire caliente controlado para deshidratar y eliminar eficazmente los piojos y sus huevos en humanos sin necesidad de usar insecticidas químicos. La mayoría de los trabajos experimentales sobre piojos de las aves se enmarcan en las siguientes cuatro categorías:

Defensas del hospedador contra los piojos

La capacidad de las aves para controlar las poblaciones de piojos mediante comportamientos específicos como el acicalamiento con el pico (*preening*) y el rascado con las patas (*scratching*) ha sido un tema central y pionero en los estudios experimentales de piojos de aves.

Los primeros estudios (Clayton 1989, 1990, 1991) estaban inspirados en observaciones de campo que mostraban que aves con picos y/o patas con alguna deformidad presentaban poblaciones de piojos mucho más abundantes de lo normal. Inspirado por estos hallazgos, Clayton diseñó experimentos que modificaban de forma controlada la capacidad de acicalamiento de las aves con el pico. En particular, Clayton (1989, 1990) usó unos separadores (“bits”) que impedían el cierre completo del pico de las palomas. Estos bits son pequeños anillos en forma de “C” (similares a los empleados en avicultura para evitar que las aves se piquen entre sí), que se insertan entre las mandíbulas del ave y se fijan ligeramente en las narinas para evitar que se caigan. Las aves que portaban los bits y no podían acicalarse presentaron un incremento significativo en la abundancia de piojos. Este método permitió descubrir el proceso de selección recíproca (coevolución en sentido estricto) entre piojos y hospedadores: los piojos ejercen una presión selectiva sobre las aves, favoreciendo a aquellas con mejores capacidades de acicalamiento y picos sin deformidades, mientras que las aves seleccionan piojos más pequeños, que pueden escapar con mayor facilidad al acicalamiento (Clayton et al. 1999).

Posteriormente, Clayton et al. (2005) ampliaron estos hallazgos al demostrar que el saliente de la parte superior del pico desempeña un papel esencial en la eficacia del acicalamiento. Al alterar experimentalmente esta estructura, observaron incrementos significativos en la abundancia de piojos. Con el objetivo de explorar más a fondo esta defensa, Villa et al. (2016) evaluaron la hipótesis de que el acicalamiento podría funcionar de manera similar a una memoria inmunológica. Usaron un diseño experimental en el que colonizaban aves (sin exposición previa) con piojos durante tres meses y después dejaban un periodo prolongado sin piojos. Finalmente, realizaban una segunda exposición. Compararon así la eficacia del acicalamiento entre aves con experiencia previa y aves que nunca habían tenido exposición. Los resultados mostraron que, aunque el comportamiento de acicalarse se induce con la presencia de piojos, la experiencia previa con piojos no mejoraba la eficacia. Recientemente Bush y Clayton (2023) investigaron si las aves podían llegar eliminar por completo sus piojos mediante el acicalamiento, es decir, si este comportamiento también influía en la prevalencia (y no solo en la abundancia, como se había visto hasta el momento). Compararon aves a las que se les impidió el acicalamiento (“bits”) con aves que podían acicalarse con normalidad, durante aproximadamente 42 semanas. Observaron que las aves con el acicalamiento bloqueado mantuvieron prevalencias altas durante todo el experimento, mientras que algunas con acicalamiento normal lograron eliminar por completo sus piojos. Esto demostró que el acicalamiento puede influir en la prevalencia y no solo controlar la abundancia de piojos. Sin embargo, los autores advierten que en condiciones naturales esta eficacia podría ser menor, debido a la posibilidad de recibir piojos por transmisión horizontal.

Además del acicalamiento con el pico, diversos estudios experimentales han abordado cómo el rascado con las patas (*scratching*) contribuye al control de los piojos. En una serie de experimentos, Goodman et al. (2020) limitaron físicamente los movimientos de las patas de las palomas mediante unas cintas de plástico flexibles que impedían el rascado. Observaron abundancias mayores de piojos, particularmente en zonas del cuerpo inaccesibles al pico (p. ej., en la cabeza). En otro experimento, donde además de anular el rascado anulaban la capacidad de acicalarse con el pico, observaron que no había incrementos en la abundancia de piojos, demostrando el papel complementario que tiene el rascado moviendo piojos a zonas accesibles al pico para así mejorar la eficacia del acicalamiento (*preening*). Otra estructura que se había hipotetizado que podría tener un papel relevante para controlar las poblaciones de ectoparásitos eran las uñas pectinadas de algunas aves. Waller et al. (2024) eliminaron experimentalmente (limando) estas estructuras dentadas y observaron que su ausencia no tenía impacto en la abundancia ni distribución de piojos ni otros ectosimbiontes.

Mecanismos de transmisión y dispersión de los piojos

Aunque los estudios cofilogenéticos indicaban que, a escala evolutiva, los piojos de las aves cambiaban frecuentemente de hospedador, los mecanismos concretos de transmisión y dispersión eran desconocidos. Esto ha motivado una destacada línea experimental centrada en investigar cómo se dispersan estos parásitos.

Harbison et al. (2008) realizaron experimentos en cautividad para evaluar la transmisión directa e indirecta (foresis mediante moscas hipoboscidas) de los piojos. Para probar la transmisión directa, colocaron en contacto cercano palomas con piojos con otras sin piojos. Para la indirecta, permitieron que moscas hipoboscidas (*Pseudolynchia canariensis*) accedieran a jaulas individuales con palomas con piojos y sin piojos. Encontraron que tanto los piojos del ala como los del cuerpo podían dispersarse verticalmente (de padres a hijos, aunque con mayor eficacia los del ala), así como horizontalmente (entre aves adultas en contacto directo, con tasas similares). Además, observaron que solo los piojos del ala, y no los del cuerpo, lograban colonizar nuevos hospedadores a través de foresis en moscas hipoboscidas. En un estudio posterior, Harbison et al. (2009) profundizaron en los mecanismos específicos implicados en la transmisión indirecta mediante experimentos con estructuras en forma de puente, diseñadas para evaluar si los piojos podían orientarse y desplazarse activamente hacia las moscas vectores. Observaron que solo los piojos del ala se orientaban activamente hacia moscas hipoboscidas activas (no anestesiadas), y que ciertas adaptaciones morfológicas especializadas para vivir en las plumas del ala facilitaban su adhesión eficaz a las moscas durante vuelos cortos. Para explicar estas diferencias en la capacidad de transmisión indirecta (i.e., por foresis) entre los distintos tipos de piojos, Bartlow et al. (2016) evaluaron si las especies con mayor capacidad de desplazamiento independiente (que les permitiría colonizar nuevos hospedadores durante contactos directos entre aves) tenían una menor capacidad para adherirse eficazmente a las moscas hipoboscidas (y, por tanto, menor potencial de transmisión indirecta). Para ello, midieron la capacidad de desplazamiento independiente como la distancia recorrida por los piojos en respuesta a estímulos luminosos negativos (los piojos tienden a alejarse de la luz). Además, analizaron la capacidad de los piojos para adherirse a las moscas hipoboscidas durante actividades como vuelos cortos y acicalamientos. Encontraron que los piojos del cuerpo tenían mayor capacidad para desplazarse de manera independiente, pero menor capacidad para utilizar la foresis mediante moscas, mientras que los piojos del ala mostraron menor movilidad independiente, pero una notable capacidad para adherirse eficazmente a las moscas vectores durante vuelos cortos y otras actividades. Además de los mecanismos físicos de dispersión, otros estudios investigaron cómo influye el comportamiento en la localización de zonas adecuadas dentro del hospedador. Harbison y Boughton (2014) exploraron

experimentalmente cómo influye el estado nutricional de los piojos en sus preferencias térmicas. Utilizaron gradientes térmicos artificiales que simulaban distintas regiones corporales del hospedador: zonas más cálidas ($\sim 37^{\circ}\text{C}$) y zonas más frías ($\sim 32^{\circ}\text{C}$). Compararon las preferencias térmicas de piojos recién alimentados frente a aquellos que no se habían alimentado durante periodos cortos (18-20 horas). Observaron que los piojos recién alimentados preferían zonas más frías, mientras que los que llevaban tiempo sin alimentarse se desplazaban hacia regiones más cálidas, probablemente en búsqueda de alimento. Siguiendo esta línea sobre orientación térmica, [Harbison et al. \(2020\)](#) profundizaron en los mecanismos que utilizan los piojos del ala para orientarse térmicamente en el cuerpo del hospedador, investigando específicamente cómo integran señales espaciales (control alotético) y temporales (control idiotético) para localizar regiones corporales cálidas ($\sim 37^{\circ}\text{C}$). A través de experimentos que combinaban gradientes térmicos controlados con antenectomías unilaterales (extirpación de una sola antena), demostraron que los piojos pueden orientarse hacia zonas cálidas utilizando exclusivamente cambios temporales en la temperatura (control idiotético). No obstante, cuando conservaban ambas antenas intactas y disponían de señales espaciales claras, su precisión en la orientación mejoraba considerablemente, indicando que los piojos combinan eficazmente ambos tipos de información. Finalmente, [Harbison et al. \(2023\)](#) extendieron estos estudios sobre señales sensoriales investigando experimentalmente la comunicación química (feromonas) en piojos del ala. Mediante experimentos con un olfatómetro en "Y", observaron que los piojos se desplazaban activamente hacia grupos de congéneres, pero solo si estos habían estado previamente ubicados sobre plumas del ala, lo que sugiere que la producción de feromona de agregación está ligada a esta localización específica. Además, determinaron que tanto los machos como las hembras prefieren congregarse con individuos de su mismo sexo, sugiriendo la existencia de feromonas específicas según el sexo.

Competencia interespecífica e interacciones ecológicas entre especies de piojos

Otro aspecto que ha suscitado interés es el estudio de las interacciones entre especies de piojos que coexisten en un mismo hospedador. Estas interacciones están estrechamente vinculadas con las diferencias en las capacidades de dispersión y transmisión, factores que influyen directamente en los patrones de especiación. [Bush y Malenke \(2008\)](#) demostraron la existencia de competencia interespecífica mediante experimentos en los que colonizaron palomas con una o dos especies de piojos bloqueando el acicalamiento en algunos tratamientos. Observaron que la competencia era particularmente intensa cuando las aves no podían acicalarse y que esta era asimétrica: los piojos del cuerpo, con menor capacidad de dispersión ([Harbison et al. 2008](#)), resultaron ser competitivamente superiores a los piojos de las alas. [Johnson et al. \(2009\)](#) confirmaron y ampliaron estas observaciones al colonizar zenaidas huilotas (*Zenaida macroura*) con dos especies congénicas de piojos del ala (*Columbicola baculoides* y *C. macrourae*). Encontraron que ambas especies también competían entre sí, observando disminuciones significativas en la abundancia final de cada especie cuando coexistían en un mismo hospedador, en comparación con los tratamientos donde cada especie se encontraba sola.

Adaptación fenotípica y especialización en términos de hospedador

A partir de los patrones macroevolutivos de salto de hospedador se ha buscado entender cómo pueden los piojos adaptarse a nuevos hospedadores. [Bush et al. \(2006\)](#) evaluaron la capacidad de adhesión física de piojos del ala (*Columbicola columbae*) sobre plumas individuales de distintas especies de palomas de tamaños muy distintos. En experimentos donde los piojos eran colocados en plumas individuales (que luego sometían a perturbaciones similares al vuelo en un ventilador) o directamente sobre hospedadores (que volaban 50–100m). Encontraron que los piojos se adherían eficazmente a plumas y hospedadores de distintos tamaños. Esto sugiere que la capacidad de adhesión no es un factor limitante para la colonización. Posteriormente, [Bush y Clayton \(2006\)](#) extendieron estos experimentos mediante transferencias experimentales tanto de piojos del ala como del cuerpo desde hospedadores grandes hacia hospedadores más pequeños y viceversa. Encontraron que, aunque los piojos podían adherirse temporalmente en todos los casos ([Bush et al. 2006](#)), solo lograban establecerse con éxito en hospedadores más pequeños cuando el acicalamiento estaba bloqueado experimentalmente y en ningún caso en hospedadores más grandes probablemente debido a problemas en la comunicación por feromonas necesaria para la reproducción de los piojos. Estos resultados destacan que las transferencias exitosas son más probables entre aves con tamaños corporales similares, enfatizando la interacción crítica entre tamaño del hospedador, comportamiento defensivo y éxito reproductivo de los piojos. En línea con estos resultados, [Bush \(2009\)](#) realizó experimentos adicionales donde transfirió piojos del ala (*Columbicola columbae* y *C. passerinae*) y del cuerpo (*Campanulotes compar* y *Physconelloides eurysema*) a aves de diferentes tamaños. Encontró que los piojos del ala mostraban una notable flexibilidad comportamental, modificando su distribución en el plumaje según el tamaño del nuevo hospedador, con un mayor cambio de microhábitat cuanto mayor era el cambio en tamaño del hospedador. En cambio, los piojos del cuerpo apenas modificaron sus microhábitats. Finalmente, [Malenke et al. \(2009\)](#) abordaron la adaptación específica al hospedador utilizando un enfoque combinado de análisis filogenéticos y experimentos de transferencia recíproca. Inicialmente demostraron mediante análisis filogenéticos que poblaciones de *Columbicola macrourae* que vivían en distintas especies de palomas eran probablemente especies crípticas, con diferencias morfológicas sutiles. Luego, al transferir piojos entre *Zenaida asiatica* y *Z. macroura*, demostraron que cada linaje de piojos alcanzaba un mayor éxito reproductivo en su hospedador original.

En otro estudio relacionado [Villa et al. \(2018\)](#) investigaron la correlación entre el tamaño corporal de los piojos y su fecundidad en *C. columbae*. Bloquearon el acicalamiento en palomas domésticas para permitir varios ciclos reproductivos y así generar variabilidad en el tamaño corporal de los piojos. Posteriormente, midieron la fecundidad hembras individuales (cantidad de huevos producidos en condiciones controladas), encontrando una correlación positiva entre mayor tamaño y un número mayor de huevos. Este proceso de selección hacia tamaños corporales más grandes, equilibrado por la selección en contra generada por el acicalamiento, proporciona una explicación mecanística para la regla de Harrison (correlación positiva entre tamaños del hospedador y sus piojos; [Johnson et al. 2005](#); [Harnos et al. 2017](#)).

Más recientemente [Villa et al. \(2019\)](#) llevaron a cabo uno de los experimentos más influyentes del área, consiguiendo replicar una radiación adaptativa experimental. Mantuvieron poblaciones de piojos en hospedadores de diferentes tamaños corporales durante aproximadamente 60 generaciones (~4 años), observando divergencias morfológicas heredables que generaron aislamiento reproductivo entre las poblaciones adaptadas a distintos hospedadores. Esta misma metodología fue usada posteriormente por [Bush et al. \(2019\)](#) para investigar adaptaciones rápidas en la coloración de los piojos en respuesta al color del plumaje del hospedador al que eran transferidos, encontrando cambios heredables en la coloración corporal de los piojos durante el experimento. Finalmente, [Baldwin-Brown et al. \(2024\)](#) analizaron en estos cambios fenotípicos mediante genómicas comparada, demostrando que diferentes poblaciones podían alcanzar adaptaciones fenotípicas similares (color) mediante vías genéticas distintas, es decir, por convergencia evolutiva.

Oportunidades y retos para el futuro

A pesar de todo lo revisado en este trabajo, el conocimiento actual que tenemos sobre aspectos esenciales de la biología y ecología de estos organismos podría considerarse que sigue siendo muy limitado. Por otro lado, tanto los ácaros de las plumas como los piojos han demostrado ser magníficos modelos de estudio, lo que anima a seguir aprendiendo sobre estos organismos y sobre su interacción con las aves y el resto de los organismos de la pterofauna.

Para aquellos que se adentren por primera vez en el estudio de estos sistemas, es recomendable empezar revisando los clásicos. En el caso de los ácaros de las plumas, los estudios de [Dubinin \(1951\)](#) son difíciles de aceptar hoy en día como investigaciones rigurosas, bien documentadas o éticamente aceptables en términos de bienestar animal. Aun así, Vsevolod Borisovich Dubinin sigue siendo el investigador que más profundamente ha indagado en su estudio y su monografía debería considerarse lectura obligada para cualquier persona interesada en estos simbioses. En sus páginas abundan pequeños —y no tan pequeños— experimentos y observaciones valiosas sobre la biología de los ácaros. Es una obra densa, repleta de perlas escondidas y de ensayos que merecería la pena replicar con metodologías actuales. Aunque fue escrita en ruso, existe una traducción mecanografiada al inglés y el libro en ruso todavía puede encontrarse en librerías especializadas. En el caso de los piojos, hay dos obras que podrían calificarse como imprescindibles para aquellos que se inician en el estudio de estos organismos: “The chewing lice: world checklist and biological overview” de [Price, Hellenthal, Palma, Johnson y Clayton \(2003\)](#), que recoge la diversidad global conocida de especies y sus hospedadores así como una primera introducción a su biología, y el más reciente “Coevolution of life on hosts” de [Clayton, Bush y Johnson \(2015\)](#), que incluye un capítulo completo dedicado a la biología de los piojos, así como todos los descubrimientos en biología coevolutiva de estos sistemas y es la obra de referencia en la actualidad.

Sin lugar a duda, uno de los retos principales para ambos grupos sigue siendo poder mantener colonias viables en cautividad. En ácaros, las vías más prometedoras podrían ser aquellas encaminadas a controlar la dieta basada en microorganismos, así como otras que exploren métodos que permitan mantenerlos en cautividad junto a sus hospedadores. Sobre este aspecto, estudios previos ([Pap et al. 2010](#); [Waller et al. 2024](#)) han mostrado que la abundancia de ácaros disminuye drásticamente debido al estrés de las aves y a la vibración de sus plumas en cautividad, pero en estos casos no se bloqueó la capacidad de acicalamiento de las aves, aunque el efecto del acicalamiento sobre las poblaciones de ácaros de las plumas sigue poco entendido. En el caso de los piojos, se han conseguido criar con éxito en hospedadores (palomas, principalmente; [Clayton y Walther 1997](#)) y, en especies hematófagas, una aproximación prometedora podría ser la adaptación de métodos de alimentación artificial para parásitos hematófagos que ya han sido usados con éxito en piojos humanos. Para los piojos comedores de plumas, una aproximación interesante podría venir por la evaluación y manipulación de las comunidades de microorganismos ambientales y de endosimbiontes para criarlos sin necesidad de hospedadores.

Contar con poblaciones estables en laboratorio facilitaría responder de forma más concluyente a las preguntas centrales, entre las cuales estarían: la dieta, interacciones interespecíficas (por ejemplo, lo relacionado con la tanatocresis observada en ácaros sobre huevos eclosionados de piojos), patrones de actividad diaria y nocturna o el estudio de su tolerancia frente a las condiciones climáticas adversas. Este último punto es un aspecto central dado el contexto de cambio climático en el que nos encontramos y sobre el que todavía apenas sabemos nada. Existen indicios de que las condiciones de humedad ambiental baja les perjudican, pero también hay evidencias de que algunos ácaros podrían entrar en un estado similar a la criptobiosis cuando las condiciones son adversas y de que los piojos hematófagos no serían, en teoría, tan sensibles por estar más hidratados por la dieta. Por otro lado, estudios recientes de macroecología sugieren que estos organismos podrían estar entre los más afectados en escenarios futuros de cambio climático ([Carlson et al. 2017](#)) y no tenemos estudios sobre adaptación local a condiciones ambientales en ácaros ni en piojos de aves.

El ámbito molecular, que también se beneficiaría de la posibilidad de trabajar con poblaciones en cautividad, tiene un gran potencial para ayudar con muchas de las cuestiones aún sin respuesta. Entre otras, permanecen prácticamente inexplorados aspectos como el uso de datos genómicos para estudiar patrones de adaptación local (con la excepción de [Baldwin-Brown et al. 2024](#)), los patrones de variación epigenética o las interacciones y dependencia de endosimbiontes bacterianos. Además, la aplicación de técnicas de edición genómica permitiría validar experimentalmente muchos de estos resultados y abrir nuevas líneas de investigación.

Queda mucho por hacer en estudios de campo, desde experimentación hasta muestreos sistemáticos, que podrían aclarar muchos aspectos aún desconocidos. Persisten numerosas preguntas relacionadas con las dinámicas de dispersión. Por ejemplo, se desconoce en gran medida la relevancia de los denominados *stragglers* (ácaros o piojos hallados en hospedadores distintos a los habituales; [Whiteman et al. 2004](#); [Rivera-Parra et al. 2017](#); [Doña et al. 2019b](#)), tanto los posibles agentes de dispersión (parásitos de cría, contactos interespecíficos, o la reutilización de nidos) como su posible influencia en los procesos de

diversificación a escala macroevolutiva. Los patrones genéticos de las poblaciones, así como los procesos de especiación con flujo génico, siguen estando casi sin investigar en ácaros y solo se han abordado puntualmente en algunos grupos específicos de piojos. También, el posible papel de factores epigenéticos en contextos ecológicos relevantes no se ha estudiado aún en ninguno de estos sistemas.

Merece la pena terminar destacando el hecho de que existe una gran diferencia en el grado de conocimiento que existe sobre estos simbioses en comparación con el que existe sobre sus hospedadores, las aves, que estarían entre los grupos animales mejor estudiados. Este hecho implica que cualquier descubrimiento sobre ácaros y piojos puede aportar información muy relevante en aspectos considerados “bien conocidos” en aves, con todo lo que eso conlleva. Un ejemplo muy ilustrativo es el hallazgo de que los ácaros de las plumas se alimentan, principalmente, de hongos y bacterias de las plumas de las aves (Doña et al. 2019a; Matthews et al. 2024). Este descubrimiento sugiere que estos simbioses ejercen un papel de “limpiadores” de las plumas. Ejemplos como este ponen de manifiesto el potencial de estos sistemas para aportar al conocimiento más allá del propio sistema y refuerzan la idea de que constituyen una oportunidad excepcional para investigar en un campo aún lleno de incógnitas.

Disponibilidad de los datos

Este artículo no utiliza conjuntos de datos.

Contribución de los autores

JD y RJ concibieron la idea, escribieron y revisaron el manuscrito de manera conjunta. En concreto, JD ha liderado la introducción, todas las secciones referentes a los piojos de las aves y la sección de aproximaciones moleculares al estudio de los ácaros de las plumas. RJ ha liderado las secciones de muestreo y experimentación de los ácaros de las plumas.

Financiación, permisos requeridos, potenciales conflictos de interés y agradecimientos

Los autores/as declaran no tener ningún conflicto de intereses.

Agradecemos a Stephany Virrueta Herrera (Loyola University Chicago) el habernos facilitado imágenes de muestreo de piojos. A los editores del volumen especial por la invitación. A los revisores por el trabajo tan exhaustivo y constructivo.

Referencias

- Allen, J.M., Huang, D.I., Cronk, Q.C., Johnson, K.P. 2015. aTRAM-automated target restricted assembly method: a fast method for assembling loci across divergent taxa from next-generation sequencing data. *BMC Bioinformatics* 16, 1-7. <https://doi.org/10.1186/s12859-015-0515-2>
- Allen, J.M., Boyd, B., Nguyen, N.P., Vachaspati, P., Warnow, T., Huang, D.I., Grady, P.G.S., et al. 2017. Phylogenomics from whole genome sequences using aTRAM. *Systematic Biology* 66(5), 786-798. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw105>
- Allen, J.M., LaFrance, R., Folk, R.A., Johnson, K.P., Guralnick, R.P. 2018. aTRAM 2.0: an improved, flexible locus assembler for NGS data. *Evolutionary Bioinformatics* 14, 1176934318774546. <https://doi.org/10.1177/1176934318774546>
- Baldwin-Brown, J.G., Villa, S.M., Vickrey, A.I., Johnson, K.P., Bush, S.E., Clayton, D.H., Shapiro, M.D. 2021. The assembled and annotated genome of the pigeon louse *Columbicola columbae*, a model ectoparasite. *G3* 11(2), jkab009. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkab009>
- Baldwin-Brown, J., Villa, S.M., Waight, E., Johnson, K.P., Bush, S.E., Clayton, D.H., Shapiro, M.D. 2024. Genomics of experimental adaptive radiation in the cryptic coloration of feather lice. *bioRxiv* 2024-12. <https://doi.org/10.1101/2024.12.20.629508>
- Bartlow, A.W., Villa, S.M., Thompson, M.W., Bush, S.E. 2016. Walk or ride? Phoretic behaviour of amblyceran and ischnoceran lice. *International Journal for Parasitology* 46(4), 221-227. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2016.01.003>
- Behnke, J., McGregor, P., Cameron, J., Hartley, I., Shepherd, M., Gilbert, F., Barnard, C., et al. 1999. Semi-quantitative assessment of wing feather mite (Acarina) infestations on passerine birds from Portugal. *Journal of Zoology* 248, 337-347. <https://doi.org/10.1017/S0952836999007062>
- Booth, D.T., Clayton, D.H., Block, B.A. 1993. Experimental demonstration of the energetic cost of parasitism in free-ranging hosts. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 253(1337), 125-129. <https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0091>
- Bush, S.E. 2009. Does behavioural flexibility facilitate host switching by parasites? *Functional Ecology* 23(3), 578-586. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01535.x>
- Bush, S.E., Clayton, D.H. 2006. The role of body size in host specificity: reciprocal transfer experiments with feather lice. *Evolution* 60(10), 2158-2167. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2006.tb01853.x>
- Bush, S.E., Clayton, D.H. 2023. Does preening behavior reduce the prevalence of avian feather lice (Phthiraptera: Ischnocera)? *Journal of Parasitology* 109(3), 145-147. <https://doi.org/10.1645/23-2>
- Bush, S.E., Malenke, J.R. 2008. Host defence mediates interspecific competition in ectoparasites. *Journal of Animal Ecology* 77(3), 558-564. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01353.x>
- Bush, S.E., Sohn, E., Clayton, D.H. 2006. Ecomorphology of parasite attachment: experiments with feather lice. *Journal of Parasitology* 92(1), 25-31. <https://doi.org/10.1645/GE-612R.1>
- Bush, S.E., Rock, A.N., Jones, S.L., Malenke, J.R., Clayton, D.H. 2011. Efficacy of the Louse Buster, a new medical device for treating head lice (Anoplura: Pediculidae). *Journal of Medical Entomology* 48(1), 67-72. <https://doi.org/10.1603/ME10122>
- Bush, S.E., Villa, S.M., Altuna, J.C., Johnson, K.P., Shapiro, M.D., Clayton, D.H. 2019. Host defense triggers rapid adaptive radiation in experimentally evolving parasites. *Evolution Letters* 3(2), 120-128. <https://doi.org/10.1002/evl3.104>
- Carlson, C.J., Burgio, K.R., Dougherty, E.R., Phillips, A.J., Bueno, V.M., Clements, C.F., Castaldo, G., et al. 2017. Parasite biodiversity faces extinction and redistribution in a changing climate. *Science Advances* 3(9), e1602422. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602422>

- Catanach, T.A., Johnson, K.P., Marks, B.D., Moyle, R.G., Valim, M.P., Weckstein, J.D. 2019. Two lineages of kingfisher feather lice exhibit differing degrees of cospeciation with their hosts. *Parasitology* 146(8), 1083-1095. <https://doi.org/10.1017/S0031182019000453>
- Clayton, D.H. 1989. The coevolutionary ecology of the rock dove, *Columba livia*, and its chewing lice (Mallophaga ischnocera). *Doctoral Thesis, The University of Chicago, EEUU*.
- Clayton, D.H. 1990. Mate choice in experimentally parasitized rock doves: lousy males lose. *American Zoologist* 30(2), 251-262. <https://doi.org/10.1093/icb/30.2.251>
- Clayton, D.H. 1991. Coevolution of avian grooming and ectoparasite avoidance. En: Zuk, M., Loya, J.E. (Eds.), *Bird-parasite interactions*, pp. 258-289, Oxford University Press, New York. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198577386.003.0014>
- Clayton, D.H., Drown, D.M. 2001. Critical evaluation of five methods for quantifying chewing lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Parasitology* 87(6), 1291-1300. [https://doi.org/10.1645/0022-3395\(2001\)087\[1291:CEOFMF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1645/0022-3395(2001)087[1291:CEOFMF]2.0.CO;2)
- Clayton, D.H., Walther, B.A. 1997. Collection and quantification of arthropod parasites of birds. In: Clayton, D.H., Moore, J. (Eds.), *Host-parasite evolution: general principles and avian models*, pp. 419-440. Oxford University Press, Oxford. UK. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198548935.005.0003>
- Clayton, D.H., Lee, P.L., Tompkins, D.M., Brodie III, E.D. 1999. Reciprocal natural selection on host-parasite phenotypes. *American Naturalist* 154(3), 261-270. <https://doi.org/10.1086/303237>
- Clayton, D.H., Moyer, B.R., Bush, S.E., Jones, T.G., Gardiner, D.W., Rhodes, B.B., Goller, F. 2005. Adaptive significance of avian beak morphology for ectoparasite control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1565), 811-817. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3036>
- Clayton, D.H., Bush, S.E., Johnson, K.P. 2015. *Coevolution of life on hosts: integrating ecology and history*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7202/chicago/9780226302300>
- Constantinescu, I.C., Popa, O.P., Popa, L.O., Cobzaru, I., Adam, C. 2018. A new feather mite species of the genus *Trouessartia* Canestrini, 1899 (Acarina, Trouessartiidae) – an integrative description (morphology and DNA barcoding data). *ZooKeys* (789), 19. <https://doi.org/10.3897/zookeys.789.27829>
- Dabert, J. 2005. Feather mites (Astigmata; Pterolichoidea, Analgoidea) and birds as models for cophylogenetic studies. *Phytophaga* 14, 409-424.
- Dabert, J., Mironov, S.V. 1999. Origin and evolution of feather mites (Astigmata). En: *Ecology and Evolution of the Acari: Proceedings of the 3rd Symposium of the European Association of Acarologists*, pp. 89-103. Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-1343-6_5
- Dabert, J., Ehrnsberger, R., Dabert, M. 2008. *Glaucauges tytonis* sp. n. (Analgoidea, Xolalgidae) from the barn owl *Tyto alba* (Strigiformes, Tytonidae): compiling morphology with DNA barcode data for taxon descriptions in mites (Acari). *Zootaxa* 1719(1), 41-52. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1719.1.2>
- Dabert, M., Witalinski, W., Kazmierski, A., Olszanowski, Z., Dabert, J. 2010. Molecular phylogeny of acariform mites (Acari, Arachnida): strong conflict between phylogenetic signal and long-branch attraction artifacts. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56(1), 222-241. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.12.020>
- Dabert, M., Coulson, S.J., Gwiazdowicz, D.J., Moe, B., Hanssen, S.A., Biersma, E.M., Pilskog, H.E., et al. 2015. Differences in speciation progress in feather mites (Analgoidea) inhabiting the same host: the case of *Zachvatkinia* and *Alloptes* living on arctic and long-tailed skuas. *Experimental and Applied Acarology* 65, 163-179. <https://doi.org/10.1007/s10493-014-9856-1>
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.82303>
- de Moya, R.S., Allen, J.M., Sweet, A.D., Walden, K.K., Palma, R.L., Smith, V.S., Cameron, S.L., et al. 2019. Extensive host-switching of avian feather lice following the Cretaceous-Paleogene mass extinction event. *Communications Biology* 2(1), 445. <https://doi.org/10.1038/s42003-019-0689-7>
- Díaz-Real, J., Serrano, D., Pérez-Tris, J., Fernández-González, S., Bermejo, A., Calleja, J., Martínez-de la Puente, J., et al. 2014. Repeatability of feather mite prevalence and intensity in Passerine birds. *PLoS ONE* 9, e107341. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107341>
- Díaz-Real, J., Serrano, D., Píriz, A., Jovani, R. 2015. NGS metabarcoding proves successful for quantitative assessment of symbiont abundance: the case of feather mites on birds. *Experimental and Applied Acarology* 67, 209-218. <https://doi.org/10.1007/s10493-015-9944-x>
- Doña, J., Johnson, K.P. 2023. Host body size, not host population size, predicts genome-wide effective population size of parasites. *Evolution Letters* 7(4), 285-292. <https://doi.org/10.1093/evlett/qrado26>
- Doña, J., Díaz-Real, J., Mironov, S., Bazaga, P., Serrano, D., Jovani, R. 2015a. DNA barcoding and minibarcoding as a powerful tool for feather mite studies. *Molecular Ecology Resources* 15(5), 1216-1225. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12384>
- Doña, J., Moreno-García, M., Criscione, C.D., Serrano, D., Jovani, R. 2015b. Species mtDNA genetic diversity explained by intrapopulation size in a host-symbiont system. *Ecology and Evolution* 5(24), 5801-5809. <https://doi.org/10.1002/ece3.1842>
- Doña, J., Sweet, A.D., Johnson, K.P., Serrano, D., Mironov, S., Jovani, R. 2017. Cophylogenetic analyses reveal extensive host-shift speciation in a highly specialized and host-specific symbiont system. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 115, 190-196. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.08.005>
- Doña, J., Proctor, H., Serrano, D., Johnson, K.P., Oploo, A.O.V., Huguet-Tapia, J.C., Ascunce, M.S., et al. 2019a. Feather mites play a role in cleaning host feathers: new insights from DNA metabarcoding and microscopy. *Molecular Ecology* 28(2), 203-218. <https://doi.org/10.1111/mec.14581>
- Doña, J., Serrano, D., Mironov, S., Montesinos-Navarro, A., Jovani, R. 2019b. Unexpected bird-feather mite associations revealed by DNA metabarcoding uncovers a dynamic ecoevolutionary scenario. *Molecular Ecology* 28(2), 379-390. <https://doi.org/10.1111/mec.14968>
- Doña, J., Osuna-Mascaró, C., Johnson, K.P., Serrano, D., Aymí, R., Jovani, R. 2019c. Persistence of single species of symbionts across multiple closely-related host species. *Scientific Reports* 9(1), 17442. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54015-2>
- Doña, J., Virrueta Herrera, S., Nyman, T., Kunasranta, M., Johnson, K.P. 2021. Patterns of microbiome variation among intrapopulations of permanent bloodsucking parasites. *Frontiers in Microbiology* 12, 642543. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.642543>
- Dubinin, V.B., 1951. Feather mites (Analgesoidea). Part I. Introduction to their study. *Fauna SSSR Paukoobraznye* 6, 1-363.
- Escalante, G.C., Sweet, A.D., McCracken, K.G., Gustafsson, D.R., Wilson, R.E., Johnson, K.P. 2016. Patterns of cryptic host specificity in duck lice based on molecular data. *Medical and Veterinary Entomology* 30(2), 200-208. <https://doi.org/10.1111/mve.12157>
- Esteban, R., Doña, J., Vierna, J., Vizcaíno, A., Serrano, D., Jovani, R. 2018. The complete mitochondrial genome of the feather mite *Trouessartia rubecula* Jablonska, 1968 (Astigmata: Analgoidea: Trouessartiidae). *Mitochondrial DNA Part B* 3(2), 652-654. <https://doi.org/10.1080/23802359.2018.1476072>
- Fernandez-Gonzalez, S. 2013. Ecology and evolutionary perspectives of feather mite coexistence on the blackcap *Sylvia atricapilla*. *Doctoral Thesis, Universidad Complutense de Madrid, España*.

- Fernández-González, S., Pérez-Rodríguez, A., de la Hera, I., Proctor, H.C., Pérez-Tris, J. 2015. Different space preferences and within-host competition promote niche partitioning between symbiotic feather mite species. *International Journal for Parasitology* 45(9-10), 655-662. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2015.04.003>
- Fernández-González, S., Pérez-Rodríguez, A., Proctor, H.C., de la Hera, I., Pérez-Tris, J. 2018. High diversity and low genetic structure of feather mites associated with a phenotypically variable bird host. *Parasitology* 145(9), 1243-1250. <https://doi.org/10.1017/S0031182017002360>
- Figuerola, J. 2003. Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study. *Animal Behaviour* 65, 551-557. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2072>
- Fowler, J.A. 1984. A safer anaesthetic for delousing live birds. *Ringer's Bulletin* 6, 69.
- Fowler, J.A., Cohen, S. 1983. A method for the quantitative collection of ectoparasites from birds. *Ring and Migration* 4(3), 185-189. <https://doi.org/10.1080/03078698.1983.9673804>
- Gaede, K., Knülle, W. 1987. Water vapour uptake from the atmosphere and critical equilibrium humidity of a feather mite. *Experimental and Applied Acarology* 3, 45-52. <https://doi.org/10.1007/BF01200412>
- Galloway, T.D., Lamb, R.J. 2021. Population dynamics of chewing lice (Phthiraptera) infesting birds (Aves). *Annual Review of Entomology* 66(1), 209-224. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-041420-075608>
- Goodman, G.B., Klingensmith, M.C., Bush, S.E., Clayton, D.H. 2020. The role of scratching in the control of ectoparasites on birds. *Auk* 137(2), ukaa010. <https://doi.org/10.1093/auk/ukaa010>
- Grant, A.R., Johnson, K.P., Stanley, E.L., Baldwin-Brown, J., Kolenčik, S., Allen, J.M. 2024. Rapid targeted assembly of the proteome reveals evolutionary variation of GC content in avian lice. *Bioinformatics and Biology Insights* 18, 11779322241257991. <https://doi.org/10.1177/11779322241257991>
- Guyomar, C., Delage, W., Legeai, F., Mougel, C., Simon, J.C., Lemaître, C. 2020. MinYS: mine your symbiont by targeted genome assembly in symbiotic communities. *NAR Genomics and Bioinformatics* 2(3), lqaa047.
- Han, Y.D., Min, G.S. 2017. Complete mitochondrial genome of the feather mite *Ardeacarus ardeae* (Acari, Sarcophagales, Pterolichidae). *Mitochondrial DNA Part B* 2(1), 41-42. <https://doi.org/10.1080/23802359.2017.1289345>
- Han, Y.D., Mironov, S.V., Kim, J.H., Min, G.S. 2021. Feather mites (Acariformes, Astigmata) from marine birds of the Barton Peninsula (King George Island, Antarctica), with descriptions of two new species. *ZooKeys* 1061, 109. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1061.71212>
- Hernandes, F.A., Matthews, A.E., Boves, T.J. 2018. Four new feather mite species of the genus *Amerodectes* Valim & Hernandez (Acariformes: Proctophyllodidae) from New World warblers (Passeriformes: Parulidae) in the USA. *Systematic and Applied Acarology* 23(5), 946-968. <https://doi.org/10.11158/saa.23.5.12>
- Harbison, C.W., Boughton, R.M. 2014. Thermo-orientation and the movement of feather-feeding lice on hosts. *Journal of Parasitology* 100(4), 433-441. <https://doi.org/10.1645/13-374.1>
- Harbison, C.W., Bush, S.E., Malenke, J.R., Clayton, D.H. 2008. Comparative transmission dynamics of competing parasite species. *Ecology* 89(11), 3186-3194. <https://doi.org/10.1890/07-1745.1>
- Harbison, C.W., Jacobsen, M.V., Clayton, D.H. 2009. A hitchhiker's guide to parasite transmission: the phoretic behaviour of feather lice. *International Journal for Parasitology* 39(5), 569-575. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2008.09.014>
- Harbison, C.W., Boughton, R.M., Shine, P.J. 2020. Evidence for idiothetic and allothetic control of thermo-orientation in feather-feeding lice. *Journal of Insect Physiology* 120, 103985. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2019.103985>
- Harbison, C.W., Breen, M.K., Hutchins, C.E., Roberto, D.P. 2023. Pheromone communication in feather-feeding wing lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Parasitology* 109(4), 333-339. <https://doi.org/10.1645/23-29>
- Harnos, A., Lang, Z., Petras, D., Bush, S.E., Szabo, K., Rozsa, L. 2017. Size matters for lice on birds: coevolutionary allometry of host and parasite body size. *Evolution* 71, 421-431. <https://doi.org/10.1111/evo.13147>
- Hunter, J.E., Colwell, M.A. 1994. Phthiraptera infestation of five shorebird species. *The Wilson Bulletin* 106(2), 400-403.
- Johnson, K.P. 2022. Genomic approaches to uncovering the coevolutionary history of parasitic lice. *Life* 12(9), 1442. <https://doi.org/10.3390/life12091442>
- Johnson, K.P., Clayton, D.H. 2004. Untangling coevolutionary history. *Systematic Biology* 53(1), 92-94. <https://doi.org/10.1080/10635150490264824>
- Johnson, K.P., Bush, S.E., Clayton, D.H. 2005. Correlated evolution of host and parasite body size: tests of Harrison's rule using birds and lice. *Evolution* 59(8), 1744-1753. <https://doi.org/10.1554/05-035.1>
- Johnson, K.P., Reed, D.L., Parker, S.L.H., Kim, D., Clayton, D.H. 2007. Phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial genes supports species groups for *Columbicola* (Insecta: Phthiraptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45(2), 506-518. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.07.005>
- Johnson, K.P., Malenke, J.R., Clayton, D.H. 2009. Competition promotes the evolution of host generalists in obligate parasites. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276(1675), 3921-3926. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1174>
- Johnson, K.P., Walden, K.K., Robertson, H.M. 2013. Next-generation phylogenomics using a target restricted assembly method. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66(1), 417-422. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.09.007>
- Johnson, K.P., Dietrich, C.H., Friedrich, F., Beutel, R.G., Wipfler, B., Peters, R.S., Allen, J.M., et al. 2018. Phylogenomics and the evolution of hemipteroid insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 115(50), 12775-12780. <https://doi.org/10.1073/pnas.1815820115>
- Johnson, K.P., Weckstein, J.D., Herrera, S.V., Doña, J. 2021. The interplay between host biogeography and phylogeny in structuring diversification of the feather louse genus *Penenirmus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 165, 107297. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107297>
- Johnson, K.P., Matthee, C., Doña, J. 2022. Phylogenomics reveals the origin of mammal lice out of Afrotheria. *Nature Ecology and Evolution* 6(8), 1205-1210. <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01803-1>
- Jovani, R. 2003. Understanding parasite strategies. *Trends in Parasitology* 19(1), 15-17. [https://doi.org/10.1016/S1471-4922\(02\)00007-7](https://doi.org/10.1016/S1471-4922(02)00007-7)
- Jovani, R., Serrano, D. 2001. Feather mites (Astigmata) avoid moulting wing feathers of passerine birds. *Animal Behaviour* 62, 723-727. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1814>
- Jovani, R., Serrano, D. 2004. Fine-tuned distribution of feather mites (Astigmata) on the wing of birds: the case of blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Journal of Avian Biology* 35, 16-20. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03213.x>
- Jovani, R., Serrano, D., Frías, Ó., Blanco, G. 2006. Shift in feather mite distribution during the molt of passerines: the case of barn swallows (*Hirundo rustica*). *Canadian Journal of Zoology* 84(5), 729-735. <https://doi.org/10.1139/z06-042>

- Jovani, R., Doña, J., Labrador, M., Serrano, D. 2017. Opening the doors of parasitology journals to other symbionts. *Trends in Parasitology* 33, 578-579. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2017.05.003>
- Kirkness, E.F., Haas, B.J., Sun, W., Braig, H.R., Perotti, M.A., Clark, J.M., Lee, S.H., et al. 2010. Genome sequences of the human body louse and its primary endosymbiont provide insights into the permanent parasitic lifestyle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107(27), 12168-12173.
- Klimov, P.B., OConnor, B.M. 2008. Origin and higher-level relationships of psoroptidian mites (Acari: Astigmata: Psoroptidia): evidence from three nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47(3), 1135-1156. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.12.025>
- Klimov, P.B., Mironov, S.V., OConnor, B.M. 2017. Detecting ancient codispersals and host shifts by double dating of host and parasite phylogenies: Application in proctophyllodid feather mites associated with passerine birds. *Evolution* 71(10), 2381-2397. <https://doi.org/10.1111/evo.13309>
- Knowles, L.L., Klimov, P.B. 2011. Estimating phylogenetic relationships despite discordant gene trees across loci: the species tree of a diverse species group of feather mites (Acari: Proctophyllodidae). *Parasitology* 138(13), 1750-1759. <https://doi.org/10.1017/S003118201100031X>
- Kolenčik, S., Stanley, E.L., Punnaath, A., Grant, A.R., Doña, J., Johnson, K.P., Allen, J.M. 2024. Parasite escape mechanisms drive morphological diversification in avian lice. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 291(2019), 20232665. <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.2665>
- Koop, J.A., Clayton, D.H. 2013. Evaluation of two methods for quantifying passeriform lice. *Journal of Field Ornithology* 84(2), 210-215. <https://doi.org/10.1111/jof.12020>
- Koop, J.A., DeMatteo, K.E., Parker, P.G., Whiteman, N.K. 2014. Birds are islands for parasites. *Biology Letters* 10(8), 20140255. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0255>
- Labrador, M. del M., Doña, J., Serrano, D., Jovani, R. 2021. Quantitative interspecific approach to the stylosphere: patterns of bacteria and fungi abundance on Passerine bird feathers. *Microbial Ecology* 81, 1088-1097. <https://doi.org/10.1007/s00248-020-01634-2>
- Labrador, M. del M., Doña, J., Serrano, D., Jovani, R. 2022. Feather mites at night: an exploration of their feeding, reproduction, and spatial ecology. *Ecology* 103, e03550. <https://doi.org/10.1002/ecy.3550>
- Labrador, M. del M., Serrano, D., Doña, J., Aguilera, E., Arroyo, J.L., Atiénzar, F., Barba, E., et al. 2024. Host space, not energy or symbiont size, constrains feather mite abundance across passerine bird species. *Journal of Animal Ecology* 93(4), 393-405. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14032>
- Lapoint, R., Whiteman, N. 2012. How a bird is an island. *BMC Biology* 10, 1-4. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-10-53>
- Lee, P.L., Clayton, D.H. 1995. Population biology of swift (*Apus apus*) ectoparasites in relation to host reproductive success. *Ecological Entomology* 20(1), 43-50. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1995.tb00427.x>
- Lee, L., Tan, D.J., Oboña, J., Gustafsson, D.R., Ang, Y., Meier, R. 2022. Hitchhiking into the future on a fly: Toward a better understanding of phoresy and avian louse evolution (Phthiraptera) by screening bird carcasses for phoretic lice on hippoboscids flies (Diptera). *Systematic Entomology* 47(3), 420-429. <https://doi.org/10.1111/syen.12539>
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Malenke, J.R., Johnson, K.P., Clayton, D.H. 2009. Host specialization differentiates cryptic species of feather-feeding lice. *Evolution* 63(6), 1427-1438. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00642.x>
- Matthews, A.E., Klimov, P.B., Proctor, H.C., Dowling, A.P., Diener, L., Hager, S.B., Boves, T.J. 2018. Cophylogenetic assessment of New World warblers (Parulidae) and their symbiotic feather mites (Proctophyllodidae). *Journal of Avian Biology* 49(3), jav-01580. <https://doi.org/10.1111/jav.01580>
- Matthews, A.E., Barnett, C.J., Boves, T.J. 2022. Differential survival and dispersal of avian feather mites with contrasting host specificities. *Ecological Entomology* 47, 864-871. <https://doi.org/10.1111/een.13176>
- Matthews, A.E., Boves, T.J., Percy, K.L., Schelsky, W.M., Wijeratne, A.J. 2023a. Population genomics of pooled samples: Unveiling symbiont infrapopulation diversity and host-symbiont coevolution. *Life* 13(10), 2054. <https://doi.org/10.3390/life13102054>
- Matthews, A.E., Boves, T.J., Percy, K.L., Wijeratne, A.J. 2023b. Draft genome sequencing data of a feather mite, *Amerodectes protonotaria* Hernandez 2018 (Acari: Proctophyllodidae). *Data in Brief* 46, 108835. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2022.108835>
- Matthews, A.E., Wijeratne, A.J., Sweet, A.D., Hernandez, F.A., Toews, D.P., Boves, T.J. 2023c. Dispersal-limited symbionts exhibit unexpectedly wide variation in host specificity. *Systematic Biology* 72(4), 802-819. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syad014>
- Matthews, A.E., Boves, T.J., Sweet, A.D., Ames, E.M., Bulluck, L.P., Johnson, E.I., Johnson, M., et al. 2023d. Novel insights into symbiont population structure: Globe-trotting avian feather mites contradict the specialist-generalist variation hypothesis. *Molecular Ecology* 32(19), 5260-5275. <https://doi.org/10.1111/mec.17115>
- Matthews, A.E., Trevelline, B.K., Wijeratne, A.J., Boves, T.J. 2024. Picky eaters: Selective microbial diet of avian ectosymbionts. *Journal of Animal Ecology* 94(4), 466-481. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14215>
- McClure, H.E. 1989. Occurrence of feather mites (Proctophyllodidae) among birds of Ventura County Lowlands, California. *Journal of Field Ornithology* 60, 431-450.
- Mestre, A., Mesquita-Joanes, F., Proctor, H., Monrós, J.S. 2011. Different scales of spatial segregation of two species of feather mites on the wings of a Passerine Bird. *Journal of Parasitology* 97, 237-244. <https://doi.org/10.1645/GE-2585.1>
- Mironov, S.V., Doña, J., Jovani, R. 2015. A new feather mite of the genus *Dolichodectes* (Astigmata: Proctophyllodidae) from *Hippolais polyglotta* (Passeriformes: Acrocephalidae) in Spain. *Folia Parasitologica* 62, 032. <https://doi.org/10.14411/fp.2015.032>
- Mironov, S.V., Klimov, P.B., Pérez, T.M., OConnor, B.M. 2019. Feather mites of the family *Ptyssalgidae* (Acari: Analgoidea) associated with hummingbirds and suboscine passerines – A morphological review supplemented by CO1 barcode sequences. *Systematic and Applied Acarology* 24(8), 1406-1448. <https://doi.org/10.11158/saa.24.8.6>
- Moyer, B.R., Gardiner, D.W., Clayton, D.H. 2002a. Impact of feather molt on ectoparasites: looks can be deceiving. *Oecologia* 131, 203-210. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0877-9>
- Moyer, B.R., Drown, D.M., Clayton, D.H. 2002b. Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. *Oikos* 97(2), 223-228. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970208.x>
- Najer, T., Doña, J., Buček, A., Sweet, A.D., Sychra, O., Johnson, K.P. 2024. Mitochondrial genome fragmentation is correlated with increased rates of molecular evolution. *PLoS Genetics* 20(5), e1011266. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1011266>
- Nelson, B.C., Murray, M.D. 1971. The distribution of Mallophaga on the domestic pigeon (*Columba livia*). *International Journal for Parasitology* 1(1), 21-29. [https://doi.org/10.1016/0020-7519\(71\)90042-7](https://doi.org/10.1016/0020-7519(71)90042-7)
- Pap, P.L., Tökölly, J., Szép, T. 2005. Host-symbiont relationship and abundance of feather mites in relation to age and body condition of the barn swallow (*Hirundo rustica*): an experimental study. *Canadian Journal of Zoology* 83, 1059-1066. <https://doi.org/10.1139/z05-100>

- Pap, P.L., Szép, T., Tökölyi, J., Piper, S. 2006. Habitat preference, escape behavior, and cues used by feather mites to avoid molting wing feathers. *Behavioral Ecology* 17, 277-284. <https://doi.org/10.1093/beheco/arj026>
- Pap, P.L., Vágási, C.I., Osváth, G., Mureşan, C., Barta, Z. 2010. Seasonality in the uropygial gland size and feather mite abundance in house sparrows *Passer domesticus*: natural covariation and an experiment. *Journal of Avian Biology* 41, 653-661. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2010.05146.x>
- Poiani, A., Goldsmith, A.R., Evans, M.R. 2000. Ectoparasites of house sparrows (*Passer domesticus*): an experimental test of the immunocompetence handicap hypothesis and a new model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47, 230-242. <https://doi.org/10.1007/s002650050660>
- Price, R.D., Hellenthal, R.A., Palma, R.L., Johnson, K.P., Clayton, D.H. 2003. *The chewing lice: world checklist and biological overview* (Special Publication No. 24). *Illinois Natural History Survey*, Champaign, IL, USA.
- Proctor, H.C. 2003. Feather mites (Acari: Astigmata): ecology, behavior, and evolution. *Annual Review of Entomology* 48(1), 185-209. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.48.091801.112725>
- Rivera-Parra, J.L., Levin, I.I., Johnson, K.P., Parker, P.G. 2017. Host sympatry and body size influence parasite straggling rate in a highly connected multihost, multiparasite system. *Ecology and Evolution* 7(11), 3724-3731. <https://doi.org/10.1002/ece3.2971>
- Soto-Patiño, J., Walden, K.K., Doña, J., D'Alessio, L.M., Bush, S.E., Clayton, D.H., Dale, C., et al. 2025. Independent and repeated acquisition of endosymbiotic bacteria across the diversification of feather lice. *bioRxiv*, 2025-01. <https://doi.org/10.1101/2025.01.17.633592>
- Sweet, A.D., Johnson, K.P. 2018. The role of parasite dispersal in shaping a host-parasite system at multiple evolutionary scales. *Molecular Ecology* 27(24), 5104-5119. <https://doi.org/10.1111/mec.14937>
- Sweet, A.D., Boyd, B.M., Allen, J.M., Villa, S.M., Valim, M.P., Rivera-Parra, J.L., Wilson, R.E., et al. 2018. Integrating phylogenomic and population genomic patterns in avian lice provides a more complete picture of parasite evolution. *Evolution* 72(1), 95-112. <https://doi.org/10.1111/evo.13386>
- Sweet, A.D., Johnson, K.P., Cameron, S.L. 2020. Mitochondrial genomes of *Columbicola* feather lice are highly fragmented, indicating repeated evolution of minicircle-type genomes in parasitic lice. *PeerJ* 8, e8759. <https://doi.org/10.7717/peerj.8759>
- Sweet, A.D., Browne, D.R., Hernandez, A.G., Johnson, K.P., Cameron, S.L. 2023. Draft genome assemblies of the avian louse *Brueelia nebulosa* and its associates using long-read sequencing from an individual specimen. G3: Genes, Genomes, Genetics 13(4), jkad030. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkad030>
- Sweet, A.D., Doña, J., Johnson, K.P. 2025. Biogeographic history of pigeons and doves drives the origin and diversification of their parasitic body lice. *Systematic Biology* 74(2), 198-214. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syae038>
- Villa, S.M., Campbell, H.E., Bush, S.E., Clayton, D.H. 2016. Does antiparasite behavior improve with experience? An experimental test of the priming hypothesis. *Behavioral Ecology* 27(4), 1167-1171. <https://doi.org/10.1093/beheco/arw032>
- Villa, S.M., Evans, M.D., Subhani, Y.K., Altuna, J.C., Bush, S.E., Clayton, D.H. 2018. Body size and fecundity correlated in feather lice (Phthiraptera: Ischnocera): implications for Harrison's rule. *Ecological Entomology* 43, 394-396. <https://doi.org/10.1111/een.12511>
- Villa, S.M., Altuna, J.C., Ruff, J.S., Beach, A.B., Mulvey, L.I., Poole, E.J., Campbell, H.E., et al. 2019. Rapid experimental evolution of reproductive isolation from a single natural population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 116(27), 13440-13445. <https://doi.org/10.1073/pnas.1901247116>
- Visnak, R.M., Dumbacher, J.P. 1999. Comparison of four fumigants for removing avian lice. *Journal of Field Ornithology* 70(1), 42-48.
- Vizcaíno, A., Doña, J., Vierna, J., Mari-Mena, N., Esteban, R., Mironov, S., Urien, C., et al. 2018. Enabling large-scale feather mite studies: an Illumina DNA metabarcoding pipeline. *Experimental and Applied Acarology* 76, 81-97. <https://doi.org/10.1007/s10493-018-0288-1>
- Waller, M.M., Warr, H.M., Goodman, G.B., Bush, S.E., Clayton, D.H. 2024. Influence of grooming on permanent arthropod associates of birds: cattle egrets, lice, and mites. *Journal of Parasitology* 110(2), 143-149. <https://doi.org/10.1645/23-85>
- Walther, B.A., Clayton, D.H. 1997. Dust-ruffling: A simple method for quantifying ectoparasite loads of live birds. *Journal of Field Ornithology* 68(4), 509-518.
- 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 (*Proctophylloides styliifer*) across the wings of blue tits (*Parus caeruleus*). *Canadian Journal of Zoology* 78, 1397-1407. <https://doi.org/10.1139/z00-068>
- Whiteman, N.K., Santiago-Alarcon, D., Johnson, K.P., Parker, P.G. 2004. Differences in straggling rates between two genera of dove lice (Insecta: Phthiraptera) reinforce population genetic and cophylogenetic patterns. *International Journal for Parasitology* 34(10), 1113-1119. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2004.06.003>