



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas

Tesis para la obtención del Grado Académico de Doctor en Ciencias Biológicas

**PICHONES PARASITADOS POR *Philornis*
(DIPTERA: MUSCIDAE): IMPORTANCIA Y
POTENCIAL EFECTO DEL CAMBIO CLIMÁTICO**

Darío Ezequiel Manzoli

Director: Dr. Pablo Martín Beldomenico

**Laboratorio de Ecología de Enfermedades - Facultad de Ciencias Veterinarias –
Universidad Nacional del Litoral, Instituto de Ciencias Veterinarias del Litoral
(UNL – CONICET).**

2014

INDICE GENERAL

Índice de Figuras.....	V
Índice de Tablas.....	VIII
Abreviaturas.....	XI
Resumen.....	XII
Abstract.....	XIV
INTRODUCCIÓN	1
1) Cambio ambiental global, parásitos y la salud de sus hospedadores: El caso de <i>Philornis</i> y sus interacciones.....	1
<i>1. a. La salud como requisito para la conservación.....</i>	2
<i>1. b. Efectos del cambio global sobre la salud de las aves silvestres.....</i>	6
<i>1. c. El cambio ambiental y las moscas del género Philornis.....</i>	8
2) El género <i>Philornis</i> , Meinert 1890.....	10
3) Los hospedadores de <i>Philornis</i>	11
4) Factores que afectan el parasitismo por <i>Philornis</i>	16
5) Efectos de <i>Philornis</i>	17
6) Modelado matemático en epidemiología.....	19
OBJETIVOS.....	20
MATERIALES Y MÉTODOS	22
1) Niveles de organización biológica estudiados.....	22
<i>1. a. Nivel individual.....</i>	23
<i>1. b. Nivel micro-hábitat.....</i>	25
<i>1. c. Nivel comunidad.....</i>	26
<i>1. d. Nivel biogeográfico.....</i>	28
<i>1. e. Nivel interanual.....</i>	28

2) Áreas de estudio.....	29
3) Recolección de los datos.....	32
3.a. Estudios realizados en los sitios de Santa Fe.....	32
3. a1. Estudios observacionales.....	32
3. a2. Estudio Experimental.....	33
3.b. Estudio biogeográfico.....	35
4) Búsqueda de nidos y acceso a los pichones.....	35
5) Análisis estadístico.....	38
5. a. Las variables.....	39
5.a.1 Factores que afectan el parasitismo.....	39
5.a.2 Estudio observacional.....	41
5.a.3 Estudio experimental.....	42
5. b. Las distribuciones de las variables.....	42
6) Procesamiento de muestras en el laboratorio.....	45
6. a Hemograma.....	45
6. b Técnicas utilizadas para la identificación específica de <i>Philornis</i> ...	48
6) Modelado matemático.....	50
RESULTADOS.....	52
1) El parasitismo por <i>Philornis sp.</i> a 3 diferentes latitudes del Centro Norte Argentino.....	52
2) Determinantes a distintos niveles de organización biológica que afectan el parasitismo por <i>Philornis torquans</i> en pichones de aves.....	56
2. a. Variables a nivel de Individuo asociadas con la infección.....	58
2. b. Variables a nivel de micro hábitat asociadas con la infestación.....	61
2. c. Variables a nivel de comunidad asociadas con la infestación.....	60
2. d. Comparación interanual.....	68

3) Efecto de <i>Philornis torquans</i> sobre sus hospedadores: Estudio observacional.....	70
3. a <i>Mortalidad</i>	70
3. b <i>Efecto subletal</i>	75
3.b.1 Velocidad del crecimiento del tibio-tarso.....	76
3. b.2 Efectos sobre la dinámica de leucocitos y eritrocitos.....	80
- Glóbulos blancos.....	80
- Glóbulos rojos.....	83
4) Efectos de <i>Philornis torquans</i> sobre sus hospedadores: Evidencia experimental.....	86
4. a. <i>Sobrevida</i>	81
4. b. <i>Efectos subletales</i>	91
4. b.1. Crecimiento del tarso.....	91
4. b.2. Dinámica hematológica.....	94
Recuento diferencial de leucocitos.....	96
- <i>Heterófilos</i>	97
- <i>Eosinófilos</i>	98
- <i>Basófilos</i>	97
- <i>Linfocitos</i>	98
- <i>Monocitos</i>	99
5) Modelo matemático de las dinámicas de parásito – hospedador.....	103
DISCUSIÓN	108
1) Estudio a tres latitudes en el Centro-Norte de Argentina.....	108
2) Factores asociados a la miasis.....	109
2.a. <i>Nivel individual</i>	110
2.b. <i>Nivel de Micro-hábitat</i>	111

2.c. Nivel del nido y comparación interanual.....	112
3) Impacto del parasitismo.....	114
4) Modelo epidemiológico de <i>Philornis torquans</i>	118
CONCLUSIONES.....	119
PROYECCIONES A FUTURO.....	122
AGRADECIMIENTOS.....	123
BIBLIOGRAFÍA.....	125

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Componentes y efectores del cambio ambiental global y su relación con el equilibrio entre la salud de los hospedadores y la proliferación de los patógenos.....	4
Figura 2: Zonas de muestreo a nivel biogeográfico.....	31
Figura 3: Se indican las áreas de estudio de los sitios Santa Fe.....	32
Figura 4: Remoción de una larva de <i>Philornis</i> en un pichón de <i>Pi. sulphuratus</i>	34
Figura 5: Muestra los pasos a seguir al momento de observar un nido de <i>Furnarius rufus</i>	36
Figura 6: Procedimiento realizado en nidos cerrados de espinas/palos.....	37
Figura 7: Extracción de sangre mediante el corte de uña.....	46
Figura 8: Cuadrícula de cámara de Neubauer para recuento absoluto de glóbulos rojos y blancos.....	47
Figura 9: Refringencia diferencial producida por la solución de Rees- Ecker.....	48
Figura 10: Comparación de las densidades de aves encontradas en cada una de las zonas del estudio biogeográfico.....	53
Figura 11: Datos reales de las abundancias parasitarias en relación a la edad de las tres especies hospedadoras preferenciales.....	58
Figura 12: Predicciones de abundancia de <i>Philornis</i> dependiendo de las variables a nivel individual.....	60
Figura 13: Predicción de los mejores modelos en el nivel de micro hábitat de la abundancia media de <i>Philornis</i>	64
Figura 14: Abundancia media de <i>Philornis</i> como predictor de los mejores modelos a nivel de comunidad.....	67
Figura 15: Comparación interanual de los datos colectados entre las temporadas (2006-2012).....	69

Figura 16: Cantidad de total de pichones muestreados (barra azul) y muertos (barra roja) por sitio de muestreo y año.....	71
Figura 17: Cantidad de pichones, precipitaciones, temperaturas (máxima y mínima) y número de larvas por semana que se presentaron en la temporada 2008-2009.....	72
Figura 18: Cantidad de pichones, precipitaciones, temperaturas (máxima y mínima) y cantidad de larvas por semana que se presentaron en la temporada 2009-2010.....	73
Figura 19: Regresiones de variables que afectan la velocidad de crecimiento del tarso (expresado en milímetros por día).....	79
Figura 20: Recuento absoluto de glóbulos blancos en los tres hospedadores preferenciales evaluados en función de la intensidad parasitaria a diferentes edades.....	82
Figura 21: Factores principales que afectan la concentración de glóbulos rojos.....	85
Figura 22: Abundancia media de larvas de distintos estadios según hospedadores y grupo.....	87
Figura 23: Foto comparativa de pichones hermanos de <i>Phacellodomus ruber</i> (tratado y control).....	89
Figura 24: Mortalidad observada entre los individuos del grupo control y tratados para las dos especies estudiadas.....	90
Figura 25: Probabilidad de desaparición de pichones, dependiendo especie y grupo (tratado o control), en función de la cantidad de visitas.....	91
Figura 26: Crecimiento del tibio-tarso en función de la edad.....	92
Figura 27: Relación entre velocidad de crecimiento del tarso en función del número de larvas para los grupos control y tratamiento de ambas especies.....	94
Figura 28: Modelo de la estructura y dinámica del crecimiento de una larva promedio.....	103
Figura 29: Modelo compartimental que describe la dinámica de los hospedadores.....	105

Figura 30: Distribución de cada tipo de larvas durante la vida promedio de un pichón de <i>Pi. sulphuratus</i>	106
Figura 31: Dinámica de la población de pichones <u>susceptibles</u> a ser parasitados por <i>Philornis torquans</i>	106
Figura 32: Dinámica de la población de pichones <u>infestados</u> a ser parasitados por <i>Philornis torquans</i>	107

INDICE DE TABLAS

Tabla 1: Especies de aves estudiadas en un ensayo piloto durante temporadas reproductivas 2006-2007 y 2007-2008. Se indica el número de pichones observados, la prevalencia e intensidad de <i>Philornis sp.</i>	12
Tabla 2: Resumen de datos recolectados en las áreas de estudio en Chaco, Santa Fe y Buenos Aires.....	55
Tabla 3: Especies de la comunidad de aves estudiadas en las dos áreas del centro de la Provincia de Santa Fe.....	56
Tabla 4: Parámetro del nivel de organización individual asociados al parasitismo por <i>P. torquans</i> en los hospedadores preferenciales.....	59
Tabla 5: Modelos seleccionados del nivel micro hábitat que contienen el 90% de los pesos acumulados de QAIC, se muestran los predictores asociados con la abundancia de <i>Philornis torquans</i>	61
Tabla 6: Variables de interés de los mejores modelos que asocian los factores del micro hábitat con la abundancia media de <i>P. torquans</i> en las nidadas.....	62
Tabla 7: Modelos seleccionados del nivel comunidad que contienen el 90% de los pesos acumulados de AIC, se muestran los predictores asociados con la abundancia de <i>Philornis torquans</i>	65
Tabla 8: Parámetros de los mejores modelos que describen los factores a nivel de comunidad asociados con la abundancia media de <i>P. torquans</i> en una determinada semana.....	66
Tabla 9: Resumen anual de parasitismo de <i>P. torquans</i> , abundancia de hospedador y variables climáticas observadas en el <i>sitio Reserva</i> desde 2006 hasta 2012.....	68
Tabla 10: Modelo lineal de la abundancia de larvas en la comunidad en función de variables climáticas y densidad de <i>Pitangus sulphuratus</i> .	68
Tabla 11: Parámetros asociados a la desaparición de los hospedadores preferenciales de <i>Philornis torquans</i>	74

Tabla 12: Mejores modelos que ajustan a la velocidad de crecimiento del tibio-tarso.....	77
Tabla 13: Modelo lineal mixto con las variables que afectan la velocidad de crecimiento del tibio-tarso (mm/ día).....	78
Tabla 14: Valores de mediana, rango (máximo y mínimo) y media (entre paréntesis el error estándar) de glóbulos blancos de los hospedadores preferenciales discriminado en parasitados y no parasitados.....	80
Tabla 15: Modelo lineal mixto generalizado que asocia factores intrínsecos y extrínsecos al individuo con la cantidad de leucocitos.....	80
Tabla 16: Valores de mediana, rango (máximo y mínimo) y media (entre paréntesis el error estándar) de glóbulos rojos de los hospedadores preferenciales discriminado en parasitados y no parasitados.....	83
Tabla 17: Modelo asociado con la concentración de glóbulos rojos.....	84
Tabla 18: Intensidad media de cada estadio larvario de <i>Philornis torquans</i> por especie y grupo.....	88
Tabla 19: Modelos en los que se comparan la intensidad de parasitismo entre los grupos control y tratamiento en las dos especies.....	88
Tabla 20: Modelo mixto lineal generalizado con respuesta binomial del efecto de la remoción de larvas sobre la pérdida de pichones.....	90
Tabla 21: Modelo lineal generalizado que muestra el efecto del tratamiento sobre el crecimiento diario del tarso.....	93
Tabla 22: Comparación de la media y error estándar entre los grupos tratados y control en ambas especies estudiadas.....	94
Tabla 23: Modelo mixto lineal mostrando el efecto del tratamiento sobre la concentración de eritrocitos.....	95
Tabla 24: Modelo lineal mixto mostrando el efecto del tratamiento sobre los leucocitos.....	96
Tabla 25: Parámetros de los recuentos relativos de cada tipo de glóbulo blanco	97
Tabla 26: Modelo lineal generalizado (distribución Poisson) del efecto del tratamiento sobre los heterófilos de ambas especies estudiadas.....	99

Tabla 27: Modelo lineal generalizado (distribución Poisson) del efecto del tratamiento sobre los eosinófilos de ambas especies estudiadas.....	100
Tabla 28: Modelo lineal generalizado (distribución Poisson) del efecto del tratamiento sobre los basófilos de ambas especies estudiadas.....	100
Tabla 29: Modelo lineal generalizado (distribución Poisson) del efecto del tratamiento sobre los linfocitos de ambas especies estudiadas.....	101
Tabla 30: Modelo lineal generalizado (distribución Poisson) del efecto del tratamiento sobre los monocitos de ambas especies estudiadas.....	101

ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS.

AIC	Criterio de Información de Akaike, del inglés Akaike Information Criteria
ITS	Internal transcribed spacer (Espaciador interno transcripto)
<i>Ph. ruber</i>	<i>Phacellodomus ruber</i> (Espinero grande)
<i>Ph. sibilatrix</i>	<i>Phacellodomus sibilatrix</i> (Espinero chico)
<i>Pi. sulphuratus</i>	<i>Pitangus sulphuratus</i> (Benteveo)
<i>P. downsi</i>	<i>Philornis downsi</i>
<i>P. torquans</i>	<i>Philornis torquans</i>
GB	Glóbulos blancos
GR	Glóbulos rojos
Precip.	Precipitación
OR	Odds Ratio
Dens.	Densidad
d	Día
v	Visita
s	Semana
μ l	Microlitro
β (Beta)	Coefficiente de regresión
ρ (Rho)	Coefficiente de correlación de Spearman

RESUMEN

El Género *Philornis*, es un grupo de moscas de la Familia Muscidae que en su estadio larvario parasitan aves y pueden ser altamente perjudiciales para los pichones. La mayor parte del conocimiento actual se limita a *Philornis downsi*, parásito semi-hematófago que, luego de ser introducido a las Galápagos, es una amenaza para la conservación de los pinzones de Darwin. El resto de las especies del género (principalmente moscas que producen miasis cavitaria), a pesar de existir evidencia de producir efectos deletéreo, han sido poco estudiadas especialmente en Sudamérica. Algunas investigaciones de tipo observacional han evaluado los efectos letales y subletales de las miasis cavitaria por *Philornis*, pero los resultados han diferido y la evidencia de causalidad presentada es débil. Tales análisis no controlaron por fenómenos de enmascaramiento e interacción. Por otra parte, se ha comprobado que el incremento de precipitaciones y de temperaturas por lo general se correlacionan positivamente con prevalencia e intensidad de ectoparásitos, pudiendo incluir en estas generalizaciones al parasitismo por *Philornis*. Para establecer los determinantes de este patógeno se requiere de estudios con datos meteorológicos de corto plazo. Evidencia anecdótica sugiere que la ocurrencia de estas miasis está en incremento en el centro de Argentina. Considerando que el clima ha estado cambiando en la región (mayores temperaturas ambientales y precipitaciones), la ecoepidemiología de estos parásitos debería estudiarse en el sur de Sudamérica, ya que el calentamiento global puede causar la expansión geográfica de estos parásitos hacia el sur. El objetivo general de la presente tesis es determinar si el cambio climático representa una amenaza para la conservación de aves Passeriformes. Para lo cual se llevaron a cabo estudios observacionales longitudinales y experimentales.

Al momento de determinar cuáles son los factores que están asociados con la abundancia parasitaria de *Philornis torquans* se generaron estudios a distintos niveles de organización biológica. Cuando se evaluó a nivel de individuo, se encontró que existen diferencias entre las especies de hospedadores y fue importante la edad en que alcanzaban el máximo de parasitismo. Las principales variables que favorecieron el parasitismo a nivel de microhábitat, fueron la menor altura de los bosques autóctonos y la presencia de bosques exóticos establecidos. Por último, a nivel de comunidad, la abundancia de *Philornis* estuvo significativa y positivamente asociada a la densidad de *Pi. sulphuratus* y precipitaciones pasadas. Para medir el impacto de la miasis sobre las crías de aves se estableció tanto en un estudio longitudinal como experimental. En el primero, se observó un efecto negativo

diferencial dependiendo el hospedador analizado, el mayor impacto fue en las especies de *Phacellodomus* (*Ph. ruber* y *Ph. sibilatrix*) siendo menor en *Pi. sulphuratus*, mientras que aquellos pichones que sobrevivieron tuvieron un crecimiento más lento. Al analizar los resultados de un experimento, de tipo ensayo a campo, cuyo tratamiento fue la extracción diaria de larvas de *Philornis*, hubo diferencias marcadas al comparar la sobrevida entre los dos hospedadores más parasitados, mientras que en *Phacellodomus ruber* los controles tuvieron 5 veces más probabilidades de morir que los tratados, esto no se observó en *Pitangus sulphuratus*. Al evaluar los parámetros hematológicos, en ambas especies la miasis se asoció con anemia, pero sólo en *Ph. ruber* los controles presentaron una marcada leucocitosis, acompañada con heterofilia y linfopenia, importante comparado con los tratados. Por último, se muestra un modelo matemático compartimental de tipo SIS acoplado con SIR, que es el primero que se realiza para miasis.

ABSTRACT.

Gender *Philornis*, is a Muscidae's group of flies which parasitize birds in their larval stage and can be highly detrimental for the nestlings. Most of the current knowledge is limited to *Philornis downsi*, semi-hematophagous parasite which, after being introduced to the Galapagos Island, is a threat to the conservation of Darwin's finches. The other species of the genus (mainly produce cavitary myiasis flies), have been little studied in South America although there is evidence to produce deleterious effects in their hosts.

Some observational studies have evaluated the lethal and sublethal effects of cavitary myiasis *Philornis*, but the results have differed and presented evidence of causality is scarce. Such analysis is not controlled by confounder and interaction phenomena. Moreover, it has been found that increasing temperature and rainfall usually are positively correlated with prevalence and intensity of ectoparasites, including in these generalizations the parasitism by *Philornis*. To establish the determinants of this pathogen are necessary studies with short-term meteorological data. Anecdotal evidence suggests that the occurrence of these myiasis is increasing in central Argentina. Whereas the climate has been changing in the region (higher environmental temperature and rainfall), the eco-epidemiology of these parasites should be studied in Southern South America, because that global warming may cause the geographical spread of these parasites. The objective of this thesis is to determine if climate change could be poses a threat to the conservation of passerine birds. In this regard, we carried out experimental and longitudinal observational studies.

To determine *Philornis torquans*'s abundance, studies at different levels of biological organization were generated. When we evaluated abundance at the individual level, we found that exist differences between of host species age and in addition, was important the age when they reach the maximum parasitism. The main variables in the microhabitat level that favored parasitism were the lowest height of native forests and the presence of established exotic forests. Finally, at the community level, the abundance of this larva was significantly and positively associated with the density of *P. sulphuratus* and past rainfall. To measure the impact of miasis on the young bird were established longitudinal and experimental studies. In the first case, a negative differential effect depending on the host, and the greatest impact was caused in *Phacellodomus*'s species (*Ph. ruber* and *Ph. sibilatrix*) being lower in *P. sulphuratus*. Moreover, survivor nestlings showed a slower growth.

Analyzing the results of an experiment (field tried) study, whose treatment was the daily extraction of *Philornis*'s larvae, there were marked differences to compare survival between the two parasitized hosts, while in *Ph. ruber* controls had 5 more chances of die than those treated, this was not observed in *Pi. sulphuratus*.

Assessing hematological parameters, the myiasis was associated with anemia in both species, but only in *P. ruber*, controls showed marked leukocytosis and lymphopenia accompanied with heterophily compared to those that were treated. Finally, a compartment mathematical model of SIS type coupled with SIR, which is the first one done for a miasis.

INTRODUCCIÓN

1) CAMBIO AMBIENTAL GLOBAL, PARÁSITOS Y LA SALUD DE SUS HOSPEDADORES. EL CASO DE *Philornis* Y SUS INTERACCIONES.

Nuestra biósfera está sufriendo una dramática y acelerada modificación como consecuencia de la creciente actividad humana. Los hábitats naturales están siendo modificados como consecuencia del avance de la frontera agropecuaria, el manejo de los cauces hídricos y el desarrollo urbano e industrial. Estas modificaciones se dan en gran magnitud y celeridad, características que actúan de manera conjunta, mientras que el ambiente no se adapta con la misma velocidad. Como ejemplo de la ampliación de las zonas dedicadas a la agricultura, en un plazo de 14 años (1988–2002) casi se cuadruplicó la superficie dedicada a cultivos anuales en Argentina (Paruelo y col., 2006), en gran medida como consecuencia de la conversión de ambientes naturales a tierras agrícolas, situación que luego se vio exacerbada por la rápida expansión de la soja transgénica (Aizen y col., 2009).

Además, se observa una creciente emisión de gases de efecto invernadero, producidos principalmente por el uso de combustibles y las actividades agropecuarias (Pachauri y Reisinger, 2008). Durante el proceso de combustión (por el uso de derivados del petróleo o por la quema de biomasa vegetal) se produce la liberación del dióxido de carbono y del nitrógeno contenidos en reservorios de largo plazo. También se debe considerar la liberación de metano a partir de la fermentación anaeróbica (un ejemplo es el proceso producido en el rumen de los bóvidos) o la deposición del nitrógeno agregado por fertilización en el ambiente, especialmente cuando las fuentes de este elemento sobrepasan los requerimientos de las plantas (Giuffré, 2003). Estos factores son los principales determinantes del cambio climático que estamos experimentando (Houghton y col., 2001), que se traduce en un aumento de la

temperatura ambiente, perturbaciones de los regímenes pluviales, mayores frecuencias de eventos climáticos extremos (ej., huracanes, inundaciones, sequías) y desplazamiento de regiones ecológicas en el planeta (Thuiller, 2007).

La actividad humana está generando al mismo tiempo una acumulación de residuos y compuestos químicos que comprometen los procesos biológicos y que pueden tener un impacto directo sobre la salud de los animales, incluido el hombre. Las fuentes de estos contaminantes incluyen la deposición final inadecuada de residuos sólidos urbanos de origen domiciliario (Giusti, 2009), los desperdicios industriales (Giusti, 2009; Mari y col., 2009), la utilización de agroquímicos (Giuffré, 2003; Bernardos y Zaccagnini, 2011), y los residuos provenientes de actividades humanas al aire libre (Ferreira y col., 2009).

La destrucción de los ecosistemas naturales, el cambio climático y la contaminación afectan a los procesos biológicos produciendo el actual cambio ambiental global. Lejos de ser independientes, estos efectores de cambio ambiental pueden interactuar entre sí. Por ejemplo, la deforestación desestabiliza el clima a nivel local (Nobre y col., 1991; Laurance y Williamson, 2001), sumando una perturbación adicional al efecto causado por la liberación de dióxido de carbono. El calentamiento global tiene la capacidad de agudizar la toxicidad de ciertos contaminantes e incrementar las concentraciones de ozono troposférico (Noyes y col., 2009). Esto pone en evidencia que es inapropiado intentar entender un efecto haciendo foco en un único factor causal. Es preciso comprender que el efecto neto del cambio global sobre cada sistema biológico es el resultado de una compleja acción conjunta de diferentes efectores de cambio, los que a su vez interactúan entre sí, pudiendo estas interacciones, en ocasiones, resultar en un sinergismo que magnifica el impacto.

1. a. La salud como requisito para la conservación

Los conceptos de salud y enfermedad son difíciles de definir en animales silvestres (Hudson, 1998). Las poblaciones silvestres no están sujetas a medicina preventiva (ej., vacunación), tratamientos específicos o paliativos, ni responden con medidas de emergencia (ej., fumigación) ante epidemias. Esta ausencia de intervención médica determina que una población silvestre es diferente a una población humana o de animales domésticos con respecto a la salud y a la enfermedad por tres razones: (1) la población silvestre habita en ambientes ricos en patógenos, (2) la exposición continua a patógenos determina una gran

experiencia inmunológica y estímulo antigénico constante, y (3) la selección natural determina una estructura genética poblacional con mayor resistencia a las enfermedades. En consecuencia, las poblaciones silvestres poseen una mayor resistencia intrínseca a las enfermedades infecciosas y parasitarias que las poblaciones humanas o de animales domésticos (Wobeser, 2009), pero son muy vulnerables cuando esta resistencia es abatida, ya que no existen sistemas análogos a la medicina.

Mientras que la presencia de un agente patógeno en un ser humano o en un animal doméstico se interpreta como anormal, todos los vertebrados silvestres sirven de hospederos para una innumerable cantidad de pequeñas especies (virus, bacterias, hongos, protozoos y metazoos) que se comportan como parásitas o, en algunos casos, como comensales. Estas especies forman la comunidad parasitaria de un individuo y son parte de la salud del animal. Estos agentes pueden comportarse como patógenos para otras especies de la misma comunidad y, eventualmente, pueden generar una enfermedad en la especie hospedera (ej., cuando la condición de los individuos está deteriorada debido al estrés). No obstante, en un ecosistema en equilibrio relativo, este parasitismo no representa una amenaza sino un factor de selección natural y de control poblacional (Hudson, 1998), ya que las infecciones se vuelven más frecuentes y severas cuando la abundancia del hospedero aumenta (Beldomenico y Begon, 2010). En estos sistemas en los cuales está permanentemente presente la “lucha” entre la salud de los individuos y la acción de los patógenos, el cambio global podría producir una perturbación en el equilibrio, favoreciendo a los patógenos (Zamora-Vilchis, 2012) (Figura 1).

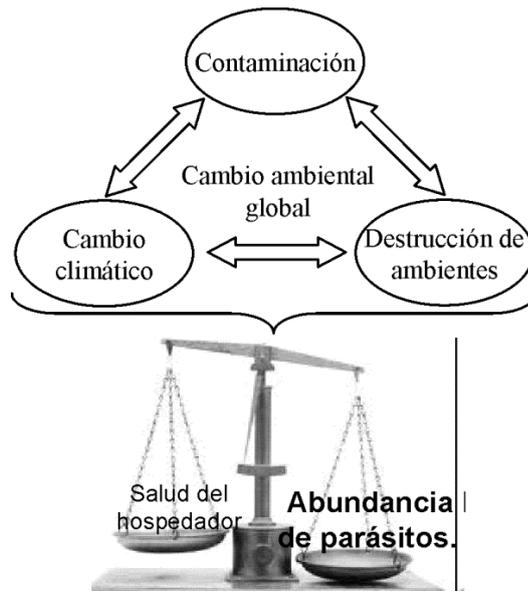


Figura 1: Componentes y efectores del cambio ambiental global y su relación con el equilibrio entre la salud de los hospedadores y la proliferación de los patógenos.

Es ampliamente reconocido actualmente que las enfermedades constituyen una amenaza considerable que contribuye a la pérdida de biodiversidad (Pedersen y col., 2007; Smith y col., 2009). Patógenos específicos han sido incriminados como principales causantes de declinaciones poblacionales, como por ejemplo el Distemper canino en carnívoros (Deem y col., 2000), la Quitridiomycosis en anfibios (Berger y col., 1998), el tumor facial transmisible en el Demonio de Tasmania (McCallum, 2008), el síndrome de la nariz blanca en murciélagos en América del Norte (Blehert y col., 2009) y el virus de Influenza Aviar H5N1 en varias especies de aves del Viejo Mundo (Beldomenico y Uhart, 2008). La lista de ejemplos en los que un único patógeno se erige como la principal amenaza para poblaciones de animales silvestres está en franco incremento.

Otro factor importante que resulta una amenaza para la salud de la fauna es la actividad humana. Básicamente, estas amenazas provienen de la exposición a patógenos exóticos, la contaminación y otros estresores ambientales, como ser la modificación del uso de la tierra. Los patógenos foráneos por lo general provienen de animales domésticos, fauna exótica introducida y del mismo ser humano. De esta forma el ser humano colabora en el aumento del área de distribución de los patógenos, siendo uno de los factores que favorece la presentación de las enfermedades emergentes, transformándose esto en un problema especialmente, cuando

en el ecosistema receptor existen especies particularmente vulnerables. Esta susceptibilidad exacerbada se produce esencialmente debido a que el sistema inmune de la especie silvestre hospedera evolucionó sin ser desafiado por el patógeno introducido, determinando en una ausencia de adaptación evolutiva y consecuente mayor vulnerabilidad ante estas nuevas infecciones. El cambio ambiental global también tiene la capacidad de exponer a la fauna a agentes patógenos nuevos, ya que puede ejercer una gran influencia en la distribución de patógenos y vectores (Ostfeld, 2009; Mills, 2010).

La actividad humana genera contaminación de varios tipos y el volumen de residuos volcados al ambiente ha estado en permanente crecimiento desde la revolución industrial. Estos contaminantes pueden causar mortalidad o efectos que, sin llegar a ser letales, afectan la salud de los animales silvestres, lo que puede comprometer a las poblaciones, causando su declinación. En algunos casos existe toxicidad aguda, que es la que tiene consecuencias más espectaculares porque suele causar la muerte en forma masiva. Uno de los casos más estudiados a fines del siglo pasado en Argentina, fue una gran mortandad (más de 6000 animales) de Aguilucho Langostero (*Buteo swainsoni*) por intoxicación con un insecticida organofosforado de uso agrícola, el monocrotofós (Uhart y Zaccagnini, 1999). Por otro lado, más difícil de percibir, aún en poblaciones humanas y en animales domésticos, es la toxicidad crónica, que generalmente produce efectos sutiles pero con la capacidad de tener un impacto de consideración para la dinámica poblacional. Tal vez el ejemplo más famoso fue el efecto que el insecticida organoclorado DDT estaba teniendo en la reproducción de las aves, entre ellas el Águila Americana (*Haliaeetus leucocephalus*), hacia fines de la década de 1960. Luego de la prohibición de este insecticida en EEUU, las águilas experimentaron una notable recuperación (Grier, 1982). Muchas de las sustancias que producen intoxicación crónica tienen capacidad de biomagnificación y su persistencia en el ambiente, hallándose restos de este compuesto en carcasas de Foca de Weddell o de Elefante Marino del Sur con niveles entre 40–160 veces mayores a los del krill, y hasta en tejido adiposo de mujeres de Argentina (Muñoz-de-Toro y col., 2006). Una de las características del cambio global es que se pueden observar efectos a distancia del foco o centro de perturbación, como sucedió con el hallazgo de residuos de compuestos organoclorados en animales de lugares tan remotos como la Antártida (Goerke y col., 2004). Esto puede agravar el impacto negativo producido por otros componentes del cambio ambiental global (Jetz y col., 2007).

Las dinámicas de salud de las poblaciones de animales silvestres dependen de una compleja red de factores que interactúan, más que de la presencia o emergencia de un agente patógeno, tóxico o factor de riesgo determinado (Beldomenico y Begon, 2010). Así, en la naturaleza, las dinámicas poblacionales de animales dependen en gran medida de la interacción de éstos con su comunidad parasitaria, en un equilibrio circular en el que los animales deben estar en buena condición de salud para mantener las infecciones bajo control y deben controlarlas para mantenerse en buena condición de salud (Beldomenico y col., 2008a; Blanchet y col., 2009; Beldomenico y Begon, 2010). De esta noción se infiere que el destino de individuos silvestres y de las poblaciones de las que forman parte depende íntimamente de su salud. Una población saludable es, necesariamente, una población resiliente. Es por esto que la salud recibe cada vez mayor atención en los ámbitos de la conservación (Deem y col., 2001; McCallum, 2008; Smith y col., 2009; Redford y col., 2011). Una especie exitosamente conservada debe ser, entre otros atributos, una población saludable, que implica un equilibrio patógeno–hospedero existente o re-establecido, libre de efectos humanos deletéreos sobre la salud y resiliente a factores estresantes (Redford y col., 2011). Los cambios que están sufriendo los ambientes naturales tienen el potencial de afectar este equilibrio patógeno–hospedero y, de esta manera, modificar las dinámicas de salud, volviendo a las poblaciones menos resilientes y más vulnerables.

1. b. Efectos del cambio global sobre la salud de las aves silvestres

El cambio global tiene el potencial de producir distintos efectos directos sobre la fauna, y en especial en aves. Existe un volumen creciente de literatura científica que trata este problema. En un número especial de la revista científica *Climate Research* se incluyen 13 contribuciones que describen el impacto del cambio climático sobre los patrones migratorios de varias especies de aves. Los efectos pueden desencadenar impactos muy nocivos para algunas poblaciones de aves. A modo ilustrativo, el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) ha sufrido una modificación en sus tiempos de migración, lo que determinó que su reproducción no coincidiera con el período de máxima oferta de alimento. La consecuencia fue la reducción de un 90% de su población en las últimas dos décadas en áreas donde su migración se encontraba desfasada (Both y col., 2006).

El impacto directo del cambio climático sobre las aves no se restringe a perturbaciones migratorias. El aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos representa una grave amenaza para numerosas especies de aves (Albright y col., 2010; Van de Pol y col., 2010). Las sequías producen grandes cambios en la riqueza, abundancia y composición de las comunidades de aves (Albright y col., 2010). Según un estudio reciente, las inundaciones van a afectar en gran medida el éxito reproductivo de las aves costeras (Van de Pol y col., 2010).

Otras amenazas simultáneas con el cambio climático tienen un efecto negativo directo sobre las poblaciones de aves. Un estudio reciente estableció que la deforestación en la Mata Atlántica en Brasil ha causado la reducción del 80–90% del ambiente propicio para las aves, estimándose que esto tuvo un mayor efecto que el producido por el cambio climático (Loiselle y col., 2010).

Los efectores de cambio ambiental global también pueden ejercer su impacto sobre la fauna a través de su influencia sobre la salud de los individuos de una población silvestre. Si bien hasta el presente el efecto de la modificación de hábitat sobre la salud de las aves silvestres se ha estudiado muy poco, es muy probable que sea considerable (Sehgal, 2010). Recientemente, un estudio comparó la riqueza y la prevalencia de hemoparásitos en aves entre áreas deforestadas e intactas en Camerún (Chasar y col., 2009), encontrándose diferentes patrones de transmisión de *Plasmodium* spp. y *Haemoproteus* spp. entre ambas áreas. Son necesarios más estudios similares, en otros sistemas parásito–hospedador, donde se considere la intensidad de infección y no solo la prevalencia. De esta manera, se estará en una posición menos incierta acerca de cómo las modificaciones del paisaje influyen sobre la salud de las aves.

Los efectos directos del cambio climático sobre la salud de las aves silvestres se producen por múltiples mecanismos (Beldomenico y col., 2008b): (1) la expansión geográfica de patógenos, vectores u hospederos, (2) los cambios en la estacionalidad de algunas enfermedades, (3) la mayor severidad de las infecciones al verse favorecido el patógeno, (4) la mayor exposición a patógenos por cambios comportamentales, y (5) la reducción de la inmunidad en los hospederos. Todos estos mecanismos podrían afectar la dinámica de las poblaciones y la salud del sistema. Atribuir un efecto neto sobre la salud de la fauna al cambio climático es muy difícil, dado que serían necesarios datos recolectados sistemáticamente durante varias décadas y, concomitantemente, existen otros cambios igualmente drásticos (por ejemplo, deforestación, contaminación). No obstante, estudiar la relación de los diferentes

componentes del sistema por separado permitiría desentrañar mecanismos mediante los cuales el cambio climático y otros efectores del cambio ambiental global podrían tener un impacto sobre la salud de los animales silvestres, brindando el sustrato para la construcción de modelos matemáticos que permitan predecir el efecto bajo diferentes escenarios. Se desarrolla a continuación el caso del parasitismo de pichones de aves por larvas subcutáneas de moscas del género *Philornis*.

1. c. El cambio ambiental y las moscas del género Philornis

Está demostrado que las enfermedades en las que están implicados vectores o parásitos artrópodos se han incrementado sensiblemente en las últimas dos décadas, y se ha atribuido este efecto al calentamiento global (Harvell y col., 2002). Por lo general, las fluctuaciones en el clima se correlacionan con la prevalencia y la intensidad de infecciones e infestaciones de ectoparásitos artrópodos (Heeb y col., 2000; Dawson y col., 2005). A mayor humedad y temperatura, mayor prevalencia e intensidad de este tipo de parasitismo. Como consecuencia, las variaciones en el clima resultantes del cambio global podrían determinar un impacto considerable sobre las poblaciones de hospedadores, a causa del incremento en el parasitismo. Estudios recientes de miasis por moscas del género *Philornis* muestran evidencia que sustenta esta hipótesis. Existe evidencia anecdótica de que la ocurrencia de estas miasis está en incremento en el centro de Argentina (de la Peña y col., 2003). Considerando que el clima ha estado cambiando en la región (mayores temperaturas ambientales y precipitaciones) y se proyectan escenarios de mayores cambios aún (Parry y col., 2007), la eco epidemiología de estos parásitos debería estudiarse en el sur de Sudamérica, ya que el calentamiento global puede causar la expansión geográfica de estos parásitos hacia el sur, determinando que en su camino se encuentren con nuevas especies de aves susceptibles, con sistemas inmunes inexpertos (como fue el caso de *P. downsi* en Galápagos). Asimismo, si la abundancia de estos parásitos aumenta como consecuencia de mayores precipitaciones y temperaturas, esto supondría también un impacto negativo sobre aves presentes en la distribución original de las moscas.

Se ha observado asociación (evidencia correlacional) entre el parasitismo y efectos deletéreos sobre los pichones, desde disminución de la condición de salud (tales como menor velocidad de aumento de peso, crecimiento de huesos largos y de plumas) hasta mortandad del hospedador (Arendt, 1985a; Rabuffetti y Reboreda, 2007; Segura y Reboreda, 2011). No obstante, la evidencia de causalidad presentada es débil, ya que los estudios citados no realizaron análisis estadísticos que controlaran fenómenos de enmascaramiento e interacción, por lo que el efecto de *Philornis* sobre los pichones no podría ser distinguido de otros factores también asociados con el parásito, como posibles enmascaramientos producidos por las precipitaciones o temperatura ambiental. Por ende, para tener más evidencia que permita establecer una relación causa-efecto entre *Philornis* subcutánea y la salud del pichón son necesarios estudios experimentales (interviniendo sobre la presencia del parásito) y estudios observacionales longitudinales que permitan establecer coherencia temporal entre causa y efecto y un análisis estadístico que tenga en cuenta potenciales factores enmascaradores y/o modificadores de efecto.

2) EL GÉNERO *Philornis* MEINERT 1890

El género *Philornis* Meinert 1890 es un grupo de Dípteros de la Familia Muscidae, que incluye aproximadamente unas 50 especies que se distribuyen en el Neotrópico (Teixeira, 1999). Los adultos son de vida libre y se alimentan de materia orgánica en descomposición, frutas y flores (Teixeira, 1999). Mientras que las larvas, de las cuales sólo se conoce el comportamiento trófico de aproximadamente 22 especies, están relacionadas con nidos de aves, pero presentan distintos tipos de relación con sus hospederos. Por esta razón se las ha separado en tres grupos:

1) Grupo *aitkeni*: son de vida libre en el nido y comensales, presentan un comportamiento coprófago, está compuesto por dos especies. *Philornis aitkeni* Dodge y *Ph. rufoscutellaris* Couri, las cuales fueron halladas en Trinidad y Tobago y Brasil (Couri, 1999).

2) Grupo *falsifica*: la larva es de vida libre en el nido y semihematófaga, durante el primero y principio del segundo estadio de la larva, esta se aloja en las narinas del pichón; luego, en el resto del período 2 y el 3 se aproxima a los pichones para alimentarse, provoca erosiones en la piel alimentándose de sangre y exudados de la lesión (Fessl y col., 2006b). Aquí se encuentran dos especies, *Ph. falsifica* y *Ph. downsi*. Esta última fue hallada en Trinidad y Tobago, sureste de Brasil, Argentina (en la provincia de Chaco) (Silvestri y col., 2011) y en Paraguay (Schühli y col., 2011) y es sobre quién se ha realizado el mayor número de trabajos relacionados al ciclo biológico del parásito (Fessl y col., 2006b), e impacto sobre sus hospedadores (Dudaniec y Kleindorfer, 2006b; Koop y col., 2011). Esto se debe al gran impacto negativo que se observó que tiene este parásito sobre los pinzones de Darwin en las Islas Galápagos (O'Connor y col., 2010).

3) Grupo *angustifrons*: aquí se agrupan las especies cuyas larvas se comportan como parásitos subcutáneos, que penetran en el integumento del hospedador y permanecen debajo de la piel entre la dermis y la musculatura del cuerpo (Teixeira, 1999; Spalding y col., 2002). Las larvas se alimentan de tejidos, sangre y fluidos tisulares de los pichones y respiran a través de un pequeño agujero que realizan en la piel del hospedero al momento de ingresar. En este grupo se encuentran la mayor cantidad de especies, aproximadamente 18 (el 82%) (Teixeira, 1999). Su distribución abarca toda la región Neotropical, desde el sur de Estados Unidos hasta Argentina (ubicación más Austral la Provincia de Mendoza) (Spalding y col., 2002; Monje y col., 2013). En Argentina se ha

confirmado la presencia de tres especies, mediante clasificación morfológica, de este grupo (Couri y col., 2009): *Philornis blanchardi* García, 1952; *Philornis seguyi* García 1952 y *Philornis torquans* Nielsen, 1913.

Resumiendo el comportamiento trófico que pueden presentar las especies de *Philornis sp.* son coprófagos o provocan miasis. La definición de miasis que se emplea aquí es la propuesta por Zumpt (1965), y que se reproduce en el libro *Myiasis in man and animals in the neotropical región* (Guimarães y col, 1999), como una infestación en animales vertebrados vivos causado por larvas de moscas, las cuales durante un determinado período de tiempo se alimentan de tejidos (vivos o muertos) o líquidos del hospedador.

3) LOS HOSPEDADORES DE *Philornis*

Las larvas de *Philornis* están íntimamente asociadas a pichones de aves, las especies registradas como hospedadoras involucran una gran cantidad de taxones. Es por esto que, primeramente, algunos autores han indicado a las moscas del género *Philornis*, tanto del grupo semihematófagas como subcutáneas, como generalistas (Teixeira, 1999; Couri y col., 2005; Amat y col., 2007).

En un listado de especies hospedadoras, Teixeira (1999) muestra que los grupos parasitados por *Philornis* involucran a: Accipitridae y Falconidae, Phasianidae, Columbidae, Psittacidae, Cuculidae, Strigidae, Trochillidae, Capitonidae, Ramphastidae, Picidae, Dendrocolaptidae. El orden más frecuentemente parasitado es el Passeriforme citándose especies de las familias Furnariidae, Formicariidae, Pipridae, Cotingidae, Tyrannidae, Troglodytidae, Mimidae, Turdidae, Dulidae, Icteridae, Thraupidae, Fringillidae. Sin embargo, esta gama de hospedadores, involucra las especies parasitadas por todas las especies de *Philornis* productoras de miasis. Löwenberg-Neto (2008) basándose en publicaciones, relacionó las especies del parásito con sus respectivos hospederos, observando que cada una estuvo asociada con pocos hospedadores, poniendo en duda el carácter generalista del parásito.

Las especies de aves que se encontraron parasitadas por *Philornis* (causante de miasis cavitaria) en la Argentina, reportadas por Couri y col. (2005) y Segura y Reborada (2011),

fueron: *Anumbius annumbi*, *M. bonariensis*, *M. rufiaxillaris*, *Mimus saturninus*, *Molothrus (Agelaioides) badius*, *Paroaria coronata*, *Phacellodomus sibilatrix*, *Polioptila dumicola*, *Pseudoseisura lophotes*, *Pyrocephalus rubinus*, *Satrapa icterophrys*, *Sicalis flaveola*, *Sporophila sp.*, *Synallaxis spixi*, *Troglodytes aedon*, *Zonotrichia capensis*. En una revisión realizada por Quiroga y col. (2012), se listan los hospedadores que se hallaron parasitados en la Provincia de Santa Fe y Córdoba en los que se encontraron: *Agelaioides badius*, *Anumbius annumbi*, *Certhiaxis cinnamomea*, *Mimus saturninus*, *Paroaria coronata*, *Phacellodomus ruber*, *Pitangus sulphuratus*, *Pseudoseisura lophotes*, *Schoeniophylax phryganophila*, *Sublegatus modestus*, *Troglodytes aedon*.

En un estudio piloto para esta tesis doctoral, realizado en las temporadas reproductivas de aves 2006-2007 y 2007-2008, en una de las áreas pertenecientes al centro de la provincia de Santa Fe en que se llevaron a cabo los muestreos de la presente tesis (Antoniazzi y col., 2011), fueron evaluadas 41 especies de aves, de las cuales 20 de ellas se encontraron parasitadas por *Philornis* (Tabla 1).

Tabla 1: Especies estudiadas durante temporadas reproductivas 2006-2007 y 2007-2008 de aves en la Reserva Natural de la Escuela de Agricultura, Ganadería y Granja de la Universidad Nacional del Litoral (Esperanza, Santa Fe, Argentina). Se indica el número de pichones observados, la prevalencia e intensidad de *Philornis sp.*

Nombre científico	Nombre Vulgar	Número de pichones	Prevalencia (intensidad)
PASSERIFORMES			
<i>Agelaioides badius</i>	Tordo músico	32	3,1 (3)
<i>Anumbius annumbi</i>	Leñatero o Anumbí	2	50 (16)
<i>Asthenes baeri</i>	Canastero chaqueño	2	0 (0)
<i>Camptostoma obsoletum</i>	Piojito silbón	1	0 (0)
<i>Coryphistera alaudina</i>	Espinero crestudo	4	0 (0)
<i>Elaenia parvirostris</i>	Fiofío pico corto	6	0 (0)
<i>Elaenia spectabilis</i>	Fiofío grande	10	40 (6)
<i>Empidonax aurantioatriocristatus</i>	Tuquito gris	1	0 (0)

<i>Furnarius rufus</i>	Hornero	41	9,8 (9)
<i>Machetornis rixosa</i>	Pica buey	4	0 (0)
<i>Mimus saturninus</i>	Calandria común	8	12,5 (10)
<i>Molothrus bonariensis</i>	Tordo renegrado	13	15,4 (3)
<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	Tordo pico corto	1	0 (0)
<i>Myiophobus fasciatus</i>	Mosqueta chorreada	2	0 (0)
<i>Paroaria coronata</i>	Cardenal común	46	15,2 (3)
<i>Phacellodomus ruber</i>	Espinero grande	39	26,3 (44)
<i>Phacellodomus sibilatrix</i>	Espinero chico	67	9,7 (20)
<i>Phacellodomus striaticolis</i>	Espinero manchado	12	41,7 (21)
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Benteveo	76	44,7 (47)
<i>Polioptila dumicola</i>	Tacuarita azul	28	10,7 (7)
<i>Poospiza melanoleuca</i>	Monterita de cabeza negra	4	0 (0)
<i>Pseudoseisura lophotes</i>	Cacholote castaño	7	14,3 (1)
<i>Saltator aurantiirostris</i>	Pepitero de collar	1	0 (0)
<i>Saltator coerulescens</i>	Pepitero gris	5	20 (1)
<i>Sicalis flaveola</i>	Jilguero	48	6,3 (1)
<i>Suiriri suiriri</i>	Suiriri	3	33,3 (3)
<i>Synallaxis frontalis</i>	Pijuí común de cola rojiza	3	100 (2)
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	Golondrina de ceja blanca	2	0 (0)
<i>Taraba major</i>	Chororó	25	4 (1)
<i>Troglodytes aedon</i>	Tacuarita	53	7,5 (2)
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Zorzal chalchalero	6	0 (0)
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Suirirí grande	2	0 (0)
<i>Tyrannus sabana</i>	Tijereta	2	0 (0)

NO PASSERIFORMES

<i>Coccyzus melacoryphus</i> (Cuculiformes)	Cuelillo canela	3	0 (0)
<i>Colaptes campestris</i> (Piciformes)	Carpintero campestre	3	0 (0)
<i>Columbina picui</i> (Columbiformes)	Torcacita	58	0 (0)
<i>Guira guira</i> (Cuculiformes)	Pirincho	6	0 (0)
<i>Leptotila verreauxi</i> (Columbiformes)	Yerutí común	6	0 (0)

<i>Patageoenas picazuro</i> (Columbiformes)	Paloma picazuro	1	0 (0)
<i>Tapera naevia</i> (Cuculiformes)	Crespín	6	0 (0)
<i>Zenaida auriculata</i> (Columbiformes)	Torcaza	76	1,3 (8)

En negrita se indica las especies que estuvieron parasitadas. Los nombres comunes corresponden a de la Peña y col, 2007

De este estudio surgió que las especies hospedadoras que presentaron las abundancias parasitarias más altas y reunieron la mayor cantidad de larvas en la ornitocenosis (comunidad de aves) evaluada fueron: *Phacellodomus ruber*, *Ph. sibilatrix*, *Ph. striaticolis* y *Pitangus sulphuratus*. De éstas especies se observó que *Ph. striaticolis* no era una especie muy común en el área, por ello *Ph. ruber*, *Ph. sibilatrix* y *P. sulphuratus* se eligieron como especies hospedadoras para realizar un seguimiento longitudinal intensivo, denominándolas como especies hospedadoras preferenciales.

Tanto *Phacellodomus ruber* (Vieillot, 1817), comúnmente llamado Espinero grande, como *Ph. sibilatrix* (Scalter, 1879) o Espinero chico, son dos especies frecuentemente observadas en la provincia de Santa Fe (de la Peña, 2011) y principales furnáridos del nordeste de la Argentina. Sus distribuciones en nuestro país abarcan las provincias de Formosa, Tucumán, Chaco, Corrientes, Misiones, Entre Ríos, Santa Fe y Norte de Buenos Aires; extendiendo su distribución en los países vecinos de Bolivia, Paraguay, Brasil y Uruguay (Del Hoyo y col., 2003). Frecuentan montes, praderas arboladas y sabanas (de la Peña y col., 2007). *Ph. ruber* también suele habitar selvas en galería y montes ribereños. En cuanto al período de reproducción, en la Provincia de Santa Fe, el del Espinero grande se extiende desde septiembre a enero, suele colocar entre 3 y 4 huevos que los incuba durante 17 días aproximadamente y los pichones permanecen en el nido 15 días. Mientras que el Espinero chico, presenta una estación reproductiva que comienza en septiembre y se prolonga hasta el mes de marzo, la puesta de huevos consta principalmente de 3 huevos (raro 4) y el período de incubación y permanencia de los pichones en los nidos es similar al de *Phacellodomus ruber* (de la Peña, 2005b). Ambas especies construyen, principalmente, el nido colgante de árboles, el material que utilizan son palos de árboles, generalmente con espinas y la cámara de postura es de material blando (pasto, plumas). Es un nido cerrado y cuenta con túnel de ingreso de 10 a 15 cm.

Pitangus sulphuratus (Linnaeus, 1766), conocido vulgarmente como Benteveo o Bicho feo, pertenece a la Familia Tyrannidae y presenta una distribución desde Argentina hasta el sur de Estados Unidos (Del Hoyo y col., 2004). En la Argentina, es un habitante de las ecoregiones Chaqueña, Espinal, Pampa, Esteros del Iberá y Delta e Islas del Paraná (de la Peña y col., 2007). Se reproduce en Santa Fe entre los meses de septiembre a enero, coloca de 3 a 5 huevos incubándolos entre 16 y 17 días y sus pichones permanecen en el nido 18 días aproximadamente (de la Peña, 2005b). Construye un nido globoso, cerrado, de pasto.

4) FACTORES QUE AFECTAN EL PARASITISMO POR *Philornis*

Una gran variedad de dípteros afectan la salud de animales, incluyendo al hombre, actuando como vector de enfermedades (Pfeffer y Dobler, 2010; Eisen y Gage, 2012) o como patógeno (Guimarães y Papavero, 1999). Algunas moscas presentan sus estadios inmaduros parásitos, causando las miasis que pueden ser tegumentarias o cavitarias, éstas acarrear grandes pérdidas económicas para la producción de animales domésticos (por ejemplo, especies de *Lucilia* que afectan ovinos (Wall, 2012)), problemas de salud pública (por ejemplo, *Dermatobia hominis* (Guimarães y Papavero, 1999)), o contribuyen a la declinación de especies silvestres (el caso de *Philornis downsi* en Galápagos (Wiedenfeld y Jiménez-Uzcátegui, 2008)).

Los individuos adultos de los parásitos que causan miasis buscan activamente a los hospedadores de sus descendencias por grandes distancias, resultando esto en un particular ciclo de vida e historia natural. Esto acarrea que su ecología haya sido poco estudiada. Datos recientes asocian estos dípteros con variables climáticas, como el caso de mayores ocurrencias de larvas de *Trypocalliphora braueri* asociadas a temporadas reproductivas con temperaturas medias elevadas (Pavel y col., 2007); en Argentina, la abundancia parasitaria por *Philornis sp.* estuvo positivamente asociada a precipitaciones y temperatura (Antoniazzi y col., 2011). También se encontraron asociaciones con la densidad de hospederos (Antoniazzi y col., 2011; Segura y Rebores, 2011) y características del hospedador, como ser la especie y edad, y de sus nidos, tales como la masa de pichones existente, el tipo de material con que se construyó y el grado de cobertura por vegetación circundante (Arendt, 1985b; Kleindorfer y Dudaniec, 2009; Papadopoulos y col., 2010; Segura y col., 2012). Realizar estudios de la ecología de las miasis, conociendo los factores que la afectan a diferentes niveles de organización, permitirían tener un mejor conocimiento de las redes de causalidad, describiendo la contribución relativa de cada variable, permitiendo la valoración de las interacciones entre los factores a diferentes niveles.

Las larvas de *Philornis* del grupo *Angustifrons*, constituyen un importante modelo para el estudio de ecología de miasis, por un lado, porque los hospedadores permanecen en el nido desde el nacimiento hasta que vuelan (periodo de aproximadamente 15 a 20 días dependiendo la especie), permitiendo el seguimiento longitudinal; además, las larvas de moscas son fácilmente visibles proporcionando una alta sensibilidad y especificidad para detectar casos y

no casos; por último, el parásito permanece en el mismo lugar desde que ingresa al pichón hasta el estadio inmediatamente anterior a pupar.

5) EFECTOS DE *Philornis*

El impacto negativo que tienen estas larvas sobre los pichones ha sido evidenciado de manera observacional en *Philornis downsi* y *Philornis* subcutánea (Arendt, 1985a; Arendt, 1985b; Quiroga y Reboreda, 2012). En el primer caso, se registró su presencia en 14 especies de aves endémicas de las Islas Galápagos (Wiedenfeld y col., 2007). Dudaniec y col (2006) en un estudio en el que se muestrearon 6 de las 14 especies, asociaron la presencia de *P. downsi* con una mortalidad en las nidadas entre un 40 y 100 por ciento (variando con las especies). En el caso particular de *Camarhynchus pauper* (Pinzón pobre de Darwin o Pinzón mediano de árbol), esta miasis es indicada como una de sus principales amenazas para su conservación (O'Connor y col., 2009). Además, este parásito también produce detrimentos en sus hospedadores, tales como disminución de la concentración de hemoglobina en sangre (Dudaniec y Kleindorfer, 2006a) o produciendo un menor crecimiento (Huber, 2008). De manera experimental también han observado estas alteraciones producidas por *Philornis downsi* (Fessl y col., 2006a; Koop y col., 2011). El ciclo de vida y el impacto que ocasiona este parásito semi-hematófago, ha sido estudiado en las Islas Galápagos, en otras áreas de su distribución, como ser Brasil, Trinidad y Tobago, fue registrada su presencia, identificados sus hospedadores, pero no estudiados sus patrones de parasitismo.

Para el caso de las especies que producen miasis cavitaria, Arendt (Arendt, 1985a; Arendt, 1985b) demostró los efectos negativos que producía este parásito en la sobrevivencia y parámetros de crecimiento (longitud de tarso, ala) de las crías de *Margarops fuscatus* en Puerto Rico. En Argentina, en el sistema parásito hospedador dado por *Philornis seguyi* – *Mimus saturninus* (Calandria común), se encontró que los pichones que presentaron larvas tuvieron menos chances de sobrevivir, y entre aquellos que sobrevivieron, el crecimiento del tarso fue mucho menor (Rabuffetti y Reboreda, 2007). El mismo parásito pero frente a *Paroaria coronata* (Cardenal común), mostró tener un efecto semejante (Segura y Reboreda, 2011). Más recientemente, Quiroga y Reboreda (2012) encontraron que *Philornis seguyi* también produjo un aumento de la mortalidad en los pichones de *Troglodytes aedon* (Ratona o

Tacuarita común), como así también un crecimiento menor de la masa corporal y de la longitud del ala; esto contradice en parte a los hallazgos de Young (1993), quien no halló disminuciones de la sobrevivencia en los pichones parasitados (estudiando la interacción *Philornis carinatus* – *Troglodytes aedon* en Costa Rica). Sin embargo, muchos de los trabajos que investigaron el impacto ocasionado por miasis cavitaria mediante estudios no experimentales no controlaron la presencia de potenciales variables enmascaradoras como tampoco analizaron posibles interacciones. Esto hace que pudiesen ocurrir asociaciones espurias o no observarlas entre la carga larvaria y efectos sobre sus hospedadores. Por ejemplo, si las lluvias incrementan la intensidad de *Philornis* y la mortalidad de los pichones por causas no relacionadas al parásito, ignorando las precipitaciones un período de tiempo previo, se puede incurrir en una sobreestimación de la relación entre la intensidad de *Philornis* y la mortalidad de pichones. En este caso, evaluando a diferentes niveles de lluvias puede eliminarse este efecto enmascarador.

Además, el hallazgo de estas asociaciones no es suficiente para establecer una relación causa – efecto, para esto se requiere de evidencia experimental (Bradford Hill, 1965). Es decir, minimizar la variabilidad de los individuos que ingresan al estudio y que la diferencia entre éstos se base en la alteración o manipulación de una variable (variable independiente) y luego se mide el resultado obtenido en otra variable (variable respuesta).

Las investigaciones biomédicas presentan distintos diseños experimentales, uno de ellos es el estudio experimental a campo, en el cual se modifica la variable de interés pero los animales, en este caso pichones de aves silvestres, presentan una carga genética y exposición a condiciones ambientales que el investigador no puede manipular (Wobeser, 2007), pero que mediante un diseño adecuado intenta minimizar.

6) MODELADO MATEMÁTICO EN EPIDEMIOLOGÍA.

Un modelo es la representación, principalmente teórica, de un fenómeno, del cual se quiere facilitar su comprensión. Un modelo matemático es una descripción de un escenario o sistema no matemático en lenguaje matemático, pudiendo explorar las relaciones existentes entre individuos o poblaciones.

La epidemiología se ha servido, principalmente desde el siglo XX, del uso de estas herramientas para conocer sobre las dinámicas de enfermedades que afectan al hombre (tales como HIV, influenza, malaria) y animales domésticos (aftosa, tuberculosis), y las repercusiones que pueden tener en estas dinámicas las acciones de control, prevención y tratamiento (Keeling y Rohani, 2008; Pinho y col., 2010). También se han utilizado para describir cómo se establecen las relaciones parásito – hospedador (Anderson y May, 1978; May y Anderson, 1978; Rosá y Pugliese, 2002).

La elaboración de los modelos matemáticos requiere un proceso de cuatro etapas (Chubb y Jacobsen, 2010): 1) la selección de los componentes del modelo; 2) identificación y validación de las entradas del modelo; 3) funcionamiento del mismo y 4) interpretación de las salidas y explicación de éstas.

Los distintos tipos de modelos (Brauer y Castillo-Chavez, 2012) son los que se aplican en epidemiología, todos ellos representados por los compartimentos que involucran, los casos más sencillos son los de tipo SIR (susceptible, Infectado, Resistente), donde se advierte que los individuos cuando han contraído el patógeno se vuelven resistentes al mismo (o mueren) y no ingresan como nuevos posibles hospedadores del parásito. En el caso de SIS, sí existe la posibilidad de que aquellos que han adquirido un agente determinado se conviertan en nuevos susceptibles una vez acabado el período de recuperación. Situaciones más complejas lo presentan los modelos SEIR o SEIS (E: expuesto) que demuestran que se requiere de un período de exposición para que pueda llevarse a cabo la colonización por parte del patógeno.

En la literatura no se han hallado modelos matemáticos aplicados a las dinámicas de larvas productoras de miasis acopladas con la del hospedador. El conocimiento de cómo son las dinámicas, en este caso, *Philornis* – hospedador, ayudarán a comprender y/o predecir cuales serán los escenarios que se den en la naturaleza ante distintos contextos de cambio climático que se pronostican.

OBJETIVOS.

1) GENERAL

Determinar si el cambio climático representa una amenaza para la conservación de aves Passeriformes en el cono sur, vía incremento en la prevalencia y severidad de las miasis causadas por larvas del género *Philornis*.

2) ESPECÍFICOS

1. Determinar qué especies de *Philornis* están presentes en la región, establecer preferencia de hospederos según gradientes latitudinales.
2. Determinar qué factores extrínsecos (precipitación, temperatura, unidad ambiental, estación, etc.) e intrínsecos (especie hospedera, edad, peso, condición corporal, otros ectoparásitos, tamaño de la nidada, etc.) están asociados con la prevalencia y la intensidad de la miasis.
3. Determinar mediante estudios observacionales y experimentales si la prevalencia/intensidad de la miasis tiene efecto sobre el crecimiento, hematología, condición corporal, y sobrevivencia de los pichones.
4. Utilizando los datos generados por los estudios mencionados, realizar un modelo matemático que describa la dinámica huésped – parásito.

Las hipótesis que se ponen a prueba, relacionadas con los objetivos planteados, son las siguientes:

- 1) Al comparar las distintas zonas de muestreo, en el estudio a nivel biogeográfico, se espera que áreas más húmedas y cálidas, es decir las zonas de Chaco, presenten mayor prevalencia e intensidad parasitaria que las restantes áreas.

2) Cuando se analizan los factores que afectan el parasitismo, se espera la existencia de mayor abundancia parasitaria en períodos precedidos de altas precipitaciones, temperatura y densidad de hospedadores; como así también, mayores cargas de *Philornis* cuando los hospedadores presentan condiciones de salud alterada.

3) La hipótesis planteada, al tener en cuenta el impacto del parasitismo, es que a mayor intensidad de larvas se observarán mayores efectos negativos. Mostrados estos por un incremento en la mortalidad de los pichones, reducción de la velocidad de crecimiento del tarso y la cantidad de glóbulos rojos, como así también una alteración en la cantidad de leucocitos.

MATERIALES Y METODOS

1) NIVELES DE ORGANIZACIÓN BIOLÓGICA ESTUDIADOS:

Para desarrollar el presente trabajo se obtuvieron datos a distintos niveles de organización biológica. Este abordaje permitiría una mejor descripción de la red de causalidad asociada a los eventos de parasitismo por *Philornis*, intentando relacionar los distintos niveles de jerarquía.

El menor nivel planteado fue el individual, en este punto se abordaron los objetivos de evaluar los factores asociados al parasitismo, como así también ver el impacto que tienen las larvas de *Philornis* sobre el pichón. En orden ascendente, el nivel siguiente fue el microhábitat: aquí se establecieron las variables relacionadas al nido y al ambiente circundante (en un radio generalmente no mayor a 30 metros). Luego, para la comunidad de aves, se tuvieron en cuenta los factores (precipitaciones, temperatura, humedad, densidad de aves, entre otras) que influyeron sobre el parasitismo de la ornitocenosis en general.

Además, se realizó una aproximación al estudio biogeográfico con datos de comunidad a distintas latitudes, desde el paralelo 26 hasta los 35° sur (distribución más austral conocida de *Philornis*). Por último, se realizó un estudio interanual, evaluando diversos índices de parasitismo desde el 2006-2007 hasta 2011-2012. Con esto se intenta conocer la asociación existente entre eventos de parasitismo y distintas variables ambientales, tales como precipitaciones, temperatura y densidad de hospedadores.

Con el fin de respetar uno de los postulados de la Epidemiología (Bradford Hill, 1965) como lo es la correlación temporal, se asociaron las respuestas con eventos ocurridos en el pasado. Cuando la unidad de estudio fue el pichón, las variables a nivel de individuo fueron medidas como visitas (estudios no experimentales) o días previos (en el estudio experimental). Las restantes fueron calculadas en semanas móviles, 7 días, 14 días, 21 días,

etc. desde el momento de realizar la medición. Los períodos anteriores se simbolizarán con el subíndice: $t-n$, donde n es cantidad de visitas, días o semanas previas.

1. a. Nivel individual

En este nivel se tuvieron en cuenta las diferentes variables, que en algunos casos actuaron como regresoras y en otros como respuesta, para identificar factores que están asociados al parasitismo y cómo la miasis afecta a los individuos.

Entre estos se incluyeron: **especie nidificante**: el tipo de variable es nominal y se identificó como la especie que correspondía a los padres de los pichones. **Especie del pichón**: generalmente ésta correspondía a los factores anteriores, exceptuando el caso de las aves parásitas (*Molothrus bonariensis*, *M. rufoaxillaris* y *Tapera naevia*). **Edad**: se establecieron dos tipos de variables, en días (desde el nacimiento, esta fue posible en aquellas especies que tuvieron un seguimiento longitudinal, *Phacellodomus ruber*, *Ph. sibilatrix* y *Pitangus sulphuratus*), esta variable se trató como continua; para el resto de las especies se establecieron categorías (variable ordinal): implumes, con cañones (desde que los cañones de las primarias del ala presentaban dos mm de tamaño hasta que en éstas comenzaban a emerger las lámelas), con lámelas (desde el estadio indicado anteriormente hasta que el pichón presentaba el cuerpo cubierto de plumas) y volantón (el pichón estaba pronto para abandonar el nido). **Masa corporal** (variable continua): se estableció en gramos mediante el uso de balanza con un error de precisión de 0,1g. **Longitud de tibio-tarso** (variable continua): se utilizó para describir el crecimiento de un hueso largo, se midió con un calibre (error de precisión de 0,5 mm). **Índice de masa corporal**: se calculó como el cociente entre la masa corporal y la longitud de tarso. **Frecuencia absoluta y relativa de glóbulos blancos y concentración de glóbulos rojos**: ambos elementos sanguíneos se expresaron de manera absoluta como el número de células por microlitro (GB/ μ l o GR/ μ l) y, en el caso de los leucocitos, se expresó el porcentaje de cada tipo celular, además de su concentración en función de la sangre entera. **Cantidad y ubicación de larvas de *Philornis***: variable discreta, en cada una de las observaciones se registraron el número de larvas que contenía cada pichón, como cantidad total y diferenciadas en tres estadios, éstos fueron, L1 (hasta 4mm de largo), L2 (entre 4 y 7 mm de longitud), L3 (más de 7 mm). Además se registraron en las planillas, la

ubicación de cada tipo de larva. **Otros ectoparásitos:** en estudios previos se habían observado la presencia de piojos y de ácaros, los primeros fueron clasificados como presentes/ausentes (dicotómica), mientras que los segundos se clasificaron de 0 a 3 (desde ausentes a muy abundantes, ordinales). De las variables masa corporal, longitud de tarso, índice de masa corporal y cantidad de larvas, se establecieron los valores en $v-1$ y $v-2$, es decir, una visita previa (dos o tres días) y dos visitas anteriores (entre 4 y 5 días).

A continuación, se definen operacionalmente las distintas medidas para describir el parasitismo:

Prevalencia: es la proporción de pichones parasitados, de una especie particular, del total de individuos de la población, están expresados en porcentaje.

$$\text{Prevalencia} = \frac{\text{Número de pichones parasitados}}{\text{Número total de pichones}} \times 100$$

Intensidad media: es el número de individuos de una especie particular de parásitos que infecta un número determinado de hospedadores (Bush y col., 1997).

$$\text{Intensidad media} = \frac{\sum_{i=1}^{hp} \text{larvas}}{pi}; \text{ donde } pi \text{ es la cantidad de pichones infestados de una especie particular.}$$

Abundancia media: calculado como la cantidad de larvas promedio que presentan los pichones (Bush y col. 1997):

$$\text{Abundancia media} = \frac{\sum_{i=1}^p \text{larvas}_i}{p}; \text{ donde } p \text{ es la cantidad de pichones.}$$

La respuesta que se utiliza en los modelos para evaluar los factores que modulan el parasitismo fue la abundancia media, que presenta una distribución agregada. Dado que es un promedio su valor es influenciado por los datos extremos, por lo que para salvar la condición de no normalidad se emplearon modelos lineales generalizados.

1. b. Nivel micro-hábitat.

En este nivel las variables involucradas son principalmente del tipo independiente, exceptuando de esto a la cantidad de larvas halladas en el nido.

Id nido: cada nido, como estructura física, recibió una identificación única. **Id nidada:** cuando un mismo nido tenía distintas posturas y, consecuentemente, distintos pichones se consideraban distintas nidadas para el mismo nido, independientemente de la especie que lo habitara. **Tipo de nido:** hace referencia a la especie que construyó el nido (por ejemplo, *Furnarius rufus*). **Especie nidificante:** es la especie de los padres de los pichones, en algunos casos no coincide esta variable y la anterior, por ejemplo, cuando *Phacellodomus ruber* construyó el nido y luego de abandonado, el mismo fue utilizado por *Agelaioides badius*. Las cuatro variables anteriores fueron de tipo categóricas. **Tamaño de la nidada:** está dado por la cantidad de pichones (variable discreta) que componen la nidada en una visita definida, se contabilizan tanto los pichones propios de los padres como los parásitos. **Tamaño máximo de la nidada:** la cantidad máxima de pichones que tuvo una determinada nidada, se trabajó como entidad discreta. **Presencia/ ausencia de aves parásitas:** es una variable dicotómica, se refiere a especies como *Molothrus bonariensis*, *Molothrus rufoaxillaris* y *Tapera naevia*.

Las características del nido incluyeron: **Nido abierto o cerrado:** también es dicotómica, se basa en la presencia o ausencia de material vegetal de follaje de árboles o matorrales circundante al nido. **Material externo:** es la composición que presenta el nido en su parte exterior, este puede ser barro, caja nido, madera (en caso de hallarse en un tronco de árbol), pasto, palos y pequeños palos. **Material interno:** detalla los materiales que se presentan en la cámara de postura: madera, palos, material blando (ej., plumas), pasto, fibras vegetales. **Altura del nido:** en metros (variable continua) desde el suelo. **Soporte:** enumera donde se soporta el nido (especie de vegetal, en el suelo, tronco seco, etc.). **Exposición de la cámara de postura:** es una variable dicotómica, puede ser expuesto o no expuesto.

Los factores que rodearon al nido y que se tuvieron presente al momento de realizar el análisis fueron: **Presencia o ausencia de agua:** establece si en la cercanía del nido se presenta o no algún cuerpo de agua (charco, laguna permanente o semipermanente, río). **Tipo de bosque** (perteneciente al estrato vegetal alto): está dado por la especie arbórea predominante, variable categórica, en este estudio estuvieron incluidas *Acacia caven* (Aromito), *Aspidosperma quebracho blanco* (Quebracho blanco), *Celtis tala* (Tala), *Geoffroea decorticans* (Chañar), *Gleditsia triachantos* (Acacia negra) y *Prosopis sp.* (Algarrobo).

Presencia /ausencia de arbustos y presencia /ausencia de gramíneas: (variables dicotómicas) hacen referencia a la existencia o no de estrato vegetal medio y bajo, respectivamente. Estas tres últimas se complementaron con las siguientes: **Cobertura del estrato:** es el grado de cobertura de la especie principal que compone cada uno de los estratos, es una variable discreta desde 1 (baja cobertura) hasta 5 (muy cubierto), categorías ordinales. **Altura de las especies predominantes:** es medido en metros, variable continua, y se refiere al promedio de altura que tiene el estrato.

Las formas en que se midió la carga parasitaria fueron:

Prevalencia de parasitismo por nidos: es la proporción de nidos con pichones parasitados, de una especie particular, del total de nidos de la población, está expresado en porcentaje.

$$prevalencia = \frac{\text{Número nidos con pichones parasitados}}{\text{Número total nidos}} \times 100; \text{ esta medida se calcula}$$

para cada especie.

Intensidad media: es el número de individuos de una especie particular de parásitos que infecta un número determinado de hospedadores (Bush y col. 1997).

$$\text{Intensidad media} = \frac{\sum_{i=1}^{hn} \text{larvas}}{hn}; \text{ donde } hn \text{ es la cantidad de pichones infestados de un}$$

nido particular.

Abundancia media: calculado como la cantidad de larvas promedio que presentaban los pichones de un nido (Bush y col. 1997):

$$\text{Abundancia media} = \frac{\sum_{i=1}^p \text{larvas}_i}{pn}; \text{ donde } p \text{ es la cantidad de pichones en el nido.}$$

1. c. Nivel comunidad.

En este nivel, las variables que se describirán y que ingresaron, exceptuando sitio, año y semana, estarán indicadas para una semana móvil determinada y tendrán mensuras de semanas previas, desde s.₁ (una semana previa) hasta s.₆ (seis semanas previas). En los casos

de estudio de impacto del parasitismo (tanto en el diseño observacional como experimental), también se expresa diariamente, con d_i días anteriores.

En este caso se han observado las siguientes variables: **Sitio:** hace referencia a las áreas principales, estos son “Reserva” y “Mihura” (ver más detalle de las áreas de estudio en el apartado áreas de estudio). **Año:** tiene en cuenta las dos temporadas reproductivas, la primera, 2008-2009, y la segunda, 2009-2010. **Semana:** grupo de 7 días, se designó como semana 1 a la correspondiente al 21 de septiembre de cada temporada. **Temperatura máxima:** se definió como máxima la temperatura registrada a las 14hs. **Temperatura semanal máxima:** se calculó como la temperatura máxima media de la semana. **Temperatura mínima:** se designó a la temperatura tomada a las 2hs. **Temperatura semanal mínima:** fue la media de las temperaturas mínimas de una semana determinada. **Temperatura media:** fue la temperatura media semanal registrada, los datos de temperatura y humedad se obtuvieron a través de un data logger (HOBO Pro v2) colocado en cada sitio. **Humedad media:** es el promedio semanal de humedad registrada en cada área de estudio. **Humedad mínima:** fue la humedad tomada a las 14hs. **Humedad semanal mínima:** se logró promediando la humedad diaria mínima. **Humedad máxima:** humedad medida a las 2hs. **Humedad semanal máxima:** media de datos de humedad máxima registrados en una semana. **Precipitaciones diarias:** obtenidas por estaciones meteorológicas en sendos sitios de Santa Fe. **Precipitaciones semanales:** cantidad de lluvia acumulada en 7 días. Aquella mediciones que se establecen semanalmente, se hace en semanas móviles, esto es, 7 días anteriores desde la observación, en el caso de 2 semanas móviles anteriores se tiene en cuenta desde el séptimo hasta el decimocuarto días precedente.

Densidad de hospedadores: se calculó como la cantidad de pichones de las especies potencialmente hospedadoras de *Philornis torquans* dividida las hectáreas de cada uno de los sitios principales (37,7 Ha para la Reserva y 42,2 Ha para Mihura), las mediciones previas fueron semanales. **Densidad de no paseriformes:** en este caso ingresaron al cálculo de densidad este grupo de aves (nunca fueron parasitados por *Philornis* en las dos temporadas evaluadas). **Densidad de hospedadores preferenciales:** se realizó la suma de pichones de especies hospedadora preferencial (*Phacellodomus ruber*, *Phacellodomus sibilatrix* y *Pitangus sulphuratus*) en una semana determinada y se dividió por la cantidad de hectáreas que corresponde a cada área. **Densidad de *Phacellodomus ruber*, de *Phacellodomus sibilatrix* y de *Pitangus sulphuratus*:** corresponde a la densidad de cada hospedador de *Philornis* por separado. **Índice de diversidad de Shannon:** se calculó de la siguiente manera:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i ; \text{ Donde: } S: \text{ es el número de especies; } p_i: \text{ proporción de individuos}$$

de la especie respecto al total de individuos (n_i / N); n_i : es el número de individuos de la especie y N : número de todos los individuos de la especie.

Para medir la cantidad de larvas presentes se tuvieron en cuenta los siguientes parámetros: **cantidad de L3, L2 y L1**: número total de larvas del estadio correspondiente en una semana o día particular; y **abundancia media de larvas por 10 pichones**: fue calculado

como:
$$\frac{\text{total de larvas en la semana}}{\sum \text{ de pichones en la semana}} \times 10$$

1. d. Nivel biogeográfico.

A tres latitudes diferentes se indagaron las especies de *Philornis* presentes y sus hospedadores preferenciales, la unidad temporal correspondió al resumen de datos de la temporada evaluada. Por esto las variables que se evaluaron fueron: **especie de potencial hospedador**: especies de pichones observadas en las áreas. **Densidad de hospederos**: cantidad de pichones por Ha. **Características de la vegetación**: se consideró la cobertura y grado de conservación de vegetación de las áreas. **Precipitaciones y temperatura media**: se calculó como la suma y el promedio de las semanas de muestreo.

1. e. Nivel interanual

En este caso se tomaron datos entre las temporadas reproductivas desde el 2006 – 2007 hasta la 2011 – 2012, comprendiendo los meses de octubre a febrero. Se registraron las variables de parasitismo: **prevalencia y abundancia media por pichón**; y por otro lado, las referidas al clima (**medias de temperatura máxima, mínima y media**) y **densidad de hospedadores**.

2) ÁREAS DE ESTUDIO:

Se establecieron 6 áreas o sitios de estudio, las cuales se dividieron en 3 zonas (cada zona constó de 2 áreas). Éstas presentaron una superficie de entre 30 y 40 Ha; el criterio que se siguió para la elección de las áreas dentro de cada zona fue: una de ellas fue un área protegida y, a una distancia de aproximadamente 20 km, se estableció otra área con una ornitofauna semejante y característica de paisaje similares.

Los sitios donde se llevaron a cabo los mayores esfuerzos de muestreo, con la finalidad de responder los objetivos 1, 2 y 3, se establecieron en Santa Fe. En tanto que, para completar con el objetivo 1 se establecieron dos zonas más, con dos áreas cada una, en la Provincia de Chaco y en la Provincia de Buenos Aires. De acuerdo a las regiones fitogeográficas, las 6 áreas están insertas en el Dominio Chaqueño (Cabrera, 1994).

Las áreas localizadas en la Provincia del Chaco (Figura 2), denominadas Parque Nacional Chaco (26° 49'S; 59° 38'O) y Curundú (26°54,5'S; 59°40,5'O) se encuentran en el Distrito fitogeográfico Chaqueño oriental (Cabrera 1994). El clima es subtropical cálido. La temperatura media anual es de 23° C, en el límite con Paraguay, y de 18° C en el centro de la Provincia de Santa Fe. Las lluvias poseen valores del orden de 1300 mm anuales en el borde oriental (oeste de Corrientes) y disminuye hasta los 750 mm en el oeste (centro de la Provincia del Chaco) concentrándose las lluvias en el verano. Los montes están compuestos principalmente por Quebracho colorado chaqueño (*Schinopsis balansae*), Quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*), Guayacán (*Caesalpinia paraguariensis*), Urunday (*Astronium balansae*), Viraró o Ibirá Pitá (*Ruprechtia laxiflora*). En las zonas bajas puede encontrarse la Espina de corona (*Gleditsia amorphoides*), Timbó colorado (*Enterolobium contortisiliquum*), el Guayaibí (*Potagonula americana*). En algunas áreas se pueden observar pequeños algarrobales de Algarrobo blanco (*Prosopis alba*) y negro (*Prosopis nigra*).

Dentro del Parque Nacional Chaco, se seleccionó un sector de bosque bajo, donde el Quebracho colorado, Algarrobos y Palo cruz (*Tabebuia nudosa*) son las principales especies del estrato arbóreo. El Sacha membrillo (*Caparis tweediana*), Coronillo (*Scutia buxifolia*) y Tala (*Celtis tala*) conforman las principales especies del estrato arbustivo, el cual se desarrolla en forma discontinua, alternando con sectores donde el suelo, debajo de la canopia, cuenta con una buena cobertura de gramíneas (ralera). En tanto que en un campo privado de Colonia El Curundú, el bosque ha sufrido una importante modificación sobre todo por la extracción del quebracho. Los árboles predominantes son los Algarrobos, Tusca (*Acacia aroma*), Palo

cruz; también son conspicuos el Tala, el Molle (*Schinus molle*), Chilcas (*Bacharis sp.*) y *Capparis sp.*, que se desarrollan como arbustos más o menos aislados. La cobertura del suelo es baja y en general está dada por especies de gramíneas.

En la Provincia de Santa Fe, donde además de realizarse el estudio comparativo junto a Chaco y Buenos Aires, se situó el trabajo más exhaustivo, que estuvieron comprendidos en 2 parches de bosque de la Provincia fitogeográfica del Espinal (Figura 3). Ésta es una transición entre las regiones Chaqueña y Pampeana. Se encuentra altamente explotada con fines agrícola-ganaderos (Pensiero y col., 2005). El clima es húmedo y cálido, con precipitaciones abundantes en primavera y verano. Las lluvias anuales rondan en los 917 mm y las temperaturas medias son de 17,6 °C con mínimas medias de 11,8 °C y máximas medias de 24,9 °C. Se caracteriza por poseer bosques con estratos arbóreos poco denso con Algarrobo negro (*Prosopis nigra* var. *nigra*), Algarrobo blanco (*Prosopis alba*), Chañar (*Geoffroea decorticans*), Quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*), Espinillo (*Acacia caven*). El estrato herbáceo es rico en gramíneas del género *Stipa*, *Paspalum*, entre otras. En este sector las áreas estudiadas fueron “Campo Mihura” (31°30’S; 60°47’O) y “Reserva Escuela Granja” (31°23’S; 60°53,5’O) un área protegida de la Universidad Nacional del Litoral. Ambos sitios se encuentran a la vera del Río Salado, importante corredor biológico de la región. En estos bosques se reproducen aproximadamente 100 especies de aves, perteneciendo la mayoría al orden Passeriformes (de la Peña, 2005a).

Las áreas más australes elegidas correspondieron a las de la Provincia de Buenos Aires, las cuales se encuentran en áreas relictuales de bosques de tala y pastizales pampeanos. El clima es cálido a cálido – templado y subhúmedo, la temperatura media es de 15,1 °C y las precipitaciones medias anuales son de 972 mm. Las áreas denominadas “Reserva el Saladero” (35° 02’S; 57° 32’O) y campo Zandoná (35°07’S; 57°25’O). La primera, comprende isletas boscosas dominadas por Coronillo (*Scutia buxifolia*) con mayor o menor intromisión de especies exóticas. Estas isletas, que ocupan los sectores más altos, alternan con sectores de pastizales naturales. El estrato arbóreo alcanza una altura promedio de seis metros. El coronillar presenta en algunos sectores, aunque en forma discontinua, un estrato arbustivo denso. El suelo está cubierto en general por hojarasca. En la matriz del pastizal, que alcanza una altura promedio de 0,60 m; se desarrollan ejemplares aislados de renovales de Tala (*Celtis tala*) y Coronillo. El sitio Zandoná, presenta un sector en el que las lomadas (costillas de conchilla) dan lugar al desarrollo de bosquecillos de Tala (*Celtis tala*) con una altura promedio de 13 m; el estrato inferior de estas isletas boscosas, en su mayor parte, es abierto, y

presenta el suelo cubierto de hojarasca. Estos bosques se desarrollan en una matriz de pastizales naturales, con un importante dominio de gramíneas (Flechillas- *Stipa sp.*) aunque por sectores, éstas son reemplazadas por leguminosas (tréboles). En un relevamiento realizado por Chebez y Athor (2007) se contabilizaron 106 especies de aves, pertenecientes a 31 familias.

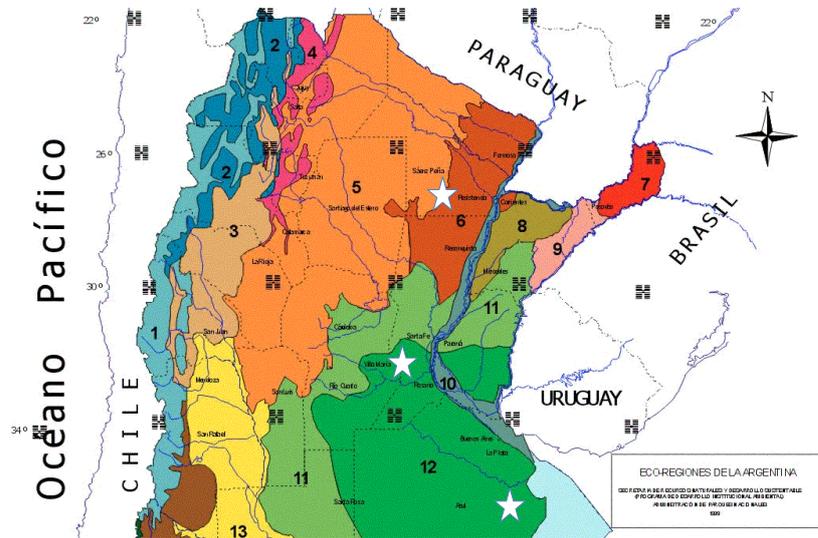


Figura 2: Zonas de muestreo a nivel biogeográfico.

Las estrellas indican los sitios de muestreo.



Figura 3: Se indican las áreas de estudio de los sitios Santa Fe.

A: corresponde a la Reserva de la Universidad Nacional del Litoral; B: sitio “Mihura”

3) RECOLECCIÓN DE LOS DATOS.

3. a. Estudios realizados en los sitios de Santa Fe.

3. a1. Estudios observacionales.

Para poder hallar los factores que afectan el parasitismo por *Philornis* y establecer cuál es el impacto que provoca en sus hospedadores, los esfuerzos más importantes de muestreo se llevaron a cabo en los sitios de la Provincia de Santa Fe. Esta tarea se comenzó, para ambas temporadas (2008-2009 y 2009-2010), la semana del 21 de septiembre y finalizó el 20 de abril de 2009, para la primera temporada reproductiva, y el 30 de abril de 2010, para la segunda. El criterio elegido para culminar cada año fue el de no hallar más nidos con pichones o huevos por un lapso de 7 días. Dado que las observaciones mostraron que el parasitismo no se hizo presente hasta, aproximadamente, 10 semanas luego del nacimiento del primer pichón en cada sesión, los datos correspondientes entre la primera y la décima semana (septiembre y octubre) no fueron usados en el análisis.

Cada área fue examinada de manera exhaustiva cada tres días en la búsqueda activa de nidos. Las nidadas halladas, fueron muestreadas cada 7 días (es decir se obtuvo una observación semanal de las nidadas), un tratamiento especial tuvieron los pichones de las especies hospedadoras preferenciales de la región (Antoniazzi y col., 2011) que, como se dijo anteriormente pertenecieron a *Ph. ruber*, *Ph. sibilatrix* y *Pi. sulphuratus*, fueron muestreados tres veces por semana (obteniéndose tres observaciones semanales), cada 2-3 días (período entre muestreo no mayor a 2 días). Todos los individuos se examinaron para determinar la presencia de larvas de *Philornis*, las cuales fueron registradas y clasificadas en estadios 1, 2 o 3 dependiendo el grado de desarrollo del parásito.

3. a2. Estudio Experimental

Para cumplir con el tercer objetivo propuesto se llevó a cabo un estudio de diseño experimental, donde los individuos tratamiento tuvieron su control apareado dentro del mismo nido, con esto se trató de minimizar el error ocasionado por diferencias genéticas, calidad paterna y materna y demás variables relacionadas al medio inmediato de los pichones y condiciones climáticas.

La intervención se basó en la remoción diaria de larvas de *Philornis torquans* de las crías tratadas (Figura 4), mientras que las pertenecientes al grupo control se las manipuló, por un tiempo semejante al tratado, simulando extracción de larvas. Esto se realizó para que no existiesen factores que pudiesen actuar de enmascaradores. En este caso se obtuvieron 6 observaciones semanales.



Figura 4: Remoción de una larva de *Philornis* en un pichón de *Pi. sulphuratus*

En el apartado 2 de materiales y métodos, se hizo referencia a los diferentes sitios en los que se obtuvieron las observaciones. En este caso especial, se realizó la búsqueda de nidos en sectores adyacentes a las zonas pertenecientes a la Provincia de Santa Fe, el fin de esto fue no disminuir el número de observaciones de los restantes estudios, no producir modificaciones sobre las cargas parasitarias, que puedan repercutir futuros ciclos biológicos de la mosca, ni

tampoco sobre las situaciones estresantes a los que se exponen los hospedadores, pudiendo repercutir en la susceptibilidad a distintos patógenos o depredación.

Las especies que en las que se hizo foco fueron *Phacellodomus ruber* y *Pitangus sulphuratus*. Se obvió a *Phacellodomus sibilatrix* porque, en las observaciones preliminares, se encontró que los pichones de esta especie presentaron cierto grado de resistencia (datos no publicados), provocando una disminución natural de la carga parasitaria.

De las nidadas halladas, las que ingresaron al estudio debieron cumplir con 2 condiciones: por un lado, tener al menos dos pichones, de modo tal de seleccionar un individuo tratado y uno control; por otro lado, que los pichones estén parasitados por larvas de *Philornis torquans* en algún momento de su período en el nido. Las crías fueron monitoreadas 6 días a la semana, desde el nacimiento hasta que desaparecieron del nido (por muerte o porque volaban). Cada individuo fue numerado acorde al orden de nacimiento y su elección como tratado o control fue al azar. Cuando existieron cantidad de pichones impares, la mitad más uno de éstos fue elegido como control.

3. b. Estudio biogeográfico:

Se realizaron 2 campañas en cada sitio por temporada reproductiva, las cuales fueron en los meses de diciembre y febrero. Cada una constó de 12 días por área, que se realizó del siguiente modo: comenzando por los sitio de Chaco, se recorrieron de manera exhaustiva por 6 días. Luego se procedió a viajar a Buenos Aires, realizando la inspección por la misma cantidad de días. Nuevamente se volvieron a los sitios de Chaco por el período de 6 días y, culminado esto se regresaron a las áreas del sur, también por 6 días. De este modo, se recorrieron cada zona, y en cada mes, por 12 días con un intervalo central de 8 días. En las áreas de Santa Fe, los datos se recolectaron con la misma metodología que se empleó en los otros sitios (durante 12 días de los meses de diciembre y febrero).

4) BÚSQUEDA DE NIDOS Y ACCESO A LOS PICHONES:

Se recorrieron las áreas de manera exhaustiva, al hallar nidos en construcción o terminados, se registraba la ubicación geográfica (mediante el uso de GPS) y se marcaba mediante una cinta de polipropileno e identificaba con un código único para cada nido. La marca no se debía dejar cerca de la boca del nido (en caso de nidos cerrados) o encima (para aquellos que son abiertos) con el fin de no espantar a los padres de los pichones o acarrearles algún tipo de estrés.

Una vez marcados, en el caso de los nidos terminados, se procedía a realizar la observación de contenido. Los nidos cerrados, si no se podía acceder a la cámara de postura por la boca (por ejemplo, nidos de *Phacellodomus sp.* y de *Furnarius rufus*) se procedía de la siguiente manera:

- Nidos de *Furnarius rufus* mediante un serrucho o sierra se cortaba un área triangular del nido en la parte posterior del mismo, de modo tal que no sea dañado el tabique interno que presenta pero sea lo suficientemente grande como para introducir la mano y poder sacar los pichones que estén a punto de volar. Se inspecciona el interior para observar el contenido. Luego se vuelve a colocar la sección de nido extraída, se asegura con alambre (procurando no obstruir la entrada). Las uniones de la porción extraída y el resto del nido se tapan con barro para no permitir la entrada de luz y de agua (ver Figura 5)



Figura 5: Muestra los pasos a seguir al momento de observar un nido de *Furnarius rufus*

- Nidos de Espineros: se aborda la cámara de postura desde la parte postero-inferior del nido, con cuidado se extraen los palos y se genera un orificio suficiente para poder introducir la mano y extraer los pichones, en caso que los contenga. Una vez terminada la inspección, se coloca en el orificio nylon (para impedir el ingreso de luz) asegurándolo con los palos extraídos (ver Figura 6).



Figura 6: se muestra el procedimiento realizado en nidos cerrados de espinas/palos

Luego, se registró en una planilla los siguientes datos: Id del nido, coordenadas geográficas, especie que construyó el nido, especie nidificante, nidada, estado del nido (en construcción, sin postura, con huevos o con pichones), contenido (cantidad de huevos y/o pichones), especie vegetal que soporta el nido, altura del nido, presencia o ausencia de la cobertura vegetal que rodea al nido y características del nido.

Para la manipulación de los pichones se siguieron las indicaciones de (de Beer y col., 2001). Además, se contó con la vasta experiencia del Dr. Martín Rodolfo de la Peña.

Para minimizar posible predación de la nidada, el acceso a los nidos se realizó por diferentes caminos en las diversas visitas; se procuró no modificar el ambiente en torno al nido; no permanecer en las inmediaciones del nido por períodos prolongados; y se verificó la presencia de aves de presa.

Los pichones se manipularon con cuidado utilizando guantes de látex y en el menor tiempo posible de trabajo. Si los padres mostraban signos de alarma, se cesaba la tarea y los pichones eran colocados nuevamente en el nido. Dependiendo de la especie, la estrategia de aproximación varió (por ej. si los padres son *Suiriri suiriri*, se esperó a que ellos no se encuentren cerca del nido para comenzar el muestreo).

Las especies *Heliomaster furcifer*, *Euscarthmus meloryphus*, *Tiaris obscura* y *Aimophila strigiceps* no fueron incluidas en el estudio porque son muy susceptibles a la manipulación.

En la primer visita que se realiza a los pichones, se les realiza una marca para la identificación, ésta se realiza mediante el corte de uña de la pata derecha (con el fin de no confundir el corte que se realiza en algunas especies para tomar una muestra de sangre). Luego se procedía a tomar las medidas morfométricas, tales como: tibio-tarso, tarso-metatarso (ambas mediante calibre tipo Vernier de |0,5| mm de precisión), peso (con balanza digital con un error de 0,1g). Se examinaban los individuos por la presencia de larvas de *Philornis* y otros ectoparásitos y, por último, en el caso de las especies preferenciales, se procedía a la extracción de sangre mediante el corte de uña de la pata izquierda.

5) ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los factores evaluados se eligieron de acuerdo a consideraciones básicas del conocimiento en la bioecología de aves, dípteros y ectoparásitos. Análisis exploratorios preliminares permitieron identificar las variables independientes que estuvieron altamente correlacionadas a fin de evitar problemas de (multi) colinealidad.

Al momento de evaluar los factores que afectan al parasitismo, el análisis de datos se realizó a tres niveles: individuo, microhábitat y de comunidad. Se empleó una aproximación del análisis estratificado, examinando de manera separada diferentes unidades de estudio, obteniendo de esta forma información más robusta. A su vez, para cada uno de estos niveles, se crearon modelos utilizando el método jerárquico o multinivel (Gelman y Hill, 2007). Para individuo y microhábitat, se tuvieron como variables regresoras de interés las propias de cada nivel (ej. edad del hospedador) pero se incluyeron factores de estratos superiores como potenciales enmascaradores (por ejemplo, más lluvias pueden afectar la intensidad de *Philornis* y el crecimiento de los pichones, ignorando la variable precipitaciones puede distorsionarse la asociación existente entre el parasitismo y el impacto de la miasis sobre los pichones). Interacciones relevantes también fueron evaluadas.

Los modelos utilizados fueron lineales mixtos (MLM, LMM de la sigla en inglés), lineales mixtos generalizados (MLMG, GLMM en inglés) y lineales generalizados (MLG o GLM). Estos dos últimos casos, se emplearon cuando la respuesta presentó distribución binomial, Poisson o Binomial negativa. Los paquetes estadísticos empleados fueron *glmmADMB* (función ‘*glmmadmb*’) y *lme4* (función ‘*glmer*’) del programa informático *R* (The R Project for Statistical Computing; <http://www.r-project.org>).

5. a. Las variables

5. a. 1 Factores que afectan el parasitismo

Para cumplir con el objetivo 2, el análisis del nivel **individual** se realizó mediante MLMG e incluyó los datos que correspondieron a los hospedadores predominantes (*Ph. ruber*, *Ph. sibilatrix* y *Pi. sulphuratus*). La unidad de estudio fue el pichón, la variable respuesta fue la abundancia de larvas por pichón. Las variables independientes de interés

fueron especie hospedera, edad (como término lineal y cuadrático), medidas previas de condición (una visita v_{-1} - 2 o 3 días previos; o dos vistas anteriores - v_{-2} - 4-5 días,) donde se incluyeron la masa corporal, índice de masa corporal, recuento total y absoluto de glóbulos rojos y blancos. Como potenciales factores enmascaradores se sumaron variables a nivel de nido y de comunidad, entre los primeros se incluyeron tamaño de nidada, material de nido, semana de nidificación (como término lineal y cuadrático), mientras que los segundos, comprendieron al sitio, año, medias semanales de temperaturas mínimas y máximas y precipitaciones acumuladas por 7 días. También se realizó el control por densidades de cada una de las especies hospedadoras y en conjunto de especies. Adicionalmente, ingresaron en los modelos las densidades de no paseriformes (el mayor porcentaje de las especies no parasitadas correspondieron a este grupo) y el índice de biodiversidad de Shannon (Greene 1975), con el fin de explorar posibles efectos de dilución (Schmidt y Ostfeld, 2001). Para todas las variables de nivel de comunidad (exceptuando a sitio y año) que incluyeron valores semanales pasados, por ejemplo media de temperatura o precipitaciones acumuladas, se expresaron como semanas móviles (indicado como s_i , con $i=\{-6;-5;\dots;-1\}$), es decir, obtenidos desde los 7 días consecutivos anteriores. A modo de ejemplo, para s_{-1} , el valor incluyó el día de la observación más los 6 días precedentes (dia_{-1} , dia_{-2} , dia_{-3} , dia_{-4} , dia_{-5} y dia_{-6}), para el período s_{-2} se usaron los datos desde dia_{-7} hasta dia_{-13} y así sucesivamente hasta s_{-6} . Se usó como factor al azar “nido id/pichón id” para eliminar posible dependencia de las observaciones, porque dentro de cada nido pueden existir características particulares que afectan a los individuos que pertenecen a una misma nidada y, por otro lado, se realizó un seguimiento longitudinal de estos individuos pudiendo cometer efectos de pseudoreplicación.

A nivel de **microhábitat**, el análisis empleado fue MLMG y se incluyeron datos colectados de las seis especies que presentaron mayores abundancias parasitarias (los hospedadores preferenciales más *F. rufus*, *P. coronata* y *S. flaveola*). La unidad de estudio fue la nidada en una semana determinada, la variable respuesta fue la abundancia media de larvas por pichón de la nidada, (número de larvas) \times (el número de pichones en la nidada)⁻¹. Las variables independientes de interés fueron la especie de la nidada, la especie que construyó el nido (ej. *F. rufus* construye los nidos y luego, cuando éstos lo abandonan, son usados por *S. flaveola*), tamaño de la nidada, presencia de pichones parásitos (por ejemplo, pichones de *Molothrus bonariensis* Gmelin y de *Tapera naevia* L.), exposición de la cámara de postura al medio (expuesto/no expuesto), altura del nido, materiales externos e internos (ver descripción realizada en materiales y métodos de este capítulo) y estructura vegetal (presencia/ausencia),

tipo y altura promedio de diferentes estratos vegetales (arbóreo, arbustivo y herbáceo). En el caso de altura de nido y de vegetación se evaluaron términos lineales y cuadráticos. También se tuvieron en cuenta interacciones y factores enmascaradores de nivel superior (comunidad). Al ser los nidos seguidos longitudinalmente se eligió la variable “nido id” como factor al azar.

Modelos lineales generalizados fueron usados para analizar los datos a nivel de **comunidad**. En este caso, la unidad de estudio fue la ornitocenosis (de ambos sitios en conjunto) en la semana s_i , se tomaron en cuenta las variables que afectaron a toda la comunidad de aves en una semana particular. La variable respuesta fue la abundancia media de larvas por pichón (total de larvas $s_i \times$ número de pichones s_i^{-1}) $\times 10$ (ej. la media de larvas cada 10 pichones a una determinada semana). Las variables independientes de interés fueron semana, media semanal de temperatura máxima y mínima y de humedad a las 2 hs y a las 14 hs, precipitaciones acumuladas por semana, densidad de pichones (como pichones $\times \text{Ha}^{-1}$ = número de pichones por semana $\times [\text{Superficie (Ha)}]^{-1}$). Durante las dos temporadas, en los sitios Mihura y Reserva se tuvo el mismo esfuerzo de muestreo, dentro del cual fueron consideradas de la siguiente forma: potenciales hospedadores (incluyendo las 22 especies que fueron parasitadas por *Philornis*), hospedadores preferenciales (las tres especies nombradas arriba) y especies de manera individual (*Ph. ruber*, *Ph. sibilatrix* y *Pi. sulphuratus*). También se tuvo en cuenta la abundancia pasada por especie de larvas de *Philornis torquans* del estadio 3. Todas fueron evaluadas a diferentes semanas pasadas (desde s_{-1} hasta s_{-6}). Los potenciales factores enmascaradores evaluados fueron año y sitio. Las interacciones con año, sitio, temperatura, precipitaciones y densidad de hospedadores también se tuvieron en cuenta a diferentes semanas pasadas.

Para la **comparación interanual** se utilizaron datos de los años 2006-2007 hasta 2011-2012. Cada temporada de muestreo comenzó el 21 de septiembre (indicada como semana 1) y terminó hasta que no se detectó actividad reproductiva por dos semanas. En esta comparación los datos usados fueron de octubre a febrero. El análisis consistió en el test de correlación de Spearman entre las medidas de parasitismo anuales (prevalencia y abundancia media por pichón) y variables climáticas y abundancia del hospedador.

5. a. 2 Estudio observacional

Se obtuvo como respuesta el efecto que presentaron las larvas sobre los hospedadores, siendo éstos letales o subletales. Para evaluar la sobrevivencia de los pichones, se generó una respuesta estadística dicotómica (presencia/ausencia). En el caso particular correspondiente a las últimas dos visitas (pertenecientes a la etapa de volantón), no se generaron datos referidos a esta variable, dado que era difícil distinguir entre la desaparición de los pichones por muerte/predación o porque se voló por sus propios medios, no asignándosele valor a la observación. Cabe destacar que la respuesta generada no indica como condición necesaria que la muerte de los pichones sea producida por la miasis, muestra la probabilidad de desaparición de los hospedadores en función de la intensidad parasitaria. Por otro lado, la evaluación de los efectos subletales se estableció como el incremento de peso (medido en g/día) y de longitud de tarso (en mm/día), número de glóbulos rojos y blancos ($celulas \times \mu l^{-1}$). Las variables regresoras utilizadas incluyeron tanto el factor de interés: intensidad de larvas (total de larvas por pichón); posibles variables relacionadas con la interacción parásito-hospedador, tales como especie y edad de la cría, además de potenciales enmascaradores como ser tamaño de las nidadas, precipitaciones diarias y acumuladas por semana, temperaturas (máxima, mínima y media) por día promedio semanal, etc. Estas variables pueden estar relacionadas con la mortandad de las crías de aves, pudiendo aumentar o disminuir sus niveles, pero no están en la cadena de causalidad entre la intensidad del parasitismo y la desaparición de los hospedadores.

5. a. 3 Estudio experimental

Aquí se procedió a comparar los efectos que produjo la miasis en los grupos controles *versus* los grupos tratados (mediante remoción del parásito). Se establecieron las mismas variables respuesta que en el apartado anterior, a las que se les suman los niveles de heterófilos, eosinófilos, basófilos, monocitos y linfocitos.

Los principales factores utilizados en este análisis incluyeron el de interés ‘tratado/no tratado’, además de especie, edad (como término lineal, cuadrático y/o cúbico) y carga parasitaria (ver aclaración en Resultados apartado “estudio experimental”).

5. b. Las distribuciones de las variables.

En todos los casos se realizaron modelos lineales para asociar las diversas variables dependientes con sus regresores. En aquellos casos que no se satisfacían los supuestos de normalidad y homocedasticidad, se recurrió al uso de modelos lineales generalizados y el *link* canónico utilizado dependió de la distribución que presentó la variable dependiente:

- Para las variables con **distribución gaussiana**, se empleó el *link* canónico “identidad” (1), las variables respuesta que presentaron este tipo de distribución fueron: masa corporal, longitud de tarso y concentración de glóbulos rojos, siguiendo :

$$\begin{aligned}
 Y_i &\sim N(\mu_i, \sigma_i^2) \\
 E(Y_i) &= \mu_i \text{ y } \text{var}(Y_i) = \sigma_i^2 \\
 \mu_i &= \eta(X_{i1}, \dots, X_{iq}) \quad (\text{ec. 1})
 \end{aligned}$$

- Variables con **distribución Poisson**: el *link* canónico fue “log” ($\ln \mu$), dada la siguiente especificación:

$$\begin{aligned}
 Y_i &\sim \text{Poisson}(\mu_i) \\
 E(Y_i) &= \mu_i \text{ y } \text{var}(Y_i) = \mu_i \\
 \ln(\mu_i) &= \eta(X_{i1}, \dots, X_{iq}) \\
 \mu_i &= e^{\eta(X_{i1}, \dots, X_{iq})} \quad (\text{ec. 2})
 \end{aligned}$$

Las variables dependientes con las que se analizó siguiendo esta distribución fue: concentración de glóbulos blancos (totales y por cada tipo de leucocito)

- Variables con **distribución binomial negativa**: en este caso las respuestas son conteo agregados, sesgados a la izquierda, que al igual que en el caso anterior se utilizó el *link* “log”. Este fue el tratamiento cuando la respuesta fue abundancia de larvas de *Philornis*, para los niveles de organización individual, nido y comunidad:

$$\begin{aligned}
 Y_i &\sim \text{NB}(\mu_i, k) \\
 E(Y_i) &= \mu_i \text{ y } \text{var}(Y_i) = \mu_i + \frac{\mu_i^2}{k} \\
 \ln(\mu_i) &= \eta(X_{i1}, \dots, X_{iq}) \\
 \mu_i &= e^{\eta(X_{i1}, \dots, X_{iq})} \quad (\text{ec. 3})
 \end{aligned}$$

- Variables con **distribución binomial**: bajo esta categoría se computaron, principalmente, las respuestas dicotómicas relacionada a la sobrevivida, donde las categorías existentes fueron: presente – ausente. En este caso el *link* canónico fue

$$\text{“logit”}: \ln\left(\frac{\mu}{1-\mu}\right)$$

$$\begin{aligned}
 Y_i &\square \\
 E(Y_i) &= \pi_i \text{ y } \text{var}(Y_i) = \pi_i \times (1 - \pi_i) \\
 \text{logit}(\pi_i) &= \eta(X_{i1}, \dots) \\
 \pi_i &= \frac{e^{\eta(X_{i1}, \dots)}}{1 + e^{\eta(X_{i1}, \dots)}} \quad (\text{ec. 4})
 \end{aligned}$$

Para la generación de los modelos finales se empleó la **Teoría de la Información**, siguiendo a Burnham y Anderson (2002). La elección de los regresores (ver sección Niveles de organización biológica) se basó en el análisis del sistema biológico estudiado, la respuesta y el principio de temporalidad de las asociaciones biológicas. La inclusión de las variables predictoras se realizó por el método *stepwise regression* (o regresión paso a paso) y los modelos fueron seleccionados mediante el Criterio de Información de Akaike (de las siglas en inglés, AIC) o, en los casos en que se presentó sobredispersión, Criterio de Información de Quasi-Akaike (QAIC, en inglés) (Richards, 2007). La aproximación al mejor modelo se realizó de la siguiente manera: primero, se ordenaron todos los modelos con valores decrecientes de AIC, siendo considerados sólo aquellos que presentaron una diferencia de hasta 5 unidades con el mejor modelo (el que mostró el menor AIC). Luego, se calculó ΔAIC_i de la siguiente manera:

$$\Delta AIC_i = AIC_i - AIC_{\min} \text{ para } i = \{1, 2, 3, \dots\}$$

Donde: ΔAIC_i es la distancia en unidades de AIC que existe entre el *modelo_{min}* (el de menor AIC) y el *modelo_i*

AIC_{min}: corresponde al valor de AIC del mejor modelo (Burnham y col., 2011).

AIC_i: valor de AIC del *modelo_i*

$$l_i = e^{-(1/2)\Delta AIC_i} ; l_i: \text{verosimilitud relativa.}$$

Luego, se calcula el peso de cada modelo (w_i) de la siguiente manera

$$w_i = \frac{l_i}{\sum_{i=1}^R l_i}$$

Finalmente, las regresiones que quedaron en la selección última fueron aquellos que en la sumatoria acumulada llegaron al valor de 0,8 (Burnham y Anderson, 2002). Los parámetros β y los errores estándar de la inferencia multimodelo se calcularon como medias ponderadas de los coeficientes de cada modelo con su respectivo valor w_i . Se consideraron como términos significativos aquellos cuyo intervalo de confianza al 95% no incluyó al 0.

Los parámetros de las gráficas de las predicciones que acompañan a los modelos se realizaron expresando los coeficientes de regresión según la transformación efectuada (ver ecuaciones 1 a 4). Además, las gráficas muestran la asociación entre la respuesta y la variable de interés principal, el resto de los regresores fueron fijados para la categoría modal (en el caso de variables categóricas) o en el valor de la mediana (para variables escalares). La elección del rango de valores del regresor se basó en el set de datos remanente dependiendo el resto de las variables (por ejemplo, si se asocia la cantidad de parásitos y las precipitaciones y existieron diferencias entre año y sitio, se establece como dominio acotado las precipitaciones del año I en el sitio reserva).

6) PROCESAMIENTO DE MUESTRAS EN LABORATORIO.

6. a. Hemograma.

Para minimizar el impacto de la colecta de sangre, se utilizaron técnicas que requieren muy poca cantidad de sangre para lograr el conteo absoluto y relativo de glóbulos blancos y rojos (Beldomenico y col., 2008b). Se extrajo como máximo el 0,3% del peso corporal (las recomendaciones generales indican no superar el 1% del peso vivo) (Campbell, 1997).

Para realizar el hemograma se extrajeron entre 7 y 10 μ l de sangre entera de los pichones. Éste procedimiento se realizó desde que los pichones presentaban 2 días de edad y se repetía semanalmente hasta que aquellos desaparecían del nido. Para esto se realizaba un

corte de uña de la pata izquierda, preferentemente de los dedos 2, 3 o 4 y se procuraba, en el próximo sangrado, cambiar de dedo para la extracción con el fin de minimizar el posible efecto de cambios celulares por causa del proceso inflamatorio que pudiera generarse para reparar la uña cortada.

Una vez extraído el pichón del nido ésta era la primer actividad que se realizaba, para que no se produzcan alteraciones hematológicas producto de la manipulación (Romero y Reed, 2005). En primer lugar se procedía a limpiar la uña y el dedo donde se realizaría la extracción con alcohol 70° y algodón, una vez seca el área se procede a realizar un corte de los dos tercios de la uña, se le permite al pichón que realice movimientos de la pata, de este modo mejora la circulación en el área y luego, como masajes suaves, se procede a la extracción y colocación en tubos de microhematocrito heparinizados (Figura 7). Estos son sellados con plastilina y colocados en una caja *ad hoc* para su transporte, el cual se realiza en un ambiente refrigerado.



Figura 7: Extracción de sangre mediante el corte de uña.

Se controla la correcta hemostasia de la herida provocada y finalmente se desinfecta el área con iodo povidona, para luego proseguir con la toma de las otras mediciones.

Una vez en el laboratorio, la sangre se coloca en heladera (de aproximadamente 4°C) hasta su procesamiento. Este consistió en depositar el contenido del capilar en un portaobjeto mediante la ayuda de una propipeta que se acopla al capilar. Luego se homogeniza la sangre y se toman 2 µl mediante un tips de 10 µl acoplado a una micropipeta monocanal (de volumen variable de 0,1 a 2,5 µl, marca BOECO, Germany) y los cuales se vuelcan en 98 µl de

solución de Rees-Ecker (esta solución permite realizar una estimación directa de la concentración de glóbulos blancos totales) (Lucas y Jamroz, 1961) en un Eppendorf de 0,5 ml (generándose una dilución de 1 parte de sangre cada 50 de solución general), homogeneizando el contenido con agitador tipo vortex (Thorbell VR2). La solución se coloca en una cámara de Neubauer improved (marca BRAND).

El conteo de los glóbulos blancos se realiza en los cuadrados primarios de las cuatro esquinas del reticulado de la cámara de Neubauer (de bordes de color azul de la Figura 8). Se suma la cantidad de GB hallados y se aplica la fórmula general (ecuación 5)

$$\frac{\text{células sanguíneas}}{\mu\text{l}} = \frac{n^{\circ} \text{ cel} \times \text{dilución}^{-1}}{\text{volumen}} \quad (\text{ec. 5})$$

Donde $n^{\circ} \text{ de cel}$: es la cantidad total de células identificadas en las cuadrículas correspondientes; dilución^{-1} : es el factor de dilución con que se ha creado la solución, para ambos tipos celulares es 1/50. Volumen : en este caso dependerá del tipo celular a contar, para los leucocitos éste será $0,4 \text{ mm}^3$ ($4 \times 1 \times 1 \times 0,1 = 0,4 \text{ mm}^3$ [4 cuadrados de $1 \times 1 \text{ mm}$ de lado y $0,1$ de profundidad]) y para glóbulos rojos es de $0,02 \text{ mm}^3$ ($5 \times 0,2 \times 0,2 \times 0,1 = 0,02 \text{ mm}^3$).

En el caso de los glóbulos rojos el recuento se realiza en los cuadrados secundarios (de bordes color verde) del cuadrado primario central (de color rojo) sumándose los elementos de los 5 sectores. Cabe destacar que, a diferencia de lo que ocurre con los mamíferos, con la dilución 1/50 puede realizarse el conteo tanto de glóbulos blancos como rojos, porque se utiliza la misma solución (que permite la diferenciación de ambos tipos celulares) y las concentraciones de leucocitos y eritrocitos permite realizar esta forma de conteo. Finalmente, y en base a la ecuación 5 se establece la concentración de las líneas blancas o rojas, que resumiendo la expresión, queda de multiplicar el número de células totales por grilla por 125, en el caso de los Glóbulos blancos, y por 2500, para el recuento de glóbulos rojos.

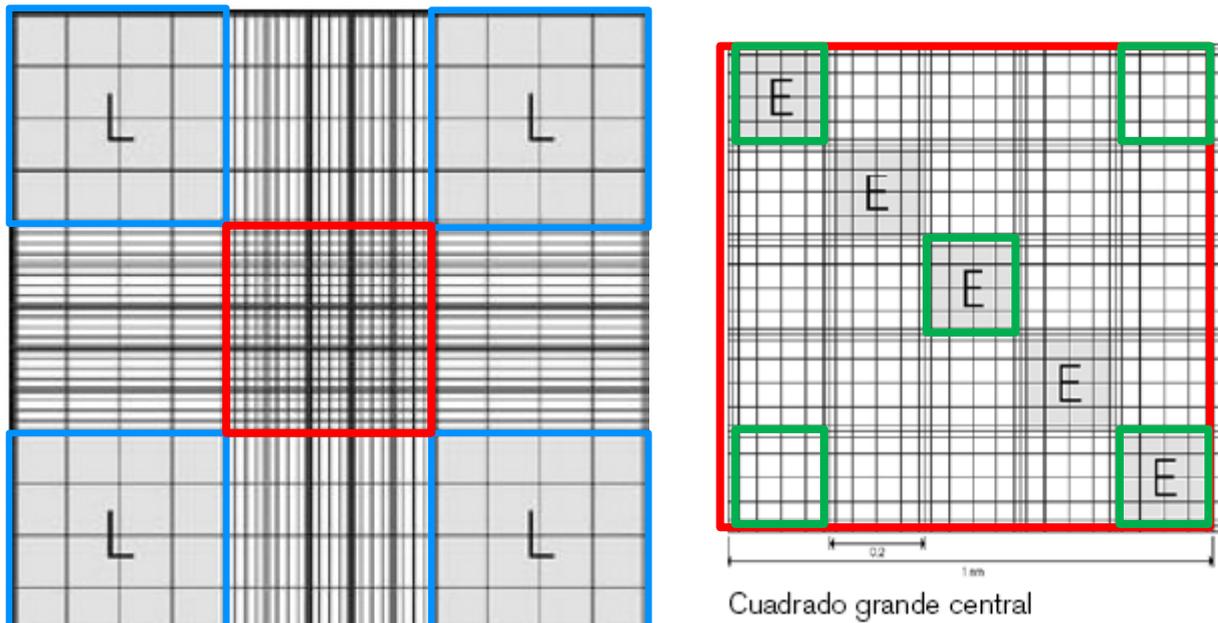


Figura 8: Cuadrícula de cámara de Neubauer para recuento absoluto de glóbulos rojos y blancos. A la izquierda, imagen de la cuadrícula completa de una cámara de Nuebauer. A la derecha, representación del cuadrado primario central, donde se recuentan los glóbulos rojos.

La diferenciación entre las células de las líneas granulocítica – mielocítica, por un lado, y la eritrocitaria, se basa en la forma, apariencia, coloración y refringencia. El azul brillante de cresilo, colorante de Rees-Ecker, tiñe diferencialmente los glóbulos blancos (Figura 9).



Figura 9: Refringencia diferencial producida por la solución de Rees Ecker. El círculo rojo de cada figura muestra la misma célula pero con diferencia de refringencia dada por la diferencia de incidencia del haz de luz (efecto logrado al mover la platina del microscopio)

Con el material que queda en el portaobjetos se realizó un extendido de sangre que fue teñido con May-Grünwald-Giemsa. Se cubre el frotis con May-Grünwald por 3 minutos, luego se agrega la misma cantidad de agua estabilizada que colorante, se deja 1 minuto y luego se enjuaga con agua estabilizada. Paso seguido se cubre el frotis con Giemsa, dejándolo 15 minutos, luego se lava el material nuevamente con agua estabilizada. Se deja secar y finalmente se inspecciona en el microscopio óptico con en 1000x (objetivo de inmersión en aceite). Se contaron 100 leucocitos, diferenciándolos en heterófilos, eosinófilos, basófilos, linfocitos y monocitos (Lucas y Jamroz, 1961; Campbell, 1997).

6. b. Técnicas utilizadas para la identificación específica de *Philornis*

Las larvas del tercer estadio y pupas fueron incubadas a temperatura ambiente con el fin de obtener los adultos. Éstos fueron preservados en etanol 70° o 96° e identificados en el Museo Nacional de Rio de Janeiro por Marcia Couri, Leonardo Silvestri y Martín Quiroga y en el Laboratorio de Ecología de Enfermedades, por los dos últimos, usando las claves de identificación de (Couri, 1999; Couri y col., 2009). Los especímenes fueron sistemáticamente identificados considerando los caracteres morfológicos externos y la morfología de la genitalia.

Además se contó con moscas ya identificadas para realizar las comparaciones morfológicas y moleculares. El material aportado y clasificado morfológicamente correspondió a 315 adultos identificados como *Philornis seguyi* provenientes de Santa Fe (fuente del material: Quiroga y Reborada, 2012), 40 moscas adultas de *Philornis torquans* de la localidad de Esperanza y 5 adultos de *P. seguyi* extraídas de pichones de la localidad de Magdalena (Buenos Aires) (fuente del material: Couri y col., 2005), por último 6 adultos colectados por este estudio en la zona de Chaco, se identificaron como *P. downsi*.

Para la clasificación mediante técnicas de genética molecular, se procedió a la extracción de ADN, el cual fue suspendido en 50 a 100 µl de agua estéril bi-destilada. Para obtener las secuencias de los fragmentos ITS 2 (Monje y col., 2013), segmentos altamente conservados de las subunidades ribosomales 5.8s y 28s, los fragmentos de aproximadamente 500 a 600 pb fueron amplificados por PCR standard. Los fragmentos obtenidos fueron purificados en agarosa y secuenciados.

Parte de los especímenes fueron depositados en el Museo de Nacional de Río de Janeiro y en el Laboratorio de Parasitología de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional del Litoral.

7) MODELADO MATEMÁTICO.

Para desarrollar este objetivo se trabajó de manera interdisciplinaria con miembros del Centro de Investigación en Señales, Sistemas e Inteligencia Computacional (Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas de la Universidad Nacional del Litoral), el Dr. Leonardo Giovannini (Director del Centro), el Lic. Leonardo Lopez y el Lic. Agustín Izquierdo.

Dado que es una primera aproximación para desarrollar el modelo *Philornis* – hospedadores en el sistema que se comprende en el centro de la Provincia de Santa Fe, los datos que se utilizaron correspondieron a los registrados en los pichones controles de *Pi. sulphuratus* del estudio experimental. Se seleccionó este set de datos por la existencia de observaciones diarias, además corresponden solamente al año II (temporada 2009 - 2010) para eliminar las variaciones entre temporadas, como por ejemplo las precipitaciones del año I fueron escasas pero abundantes en el segundo año. La elección de una sola especie también radicó en la eliminación de variabilidad inter-específica.

Para modelar la interacción parásito – hospedador, se recurrió a modelos compartimentales lineales. En este caso, cada compartimento representó un grupo de individuos, estadio de *Philornis* o estado de los pichones (parasitado o infestado, susceptible o muerto). Considerando a su vez, el flujo de “masa” (representado por pichones y moscas) entre compartimentos. Cada uno de éstos debe cumplir los siguientes supuestos (Galvani y May, 2005):

- 1) Distribución uniforme en cada compartimento.
- 2) La distribución de individuos al ingresar a un compartimento es instantánea.
- 3) La tasa de paso de la población de un compartimento a otro se relaciona con la cantidad de población existente.
- 4) Usualmente existe una ley de conservación de alguna cantidad (masa, energía u otra entidad física), para nuestro caso no es estrictamente necesario.

Los modelos compartimentales están representados por una función de entrada de material (*inputs*), al compartimento 1 ($b_1(t)$ con $t \geq 0$) transfiriéndose a un compartimento 2 (con un coeficiente de transferencia constante, a_{21}) o hacia el exterior (a_{01}).

Finalmente se mostrarán las gráficas de los valores expresados por los modelos finales y de los datos originales, donde la optimización implica la minimización del error cuadrático medio.

RESULTADOS

1) EL PARASITISMO POR *Philornis sp.* A 3 DIFERENTES LATITUDES DEL CENTRO NORTE ARGENTINO.

El período de estudio en cada una de las tres zonas analizadas comprendió 10 días por estación reproductiva. En este tiempo, se incorporaron 127 pichones de aves en los sitios de Buenos Aires, 47 en los de Chaco y 349 en Santa Fe. En la Tabla 2 se muestra un resumen con los datos recabados.

Se observa que las mayores temperaturas y, en gran medida, las precipitaciones más altas se presentaron en las áreas de estudio del norte. En cambio, elevadas abundancias parasitarias se observaron en los sitios de Santa Fe y Buenos Aires. En el Chaco, en febrero del 2009, solamente se encontró un pichón de *Sicalis flaveola* parasitado por *Philornis*. Otra discrepancia establecida entre las distintas áreas de estudio lo presentan las diferencias de densidades de aves (Figura 10).

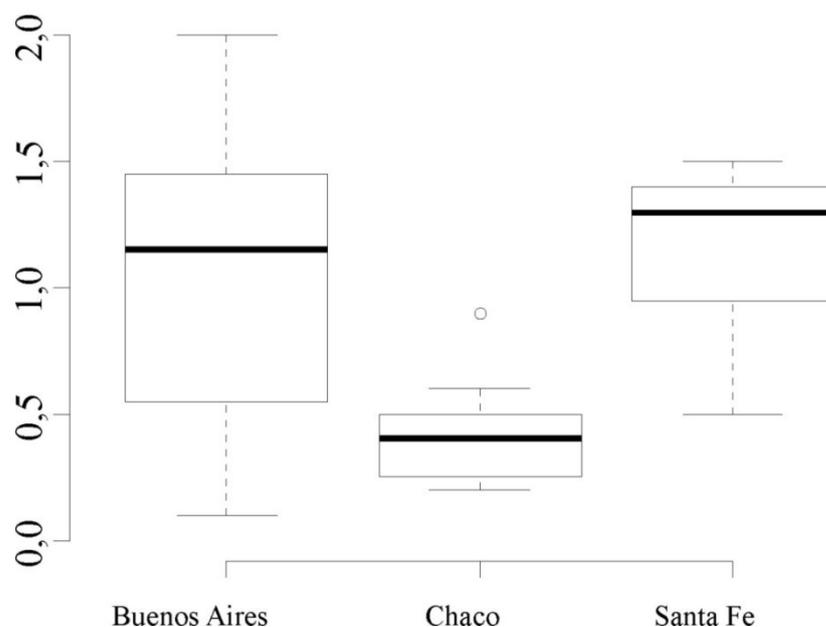


Figura 10: Comparación de las densidades de aves encontradas en cada una de las zonas del estudio biogeográfico.

Mediante una prueba de ANOVA (Análisis de la Varianza), se comparó la densidad de hospedadores entre las tres zonas (de Chaco, Santa Fe y Buenos Aires), observándose la existencia de diferencias significativas entre ellas ($p = 0,00571$). Se realizó una prueba *a posteriori*, test de Tukey, siendo la diferencia de densidad de aves entre Chaco y Buenos Aires de $-0,625$ (indicando mayor número de aves por superficie en Buenos Aires) ($p = 0,0237$), en tanto que la discrepancia entre las áreas correspondiente a la zona Santa Fe y las chaqueñas fue de $0,738$ (la primera tiene la mayor densidad) ($p = 0,0074$) y no se observaron diferencias significativas entre los sitios de Buenos Aires y Santa Fe ($p = 0,864$).

Con la finalidad de establecer qué especies de *Philornis* estaban afectando a los pichones, del material previamente examinado, se aportó de la localidad de Magdalena 5 especímenes de *P. seguyi*, 315 individuos de la ciudad de Santa Fe también identificados como *P. seguyi* y 40 adultos de *P. torquans* de la localidad de Esperanza, mientras que los de Chaco correspondían a *P. downsi* (6 adultos). Las claves para la identificación de las citadas especies que producen miasis subcutánea es algo confusa y no permite hacer una separación correcta entre estas, no así para *P. downsi* cuyas discrepancias son importantes. Al re-analizar los individuos mediante la observación de la genitalia no se presentaron diferencias entre *P. seguyi* y *P. torquans*. Es por esto que se procedió a realizar un estudio de genética molecular

de los especímenes identificados como *P. torquans* y *P. seguyi* de los sitios de Santa Fe y *P. seguyi* de Buenos Aires. Los resultados arrojaron que las secuencias ITS 2 de ambas especies de Santa Fe fueron prácticamente idénticas (con un 99,5 % de similitud), por otro lado, la comparación de especímenes de Santa Fe y de los sitios de Buenos Aires tuvieron una similitud del 94,5% (Monje y col., 2013). Discrepancias significativas con relación a las anteriores mostraron los individuos de *P. downsi* (Monje y col., 2013). Es decir, en las zonas de Santa Fe se estaría en presencia de una sola especie (de aquí en más las moscas de las áreas Mihura y Reserva se identificarán como *P. torquans*), en tanto que los individuos provenientes de Magdalena (Buenos Aires) podrían corresponder a otra especie.

La importancia de este hallazgo radica en poder disminuir la variabilidad de los datos relacionados al parasitismo (estudio realizado en Santa Fe) dado que se establecen las dinámicas parasitarias entre los hospedadores y un solo patógeno.

Fecha	Provincia	Sitios	Número de nidos activos examinados	Número de pichones examinados	Prevalencia de <i>Philornis</i>	Abundancia media de larvas (larvas/pichones)	Densidad de pichones (pichones/Ha)	Media T°- Precipitaciones*
Dic-08	Chaco	El Curundú	6	11	0,00%	0	0,3	26°C - 79 mm
		Parque Nacional Chaco	6	19	0,00%	0	0,6	
	Santa Fe	Reserva Escuela Granja	21	34	11,76%	0,89	0,9	28°C - 21 mm
		Campo Miura	31	57	5,26%	0,55	1,4	
		Buenos Aires	Reserva El Saladero	20	39	5,10%	0,21	1,3
	Campo Zandoná	22	62	22,60%	1,26	1,3		
Feb-09	Chaco	El Curundú	4	7	0,00%	0	0,2	26,2°C - 133 mm
		Parque Nacional Chaco	4	13	15,4% ⁺	NA ⁺	0,4	
	Santa Fe	Reserva Escuela Granja	36	61	1,64%	0,12	0,5	25,4°C - 110 mm
		Campo Miura	43	87	4,60%	0,05	1	
		Buenos Aires	Reserva El Saladero	6	11	54,50%	42,36	0,4
Dic-09	Chaco	Campo Zandoná	1	1	0,00%	0	0,1	26,4°C - 134 mm
		El Curundú	7	17	0,00%	0	0,4	
	Santa Fe	Parque Nacional Chaco	10	28	0,00%	0	0,9	23,2°C - 195 mm
		Reserva Escuela Granja	68	148	10,14%	0,99	1,5	
		Campo Miura	43	94	3,19%	0,03	1,2	
Feb-10	Buenos Aires	Reserva El Saladero	23	61	0,00%	0	2	20,3°C - 65 mm
		Campo Zandoná	18	45	4,50%	1,15	1	
	Chaco	El Curundú	5	8	0,00%	0	0,2	28,5°C - 125 mm
		Parque Nacional Chaco	5	11	0,00%	0	0,4	
		Santa Fe	Reserva Escuela Granja	71	155	16,77%	0,43	1,4
Feb-10	Santa Fe	Campo Miura	55	136	23,53%	0,48	1,4	22,2°C - 242 mm
		Buenos Aires	Reserva El Saladero	22	47	19,10%	4,23	
		Campo Zandoná	15	29	44,80%	11,69	0,7	

⁺ Corresponde a 9 larvas halladas en nido de *Sicalis flaveola*. Siete adultos de éstas larvas fueron identificadas como *Philornis downsi*

Tabla 2: Resumen de datos recolectados en las áreas de estudio en Chaco, Santa Fe y Buenos Aires.

2) DETERMINANTES A DISTINTOS NIVELES DE ORGANIZACIÓN BIOLÓGICA QUE AFECTAN EL PARASITISMO POR *Philornis torquans* EN PICHONES DE AVES.

Durante las dos temporadas reproductivas (70 semanas) en los dos sitios de Santa Fe, se colectaron 6629 observaciones de 3255 pichones (1400 nidadas) correspondiente a 57 especies (Tabla 3). De éstas, 2291 observaciones provienen de hospedadores preferenciales (43 nidadas de *Ph. ruber*, 79 de *Ph. sibilatrix* y 70 de *Pi. sulphuratus*). Otras especies que contribuyeron de manera considerable en número fueron *Furnarius rufus* Gmelin (85 nidadas), *Paroaria coronata* Miller (89 nidadas) y *Sicalis flaveola* L. (105 nidadas).

Tabla 3: Especies de la comunidad de aves de dos áreas del centro de la Provincia de Santa Fe. Se indica el nombre científico y vulgar o común. En negrita se indica las especies halladas con larvas de *Philornis torquans*.

Nombre científico	Nombre vulgar	Pichones examinados (Abun. parasitaria ¹)	
PASSERIFORMES			
<i>Agelaioides badius</i>	Tordo músico	174	(0,31)
<i>Asthenes baeri</i>	Canastero chaqueño	9	(0)
<i>Coryphistera alaudina</i>	Espinero crestudo	65	(0,62)
<i>Coryphospingus cuculatus</i>	Brasita de fuego	4	(0)
<i>Cranioleuca pyrrhophia</i>	Curutié de cabeza estriada	11	(0)
<i>Drymornis bridgesii</i>	Chincherero grande	2	(0)
<i>Elaenia parvirostris</i>	Fiofío pico corto	45	(0,06)
<i>Elaenia spectabilis</i>	Fiofío grande	28	(0,44)
<i>Empidonax aurantioatriocristatus</i>	Tuquito gris	6	(0)
<i>Furnarius rufus</i>	Hornero	176	(0,33)
<i>Geothlypis aequinoctalis</i>	Arañero cara negra	4	(0)
<i>Leptasthenura platensis</i>	Coludito copetón	3	(0)
<i>Machetornis rixosa</i>	Pica buey	3	(0)
<i>Mimus saturninus</i>	Calandria común	1	(0)
<i>Molothrus bonariensis</i>	Tordo renegrado	55	(1,06)
<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	Tordo pico corto	9	(0,07)
<i>Myiarchus swainsoni</i>	Burlisto pico canela	3	(0)
<i>Myiophobus fasciatus</i>	Mosqueta chorreada	2	(0)
<i>Pachyramphus polycopterus</i>	Anambé común	2	(0)
<i>Paroaria coronata</i>	Cardenal común	212	(0,44)
<i>Phacellodomus ruber</i>	Espinero grande	101	(1,70)

<i>Phacellodomus sibilatrix</i>	Espinero chico	223	(0,38)
<i>Phytotoma rutila</i>	Cortarama	5	(0)
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Benteveo	192	(4,60)
<i>Polioptila dumicola</i>	Tacuarita azul	51	(0,74)
<i>Poospiza melanoleuca</i>	Monterita de cabeza negra	4	(0)
<i>Pseudoseisura lophotes</i>	Cacholote castaño	12	(1,50)
<i>Saltator aurantirostris</i>	Pepitero de collar	12	(0)
<i>Saltator coerulescens</i>	Pepitero gris	13	(0,27)
<i>Saltatricula multicolor</i>	Pepitero chico	9	(0,17)
<i>Schoeniophylax phryganophila</i>	Chotoy	14	(0,29)
<i>Serpophaga subcristata</i>	Piojito común	5	(0)
<i>Sicalis flaveola</i>	Jilguero	355	(0,13)
<i>Sporophila caerulescens</i>	Corbatita común	9	(0,5)
<i>Sublegatus modestus</i>	Suirirí pico corto	2	(0)
<i>Suiriri suiriri</i>	Suirirí	1	(0)
<i>Synallaxis albescens</i>	Pijú común de cola parda	8	(0)
<i>Synallaxis frontalis</i>	Pijú común de cola rojiza	21	(0,34)
<i>Tachycineta leucorrhoa</i>	Golondrina de ceja blanca	10	(0)
<i>Taraba major</i>	Chororó	25	(0,09)
<i>Troglodytes aedon</i>	Tacuarita	152	(0,3)
<i>Turdus amaurochalinus</i>	Zorzal chalchalero	45	(0,02)
<i>Vireo olivaceus</i>	Chiví común	8	(0)
<i>Xenopsaris albinuca</i>	Tijerilla	2	(0)
<i>Zonotrichia capensis</i>	Chingolo	27	(0)
NO PASSERIFORMES			
<i>Coccyzus melacoryphus</i>	Cuclillo canela	29	(0)
<i>Colaptes campestris</i>	Carpintero campestre	3	(0)
<i>Colaptes melanochloros</i>	Carpintero real	24	(0)
<i>Crotophaga ani</i>	Anó chico	5	(0)
<i>Columbina picui</i>	Torcacita	422	(0)
<i>Guira guira</i>	Pirincho	16	(0)
<i>Leptotila verreauxi</i>	Yerutí común	35	(0)
<i>Myiopsitta monachus</i>	Cotorra común	2	(0)
<i>Patageoenas maculosa</i>	Paloma manchada	2	(0)
<i>Patageoenas picazuro</i>	Paloma picazuro	4	(0)
<i>Tapera naevia</i>	Crespín	10	(0)
<i>Zenaida auriculata</i>	Torcaza	582	(0)

¹: La abundancia parasitaria es la cantidad de larvas de *Philornis* en el total de individuos de una población, de otro modo, es igual al producto de la Prevalencia por la Intensidad parasitaria.

Larvas de *Philornis torquans* fueron halladas en 22 de las 57 especies examinadas. A nivel individual, un alto parasitismo se observó en *Pi. sulphuratus* con el 41,2% de prevalencia y una intensidad media de 11,1 larvas por pichón. Luego le siguieron, *Ph. ruber*, el 12,6 % de las observaciones presentaron parásitos y en promedio tuvieron 13,4 larvas por pichón parasitado y, por último, *Ph. sibilatrix* con 10,6% de prevalencia y una intensidad media de 3,6.

A nivel de nidada, la prevalencia e intensidad de parasitismo por especie fue de 44,9% y 45 larvas por nidada en *Pi. sulphuratus* (datos extraídos a partir de 65 nidos que presentaron un promedio de 2,9 pichones), en *Ph. sibilatrix* el 35,3% y 8,9 (de 64 nidos muestreados y 2,8 pichones por nido); en *Ph. ruber* con 24,2% y 53.8 (a partir de 38 nidos y con media de 2.6 pichones); mientras que con el 24,2% de prevalencia y 15,2 larvas por nidada se halló en *F. rufus* (de 79 nidos y 2,2 crías por nido), un 16,1% y 8,7 para *Pa. coronata* (con 87 nidos analizados que presentaban 2,4 pichones en promedio) y, por último, a *S. flaveola* con un 10,7 y 3,2 de prevalencia e intensidad de parasitismo (88 nidos y 4 crías en promedio), respectivamente.

2. a. Variables a nivel de Individuo asociadas con la infección.

El set de datos para este análisis consistió en 299 observaciones que correspondieron a 40 de *Phacellodomus ruber*, 131 de *Phacellodomus sibilatrix* y 128 de *Pitangus sulphuratus*.

A modo de descripción de la abundancia parasitaria en relación a la edad para las tres especies, se muestra la siguiente Figura (11) con datos reales.

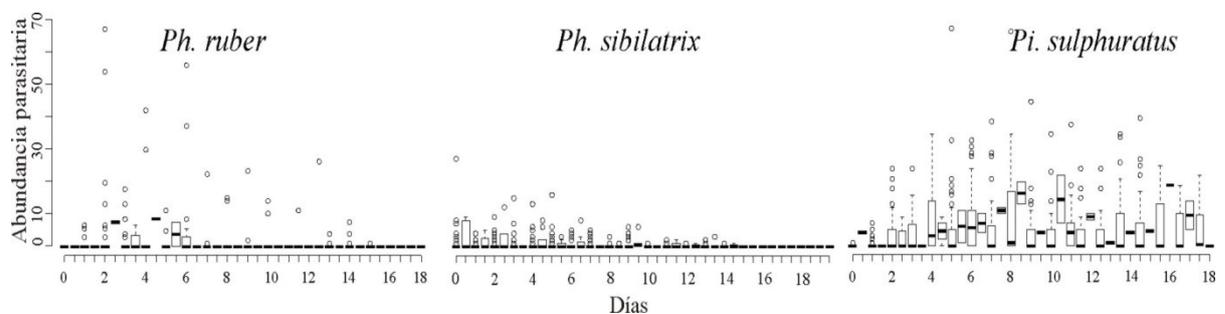


Figura 11: Datos reales de las abundancias parasitarias en relación a la edad de las tres especies hospedadoras preferenciales.

En este caso, el modelo que reunió la mayor información se condensó en uno sólo, obteniendo una diferencia de AIC mayor a 5 unidades.

Los factores más importantes que se encontraron consistentemente a nivel individual fueron la especie hospedadora, edad (como término lineal y cuadrático) y la interacción entre ellos (ver Tabla 4). La infestación varió con la edad de los pichones, pero esta diferencia cambió de acuerdo a las especies. La abundancia del parásito por pichón aumentó desde el nacimiento llegando a un pico para luego decaer, el máximo de abundancia para *Ph. sibilatrix* fue a los dos días de edad, a los 6 días para *Ph. ruber* y 12 para *Pi. sulphuratus* (ver Figura 12).

Tabla 4: Parámetros del nivel de organización individual asociados al parasitismo por *P. torquans* en los hospedadores preferenciales.

Parámetro	Coefficiente	E E* ¹	95%IC LI* ²	95%ICLS* ³
Intercepto	-10.205	2.300	-14.714	-5.696
Hospedador sp. (<i>Ph. ruber</i>)^a	4.470	1.456	1.616	7.323
Hospedador sp. (<i>Ph. sibilatrix</i>)^a	1.906	0.867	0.206	3.606
Edad	0.569	0.148	0.280	0.858
Edad²	-0.024	0.007	-0.038	-0.010
Hospedador sp. (<i>Ph. ruber</i>)* edad	-0.281	0.106	-0.489	-0.072
Hospedador sp. (<i>Ph. sibilatrix</i>)* edad	-0.468	0.087	-0.639	-0.296
Hospedador sp. (<i>Ph. ruber</i>)* densidad de <i>Pi. sulphuratus</i>_{t-2}	-20.967	5.949	-32.627	-9.307
Hospedador sp. (<i>Ph. sibilatrix</i>)* densidad de <i>Pi. sulphuratus</i>_{t-2}	-33.110	9.432	-51.598	-14.622
Densidad <i>Pi. sulphuratus</i>_{s-1}	8.962	2.154	4.741	13.184
Densidad <i>Pi. sulphuratus</i> _{s-2}	0.655	1.892	-3.054	4.364
Densidad <i>Ph. ruber</i>_{s-2}	-19.578	3.659	-26.749	-12.407
Temperatura Máxima_{s-3}	0.200	0.073	0.058	0.342
Precipitaciones_{s-5}	0.007	0.003	0.000	0.013
Sitio (reserve)^b	1.961	0.675	0.639	3.284

*¹: Error estándar; *² límite inferior; *³: límite superior.

Los parámetros sobre la línea de puntos indican las variables de interés o interacciones con éstas. Los coeficientes significativos están en negrita.

Referencias: ^a: comparado con *Pitangus sulphuratus* (hospedador de referencia); ^b: comparado con Mihura (sitio de referencia). Hospedador sp.: especie de hospedador preferencial; Edad: edad de pichones en días; Densidad *Ph. ruber* y *Pi. sulphuratus*: densidad de pichones de *Phacellodomus ruber* y *Pitangus sulphuratus*, respectivamente; Temperatura Máxima: media semanal de temperatura máxima; Precipitaciones: lluvias acumuladas por semana; s-1 – s-5 hace referencia a las semanas móviles (0= semana actual; 5= 5 semanas previas); sitio: sitio de estudio.

Además, se encontró una fuerte interacción entre especie hospedadora y densidad de *Pi. sulphuratus* a dos semanas previas. La abundancia larvaria en *Ph. sibilatrix* fue consistentemente más baja comparándola con las otras dos especies. Por otra parte, *P. torquans* parasita de manera diferente a *Ph. ruber* dependiendo de la densidad de *Pi. sulphuratus*, como se observa en la Figura 12, indicando plasticidad del parásito dependiendo de la disponibilidad de hospedador.

Las restantes variables evaluadas para este nivel no estuvieron significativamente asociadas con la abundancia larvaria.

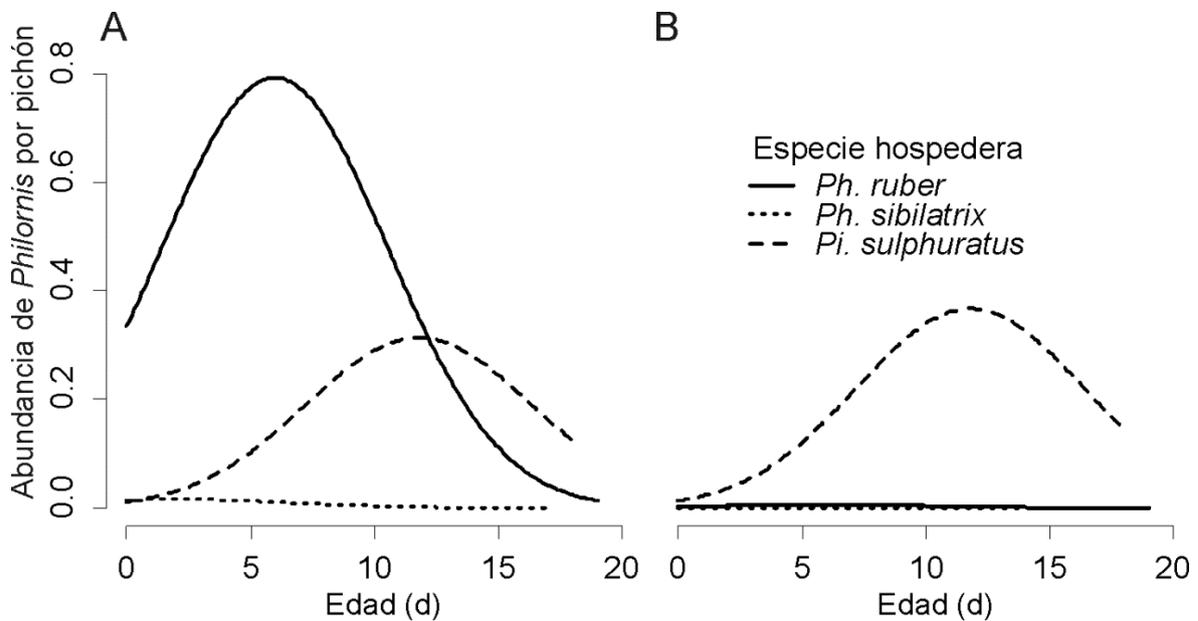


Figura 12: Predicciones de abundancia de *Philornis* dependiendo de las variables a nivel individual. Las figuras muestran la interacción entre especie hospedadora y edad y entre la especie y la densidad de *Pi. sulphuratus* 2 semanas previas. A) escenario prediciendo para una baja densidad previa de *Pi. sulphuratus* (con $0,03 \text{ pichones} \times \text{Ha}^{-1}$ de *Pi. sulphuratus*_{s-2}); B) predicción para un escenario con densidad de *Pi. sulphuratus* alta ($0,3 \text{ pichones} \times \text{Ha}^{-1}$).

2. b. Variables a nivel de microhábitat asociadas con la infestación.

Los análisis a este nivel se realizaron con 643 observaciones de 312 nidadas de las 6 especies más abundantes. Los modelos que mejor ajustan y que reúnen la mayor información a los datos se observan en la Tabla 5. Nidadas de *Pi. sulphuratus*, *F. rufus* y *Ph. ruber* son las más parasitadas que *Pa. coronata*, *Ph. sibilatrix* y *S. flaveola* (Tabla 6; Figura 13)

Los factores más importantes comprendieron a la especie de ave que se encuentra ocupando el nido, también lo fueron la especie principal de árboles donde aquel se encontraba y la altura que presentaron cada uno de estos bosques, la presencia de un estrato medio y la altura del pastizal.

Tabla 5: Modelos seleccionados del nivel microhábitat que contienen el 90% de los pesos acumulados de QAIC, se muestran los predictores asociados con la abundancia de *Philornis torquans*.

Modelos	QAIC	Δ QAIC/2	Peso de QAIC
nidada sp. + árbol sp*(altura árbol) ² + altura árbol+ altura pastizal+ p/a pastizal + temp. min. _{s-5} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens _{s-1} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens _{s-5+s-6}	3357,17	---	0,41
nidada sp + árboles sp*altura árbol+ p/a arbusto + altura pastizal+ p/a pastizal + prec. _{s-4} + temp. min. _{s-5} + hum2 _{s-1} + hum14 _{s-1} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens _{s-1} + <i>Ph.ruber</i> dens _{s-1} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens _{s-5+s-6}	3359,14	0,37	0,15
nidada sp + árbol sp*altura árbol+ p/a arbusto + altura pastizal + p/a pastizal + temp. min. _{s-5} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens _{s-1} + <i>Ph. ruber</i> dens _{s-1} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens _{s-5+s-6}	3359,14	0,37	0,15
nidada sp + árbol sp*(altura árbol) ² + altura árbol + ave parasita + altura pastizal + p/a pastizal + temp.min. _{s-5} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens _{s-1} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens _{s-5+s-6}	3359,17	0,37	0,15
nidada sp + nido A/C + árbol sp + árbol sp*altura árbol + p/a arbustos + altura pastizal + p/a pastizal + prec. _{s-4} + temp. min. _{s-5} + hum2 _{s-1} + hum14 _{s-1} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens _{s-1} + <i>Ph. ruber</i> dens _{s-1} + <i>Ph. sibilatrix</i> dens _{s-2} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens _{s-5+s-6}	3360,95	0,15	0,06

Referencias: nidada sp.: especie de la nidada (dada por los padres de los pichones) que es parasitada por *P. torquans*; nido A/C: nido cubierto o no por la vegetación circundante; árbol sp.: especie arbórea dominante alrededor del nido; altura árbol: altura media de la especie arbórea dominante; p/a arbusto: presencia o ausencia

del estrato medio; p/a pastizal: presencia o ausencia del estrato bajo; altura pastizal: altura media del estrato bajo; ave parásita: presencia o ausencia de especies de aves parásitas; prec.: precipitaciones acumuladas por semana; temp. min.: temperatura mínima media semanal; Ph. ruber dens, Ph. sibilatrix dens y Pi. sulphuratus dens: densidad de pichones de *Phacellodomus ruber*, *Phacellodomus sibilatrix* y *Pitangus sulphuratus* respectivamente; hum2: media semanal del porcentual de humedad a las 2hs; hum14: media semanal del porcentual de humedad ambiente a las 14hs; _{s-1 - s-6} hace referencia a las semanas pasadas (-1= comprende los últimos 7 días; -6= seis semanas previas).

Teniendo en cuenta la vegetación que rodea al nido, la interacción entre las especies de árboles y sus alturas fueron significativas (con los términos lineales y cuadráticos), indicando que la ocurrencia de *P. torquans* desciende a medida que los bosques son más altos, se exceptúa de este comportamiento a los bosques de *Gleditsia triacanthos* L. (Tabla 6 y Figura 13A).

Tabla 6: Variables de interés de los mejores modelos que asocian los factores del microhábitat con la abundancia media de *P. torquans* en las nidadas.

Parámetro	Coefficiente	E. E.	95%ICLI* ¹	95%ICLS* ²
Intercepto	-8.128	3.667	-15.315	-0.940
Nidada sp. (<i>F. rufus</i>) ^a	-0.179	0.415	-0.991	0.634
Nidada sp. (<i>Pa. coronata</i>)^a	-2.758	0.373	-3.488	-2.028
Nidada sp. (<i>Ph. ruber</i>) ^a	-0.304	0.376	-1.041	0.433
Nidada sp. (<i>Ph. sibilatrix</i>)^a	-1.878	0.340	-2.544	-1.213
Nidada sp. (<i>S. flaveola</i>)^a	-3.466	0.343	-4.139	-2.793
Nido A/C (Abierto) ^b	0.025	0.026	-0.026	0.075
Árbol sp. (<i>P. aff. alba</i>)^c	8.017	3.307	1.536	14.498
Árbol sp. (<i>A. caven</i>) ^c	8.744	4.627	-0.325	17.813
Árbol sp. (<i>G. decorticans</i>)^c	8.109	3.215	1.807	14.411
Árbol sp. (<i>A. quebracho-blanco</i>) ^c	7.168	4.209	-1.082	15.418
Árbol sp. (<i>C. tala</i>) ^c	13.826	55.64	-95.240	122.891
Árbol altura	0.773	0.454	-0.118	1.664
Árbol altura ²	0.003	0.021	-0.039	0.045
Árbol sp (<i>P. aff. alba</i>)*Árbol altura	-0.552	0.201	-0.945	-0.159
Árbol sp (<i>A. caven</i>)*Árbol altura	-0.456	0.458	-1.353	0.441
Árbol sp (<i>G. decorticans</i>)*Árbol altura	-0.438	0.192	-0.813	-0.062
Árbol sp (<i>A. quebracho-blanco</i>)*Árbol	-0.372	0.312	-0.984	0.240

altura				
Árbol sp (<i>C. tala</i>)*Árbol altura	0.250	0.753	-1.227	1.726
Árbol sp (<i>P. aff. alba</i>)*(Árbol altura)²	-0.060	0.018	-0.094	-0.025
Árbol sp (<i>A. caven</i>)*(Árbol altura) ²	-0.088	0.070	-0.224	0.049
Árbol sp (<i>G. decorticans</i>)*(Árbol altura)²	-0.047	0.017	-0.079	-0.014
Árbol sp (<i>A. quebracho-blanco</i>)*(Árbol altura) ²	-0.049	0.035	-0.117	0.019
Árbol sp (<i>C. tala</i>)*(Árbol altura) ²	-0.243	0.773	-1.757	1.272
p/a arbustal (presencia)^d	0.2053	0.102	0.006	0.404
p/a pastizal (presencia) ^e	0.503	0.356	-0.195	1.200
Pastizal altura	-1.606	0.551	-2.686	-0.525
<hr/>				
p/a aves parasitas (presencia) ^f	0.026	0.081	-0.133	0.185
Min.temp_{t-5}	0.130	0.033	0.065	0.194
Precip _{t-4}	0.001	0.001	-0.000	0.002
Hum2 _{t-1}	0.001	0.002	-0.004	0.005
Hum14 _{t-1}	0.002	0.002	-0.003	0.006
<i>Pi. sulphuratus</i> dens._{t0}	2.091	0.754	0.613	3.570
<i>Ph. ruber</i> dens. _{t0}	-1.167	0.786	-2.707	0.374
<i>Ph. sibilatrix</i> dens. _{t0}	-0.075	0.090	-0.252	0.101
<i>Pi. sulphuratus</i> dens_{t-5 + t-6}	1.113	0.487	0.160	2.067

*¹: Error estándar; *²: límite inferior; *²: límite superior. Los coeficientes significativos están en negrita.

Por encima de la línea discontinua se encuentran los términos de interés

^a: comparado con *Pi. sulphuratus* (especie de nidada de referencia); ^b: comparado con nido cerrado con vegetación (referencia); ^c: *Gleditsia triacanthos* (especie de árbol de referencia); ^d: Comparado con ausencia de arbustal (nivel de referencia); ^e: Comparado con ausencia de pastizal (nivel de referencia); ^f: Comparado con ausencia de especies de aves parásitas (nivel de referencia). Nidada sp.: especie de nidada parasitada con *P. toquans*; nido A/C: nido abierto o cerrado dependiendo la vegetación circundante; Árbol sp.: especie de árbol dominante del bosque; árbol altura: altura media del bosque; p/a arbustal: presencia o ausencia de estrato medio; p/a pastizal: presencia o ausencia de estrato bajo; pastizal altura: altura media del estrato bajo; p/a aves parásitas: presencia o ausencia de aves parásitas.

Cuando la altura del estrato superior es baja, la abundancia media de larvas en bosques dominados por *Acacia caven* Molina, *Geoffrea decorticans* Gill. ex Hook. & Am. Burkart y *Celtis tala* Gillies ex Planch fue más alta que cuando estaba compuesta por *Prosopis aff. alba*, *Aspidosperma quebracho blanco* Schltr. y *Gleditsia triacanthos* (Figura 13A). Nidos que presentaron arbustales en las inmediaciones tuvieron más cantidad de larvas que aquellas que

no tenían estrato medio (Tabla 6 y Figura 13B), la asociación que existió entre el estrato bajo y la carga parasitaria fue negativa (Tabla 6 y Figura 13C). La relación entre las variables de microhábitat y *Philornis* no dependen del tipo de bosque donde nidifican las especies (no fueron relevantes las interacciones).

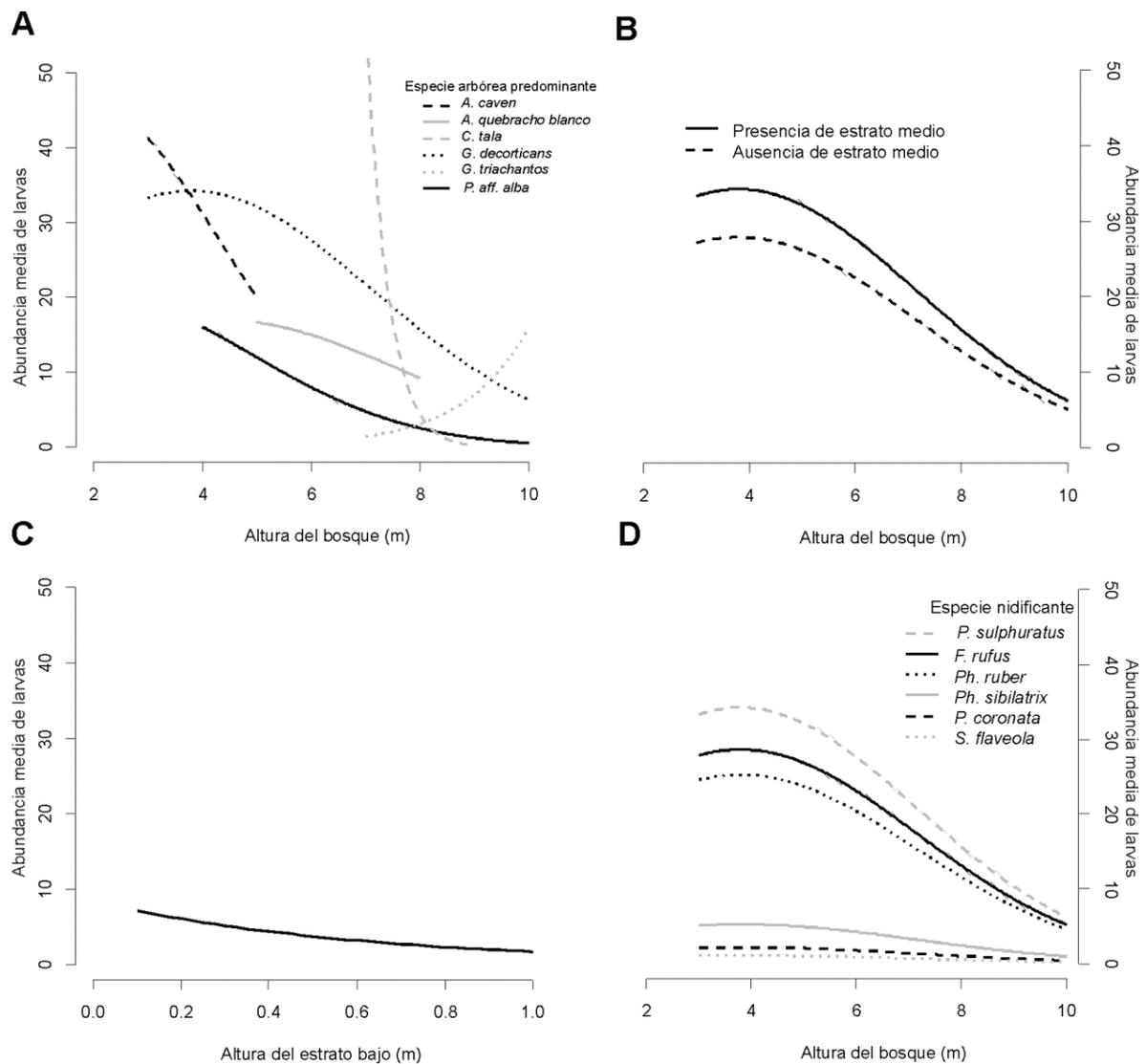


Figura 13: Predicción de los mejores modelos en el nivel de microhábitat de la abundancia media de *Philornis*. A) Relación entre la altura media de los bosques y la abundancia media de parasitismo por especie de árboles predominantes. Predicción realizada para nidadas de *Pi. sulphuratus*. Cada gráfica muestra el rango de alturas que presentó cada especie. B) Efecto de la presencia del estrato medio de vegetación (arbustales) sobre la abundancia media parasitaria. Predicciones para nidadas de *Pi. sulphuratus* en bosques dominados por *G. decorticans*; C) Efecto de la altura del estrato bajo de vegetación (pastizal). Predicciones para nidadas de *Pi. sulphuratus* en bosques dominados por *G. decorticans*. D) Efecto de las especies de las nidadas sobre la abundancia parasitaria media. Predicciones para bosques dominados por *G. decorticans*. En todas las predicciones, en el caso de las variables continuas se utilizó la mediana de los valores.

2. c. Variables a nivel de comunidad asociadas con la infestación.

En este caso la unidad de estudio fue la semana de ornitocenosis, teniendo como respuesta la abundancia de *Philornis torquans* en la comunidad de aves. Para esto se utilizaron 23 semanas de nidificación para el primer año y 20 semanas para el segundo año.

Los mejores modelos que asocian las variables a nivel de comunidad con la abundancia media parasitaria se muestran en la Tabla 7.

Tabla 7: Modelos seleccionados del nivel comunidad que contienen el 90% de los pesos acumulados de AIC, se muestran los predictores asociados con la abundancia de *Philornis torquans*.

Modelos	AIC	Δ AIC/2	Peso de AIC
prec. _{S-4+S-5} + temp. max. _{S-6} * año+ hosp. Dens. _{S-3} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens. _{S-1} + <i>Ph. ruber</i> dens. _{S-2} +hosp. principal dens. _{S-6} + sitio*No Passeriformes dens. _{S-1}	417,4	---	0,60
prec. _{S-4+S-5} + temp. min. _{S-5} + hosp. Dens. _{S-3} + <i>Pi. sulphuratus</i> dens. _{S-1} + <i>Ph. ruber</i> dens. _{S-2} + hosp. principal dens. _{S-6} + sitio * No Passeriformes dens. _{S-4}	418,92	0,467	0,28

Referencias: prec.: precipitaciones acumuladas por semana; temp.max.: temperatura máxima media semanal; temp. min.: temperatura mínima media semanal; *Ph. ruber* dens y *Pi. sulphuratus* dens: densidad de pichones de *Phacellodomus ruber* y *Pitangus sulphuratus* respectivamente; hosp. principal dens.: densidad de *Pi. sulphuratus* + *Ph. ruber* + *Ph. sibilatrix*; hosp dens: densidad de pichones que pueden ser potenciales hospedadores de *P. torquans*; No Passeriformes dens.: densidad de pichones no paseriformes; sitio: área de estudio; _{S-1} – _{S-6} hace referencia a las semanas pasadas (-1= comprende los últimos 7 días; -6= seis semanas previas).

Las variables de mayor importancia que estuvieron asociadas con la respuesta fueron las precipitaciones pasadas y densidad de hospedadores actual y pasada (Ver Tabla 8 y Figura 14).

Existió una fuerte asociación positiva entre la abundancia media de larvas y las precipitaciones acumuladas de 4 y 5 semanas previas (Tabla 8 y Figura 14A). La temperatura mínima promedio de 5 semanas anteriores también estuvo positivamente asociada con la variable respuesta, mientras que la media de la temperatura máxima 6 semanas antes mostró

un coeficiente significativo y positivo sólo para la segunda temporada (2009-2010), no mostrando consistencia en el resultado (Tabla 8 y Figura 14B).

Tabla 8: Parámetros de los mejores modelos que describen los factores a nivel de comunidad asociados con la abundancia media de *P. torquans* en una determinada semana.

Parámetro	Coeficiente	EE ^{*1}	95%IC LI ^{*2}	95%ICLS ^{*3}
Intercepto	-2.001	1.033	-4.026	0.024
Temp. max. _{t-6}	0.009	0.025	-0.040	0.058
Temp. min. _{t-5}	0.032	0.010	0.012	0.052
Precipitaciones_{t-4+t-5}	0.007	0.001	0.004	0.009
Densidad hosp._{t-3}	0.815	0.140	0.541	1.089
Densidad no paseriforme. _{t-1}	-1.629	0.537	-2.682	-0.575
Densidad no paseriforme_{t-4}	-0.815	0.327	-1.457	-0.174
Densidad <i>Pi. sulphuratus</i>_{t-0}	2.528	0.299	1.943	3.114
Densidad <i>Ph. ruber</i>_{t-2}	-0.988	0.425	-1.821	-0.154
Densidad hosp. preferencial_{t-6}	1.090	0.178	0.741	1.438
Temp. max_{t-6} * Año (II)	0.081	0.037	0.009	0.154
Densidad no paseriforme_{t-1} * Sitio (reserva)	2.122	0.615	0.917	3.328
Densidad no paseriforme _{t-4} * Sitio (reserva)	0.868	0.351	0.180	1.555
Sitio (reserva) ^a	0.632	0.337	-0.029	1.293
Año (II) ^b	-2.692	1.073	-4.796	-0.588

*¹: Error estándar; *²: límite inferior del intervalo de confianza; *³: límite superior del intervalo de confianza

^a: Sitio de referencia: Mihura; ^b: Año de referencia: I (2008-2009)

Los parámetros sobre la línea de puntos indican las variables de interés o interacciones con éstas. Los coeficientes significativos están en negrita.

Temp. máx.: media semanal de la temperatura máxima; Temp. mín.: media semanal de la temperatura mínima; Precipitaciones: total precipitación (mm) durante una semana particular. Densidad hosp.: densidad de pichones de los potenciales hospedadores de *P. torquans*; Densidad no paseriformes: densidad de pichones no paseriformes. Densidad *Pi. sulphuratus* y Densidad *Ph. ruber*: densidades de pichones de *Pitangus sulphuratus* y *Phacellodomus ruber*, respectivamente; Densidad hosp. preferencial: densidades de pichones de *Pi. sulphuratus* + *Ph. ruber* + *Ph. sibilatrix*. Año (II): temporada 2008-2010.

La densidad de hospedadores también fue una variable de importancia (Tabla 8 y Figura 14 C), la asociación más fuerte se encontró con la densidad de *Pi. sulphuratus* en la semana que se realizó la observación de las larvas, la densidad de hospedadores preferenciales (6 semanas previas) y la de hospedadores potenciales (3 semanas antes) también fueron positivas pero en menor grado que el primero.

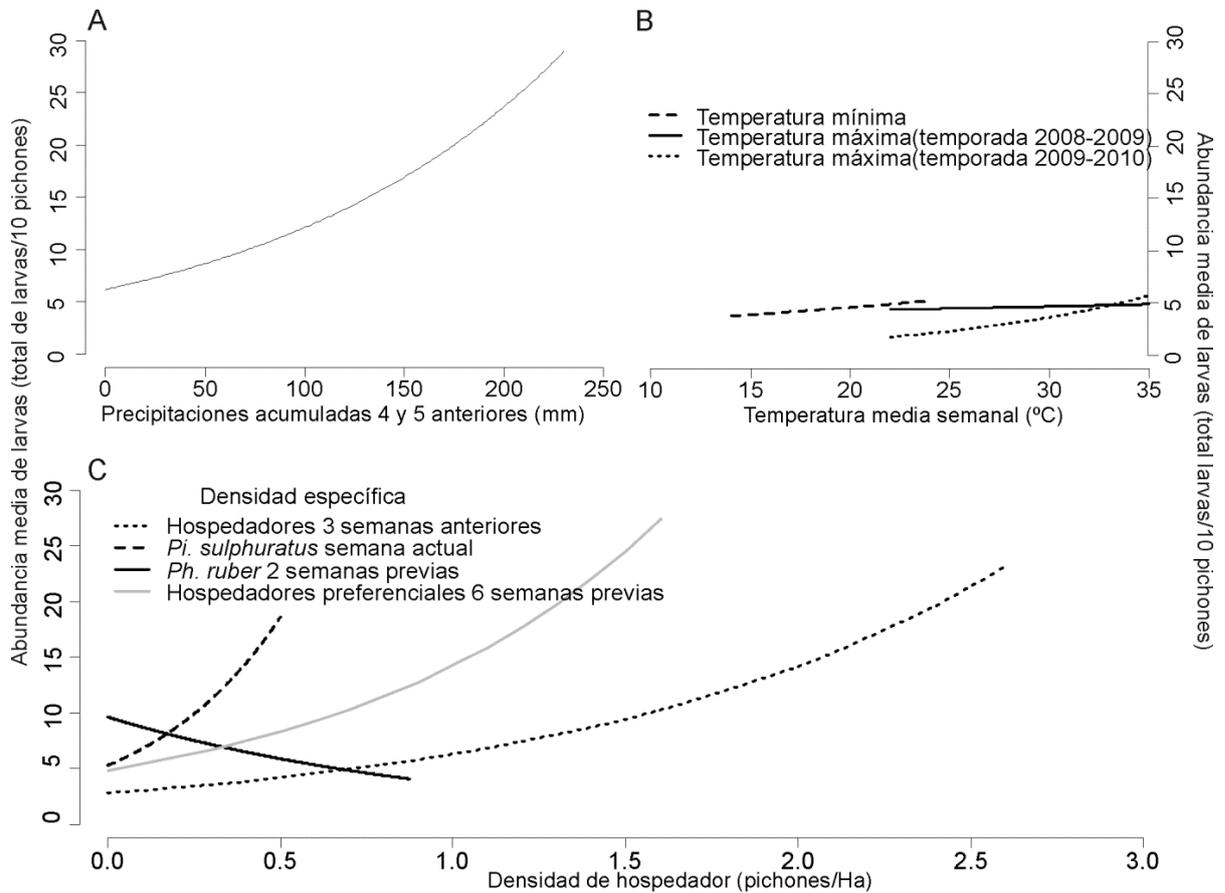


Figura 14. Abundancia media de *Philornis* como predicción de los mejores modelos a nivel de comunidad. A) Efectos de las precipitaciones 4 y 5 semanas pasadas. B) Efecto de la temperatura media semanal. C) Asociación con la densidad de hospedadores.

Fue importante también la asociación negativa encontrada para la abundancia por Ha. de los no paseriformes pero sólo para un área de estudio (Tabla 8). En el sitio Mihura, aumentos de la densidad de estos pichones fue seguida por una disminución de la abundancia media de larvas en la comunidad, pero este tipo de asociación no se encontró en el sitio Reserva. También negativa fue la relación con la densidad de *Ph. ruber* 2 semanas previas.

2. d. Comparación interanual

Los datos de la comparación interanual se muestran en la siguiente Tabla.

Tabla 9: Resumen anual de parasitismo de *P. torquans*, abundancia de hospedador y variables climáticas observadas en el sitio Reserva desde 2006 hasta 2012 durante los primeros dos tercios de cada temporada reproductiva.

Período	Prevalencia	AML ^a	PA ^b	TMMin ^c	TMMax ^d	A. <i>Pi. sulph</i> ^e	AHP ^f
2006-2007	31,4	4,24	921	20,04	29,60	28	47
2007-2008	26,4	2,23	436	19,91	29,65	45	108
2008-2009	26,4	1,79	372	19,70	30,26	25	73
2009-2010	33,3	3,97	920	19,18	28,94	50	100
2010-2011	20,5	1,83	475	18,41	29,98	7	64
2011-2012	22,9	2,24	581	19,19	29,73	16	41

^a Abundancia media de larvas; ^b Precipitaciones acumuladas (mm); ^c Temperatura media mínima (C°);

^d Temperatura media máxima (C°); ^e Abundancia de *Pitangus sulphuratus*; ^f Abundancia de hospedador preferencial.

Las correlaciones significativas que se muestran en este análisis preliminar fueron observadas para precipitaciones de los primeros dos tercios de las temporadas y la media de abundancia parasitaria ($\rho=0.943$; $p=0.017$) y entre la abundancia de *Pi. sulphuratus* y la prevalencia anual ($\rho=0.943$; $p=0.017$) (Ver Figura 15).

Tabla 10: Modelo lineal de la abundancia de larvas en la comunidad en función de variables climáticas y densidad de *Pitangus sulphuratus*.

Parámetro	Coefficientes	Error estándar	95%IC LI ^{*1}	95%ICLS ^{*2}
Intercepto	-2,463	$4,168 \times 10^{-01}$	-3,280	-1,646
Precipitaciones	$3,618 \times 10^{-3}$	$5,353 \times 10^{-05}$	$3,513 \times 10^{-03}$	$3,723 \times 10^{-03}$
Abundancia <i>Pi.sulphuratus</i>	$1,081 \times 10^{-2}$	$8,354 \times 10^{-04}$	$9,173 \times 10^{-03}$	$1,245 \times 10^{-02}$
Temperatura mínima	$1,360 \times 10^{-1}$	$2,154 \times 10^{-02}$	$9,378 \times 10^{-02}$	$1,782 \times 10^{-01}$

*¹: límite inferior del intervalo de confianza; *²: límite superior del intervalo de confianza

R²: 0,9996, R²_{ajustado}: 0,9991

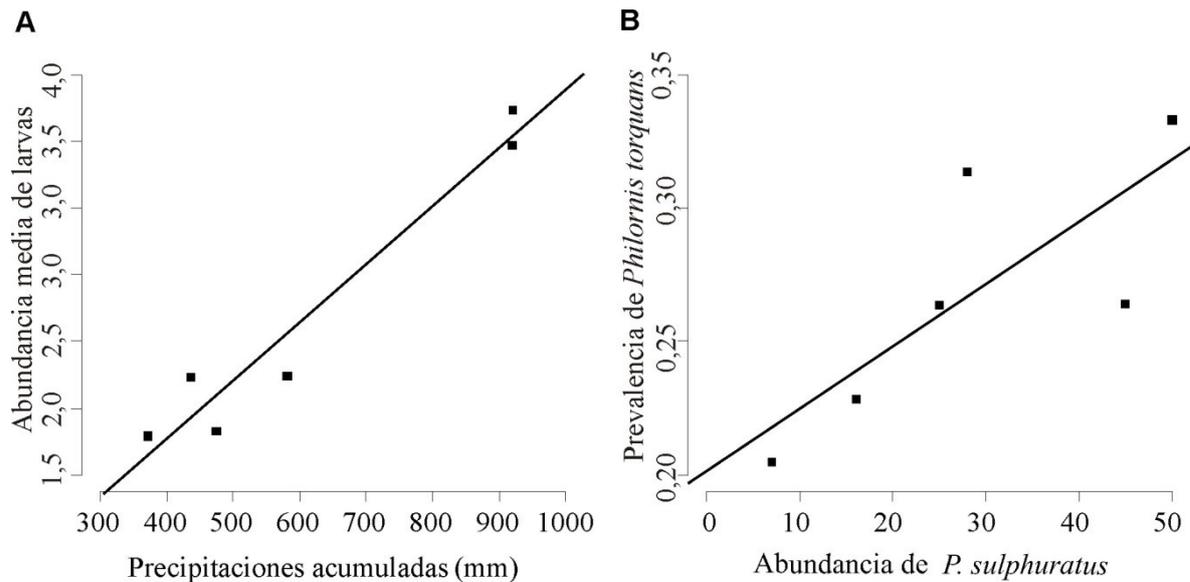


Figura 15: Comparación interanual de los datos colectados entre las temporadas (2006-2012). Correlaciones entre A) las precipitaciones de los primeros dos tercios de las temporadas reproductivas y la abundancia media de larvas; y B) la abundancia de *Pitangus sulphuratus* y la prevalencia de *Philornis torquans*.

Además se creó un modelo lineal con abundancia media de *Philornis torquans* por año como respuesta y precipitación, temperatura mínima media y número de pichones de *Pi. sulphuratus* como regresores, donde se observa la asociación tanto estadística como de magnitud, principalmente en las precipitaciones (Tabla 10). Por ejemplo, en el año 2006-2007 las precipitaciones durante las semanas estudiadas fueron de 921 mm, mientras que en la temporada 2008-2009 fue de 372 mm, presentando una diferencia entre los años de 549 mm. Si por cada mm de lluvia, la abundancia parasitaria aumenta $3,618 \times 10^{-3}$ con la diferencia calculada anteriormente, y si el resto de los parámetros se mantienen estables, habría una diferencia de parasitismo de casi dos larvas más por cada pichón que se encuentra conformando parte de la comunidad.

3) EFECTO DE *Philornis torquans* SOBRE SUS HOSPEDADORES: ESTUDIO OBSERVACIONAL.

Para éste análisis se reclutaron 346 pichones (1170 observaciones), 67 correspondieron a *Phacellodomus ruber* (233 observaciones), 161 crías de *Phacellodomus sibilatrix* (532 observaciones) y 118 pichones de *Pitangus sulphuratus* (405 observaciones).

3.a. Mortalidad

Como se dijo anteriormente, se tomó la desaparición de los pichones hasta los 15 días de edad, dado que pasado este periodo es difícil distinguir aquellos pichones que han muerto de los que pueden volar por sus propios medios. En el caso del *Phacellodomus ruber*, teniendo en cuenta las dos temporadas y las dos áreas, el 61,76 % de los pichones desapareció del nido, mientras que para *Ph. sibilatrix* y *Pi. sulphuratus* murieron el 41,04% y 51,69%, respectivamente.

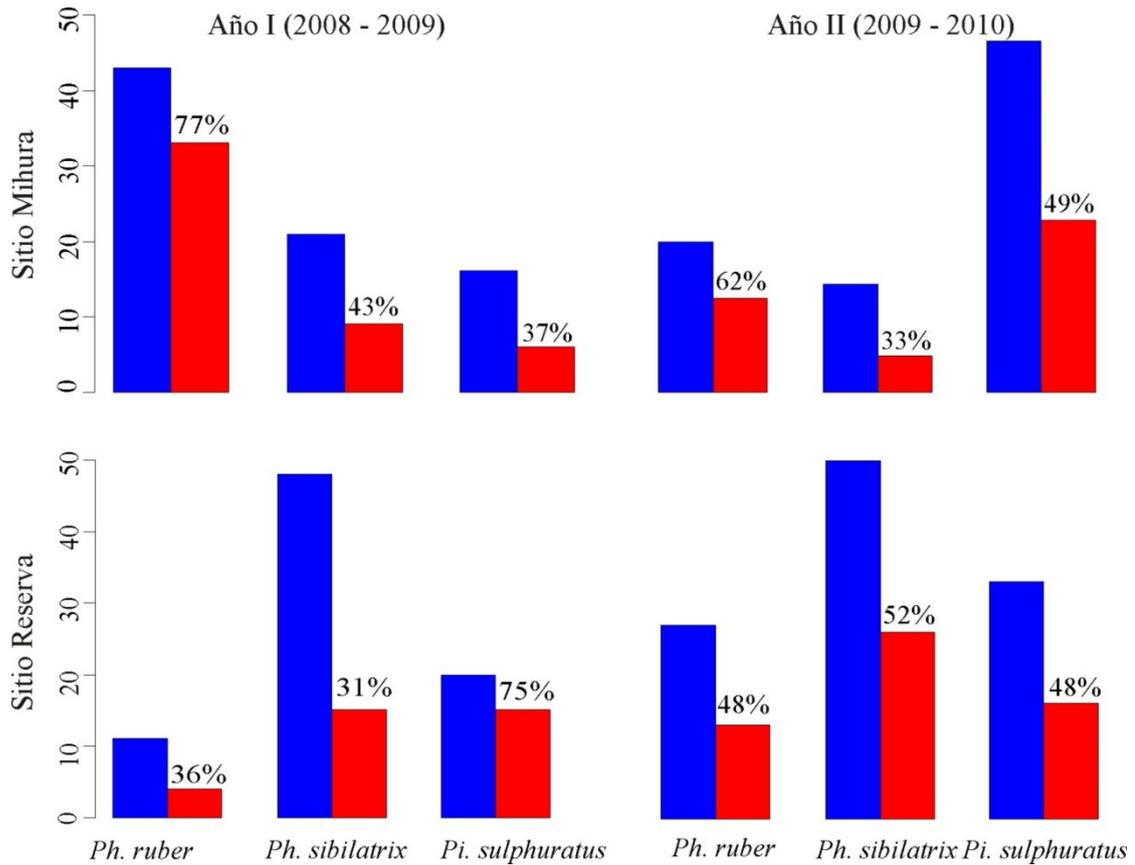


Figura 16: Cantidad de total de pichones muestreados (barra azul) y muertos (barra roja) por sitio de muestreo y año. Sobre la barra roja se muestra el porcentaje de individuos que desaparecieron sobre el total.

En la figura 16 se observa la mortalidad discriminada por sitio de muestreo y temporada (la temporada I corresponde al año 2008-2009 y la II al 2009-2010).

A modo de descripción de las variables que podrían asociarse con la desaparición de los individuos, se muestran en las siguientes figuras (Figura 17 y 18) la presencia de pichones por semana, la cantidad de crías que han muerto, todo esto superponiéndolo a la cantidad de larvas de *Philornis torquans* que se presentaron semanalmente en cada especie, además se muestran las precipitaciones y temperaturas máxima y mínima.

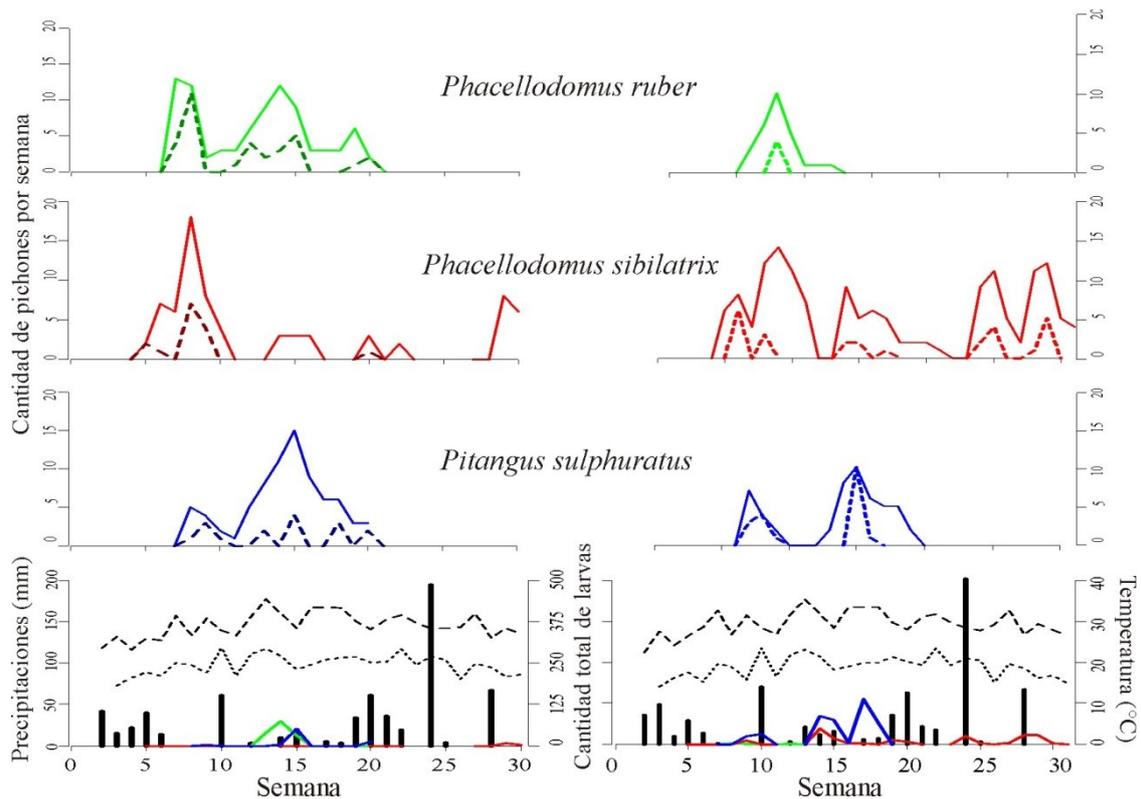


Figura 17: Cantidad de pichones, precipitaciones, temperaturas (máxima y mínima) y número de larvas por semana que se presentaron en la temporada 2008-2009. Las figuras de la izquierda describen las condiciones del sitio Mihura y las de la derecha del área Reserva. En los 6 gráficos superiores, las líneas llenas indican la cantidad total de pichones, las líneas entrecortada los individuos muertos. En los dos gráficos inferiores las barras muestran las precipitaciones acumuladas, la línea entrecortada negra representan las medias de temperaturas máximas y la punteada las temperaturas mínimas, en tanto que las líneas de colores identifican la cantidad total de larvas por especie (verde: *Ph. ruber*; rojo: *Ph. sibilatrix* y azul: *Pitangus sulphuratus*). La semana 1 corresponde al equinoccio de primavera, y la semana 16 al solsticio de verano.

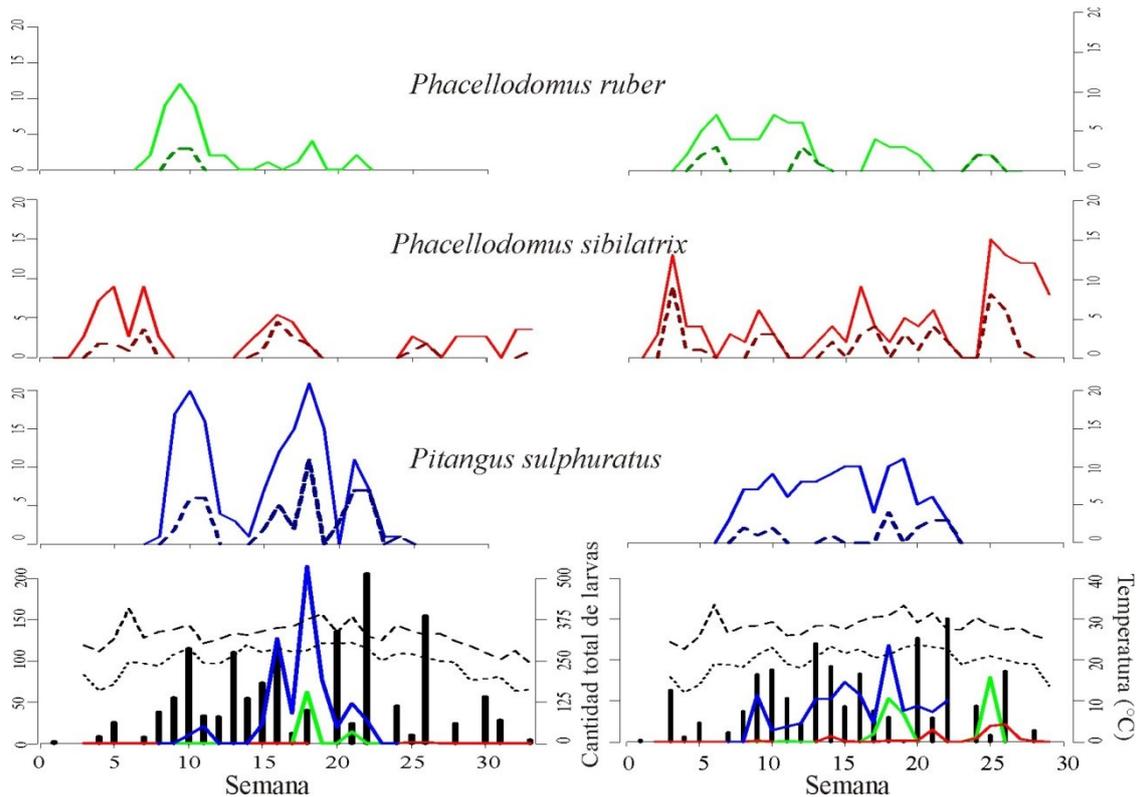


Figura 18: Cantidad de pichones, precipitaciones, temperaturas (máxima y mínima) y cantidad de larvas por semana que se presentaron en la temporada 2009-2010. Las figuras de la izquierda describen las condiciones del sitio Mihura y las de la derecha del área Reserva. En los 6 gráficos superiores, las líneas llenas indican la cantidad total de pichones, las líneas entrecortada los individuos muertos. En los dos gráficos inferiores las barras muestran las precipitaciones acumuladas, la línea entrecortada negra representan las medias de temperaturas máximas y la punteada las temperaturas mínimas, en tanto que las líneas de colores identifican la cantidad total de larvas por especie preferencial (verde: *Ph. ruber*; rojo: *Ph. sibilatrix* y azul: *Pitangus sulphuratus*). La semana 1 corresponde al equinoccio de primavera, y la semana 16 al solsticio de verano.

En el primer año en el sitio Mihura, se observa un aumento de la densidad de pichones entre las semanas 5 y 10, período sin precipitaciones ni presencia de larvas y con una alta mortalidad de crías. Posterior a la semana 10 y hasta la 18 se evidencia una segunda ola de pichones, en sincronía con esto se evidencia la aparición de larvas de *Philornis* (destacándose primero sobre *Ph. ruber* y luego en *Pi. sulphuratus*). En tanto que para el mismo año en el sitio Reserva, el patrón de las precipitaciones es semejante a Mihura, no así la distribución de la densidad de *Ph. ruber*, el cual no presenta otra oleada de pichones en la segunda mitad de la temporada. Es sobre *Pi. sulphuratus*, que se establece la mayor cantidad de larvas, en tanto que *Ph. sibilatrix* es el hospedador utilizado al finalizar la temporada (hasta la semana 30).

Para el segundo año en ambos sitios, tanto las precipitaciones como la presencia de las especies hospedadoras analizadas tuvieron una duración mayor en el tiempo. Además, la cantidad de larvas que se hallaron en esta temporada fue mucho más elevada que en el año anterior, siendo el principal hospedador *Pi. sulphuratus*. En el área Mihura la semana 18 fue de mayor cantidad de larvas en ambas temporadas con aproximadamente 500 individuos, en esta misma área prácticamente no se encontraron pichones de *Ph. sibilatrix* parasitados.

Para observar la contribución que realiza cada una de las variables que co-existieron con los eventos de mortalidad o hayan podido influir sobre estos, se realizó el modelo logístico que se muestran en la Tabla 11. En este caso el modelo que se muestra a continuación presentó un valor de AIC menor a 5 unidades comparado con el inmediatamente mayor.

Tabla 11: Parámetros asociados a la desaparición de los hospedadores preferenciales de *Philornis torquans*.

Parámetros	Coefficientes	EE* ¹	IC95%.LI* ²	IC95%.LS* ³
Intercepto	-26.203	4.214	-17.943	-34.463
Larvas_{v-2} + L1_{v-1}	0.136	0.030	0.195	0.077
Hospedador sp. (<i>Ph. sibilatrix</i>)^a	5.044	1.998	8.960	1.128
Hospedador sp. (<i>Pi. sulphuratus</i>)^a	0.832	2.128	5.003	-3.339
Edad	0.572	0.147	0.860	0.283
Hospedador sp. (<i>Ph. sibilatrix</i>) * edad	-0.489	0.160	-0.175	-0.802
Hospedador sp. (<i>Pi. sulphuratus</i>) * edad	-0.164	0.169	0.168	-0.496
Max. Pichones	3.849	0.986	5.781	1.917
Max. pichones * año (II)	-3.627	1.054	-1.562	-5.693
Temp. máx_{d-2}	0.135	0.043	0.219	0.051
Prec._{d-2}	0.201	0.071	0.341	0.061
Temp. máx_{d-2} * prec._{d-2}	-0.007	0.003	-0.002	-0.013
Año (II)^b	13.165	3.420	19.868	6.463

*¹: Error estándar; *²: límite inferior del intervalo de confianza; *³: límite superior del intervalo de confianza

^a: comparado con *Phacellodomus ruber* (especie de referencia); ^b: comparado con Año I (temporada 2008-2009).

Las variables estadísticamente significativas se encuentran en negrita.

Larvas: cantidad total de larvas; L1: cantidad de larvas del estadio 1; Hospedadores sp: especie hospedadores de *P. torquans*; Max. Pichones: cantidad máxima de pichones en la nidada; Temp. máx: temperatura máxima; Prec: Precipitaciones; Año: año I (temporada 2008-2009), año II (temporada 2009-2010); v-i: cantidad de *i* visitas anteriores, donde i=1 corresponde a 2 o 3 días e i=2 es igual a 4 o 5 días; d-i: cantidad de *i* días anteriores.

Se observa que la cantidad de **larvas totales de *Philornis torquans*** 2 visitas previas, más la cantidad de larvas del primer estadio 1 visita antes, se asocian positivamente con la desaparición de pichones (*Odd Ratio* = 1,146), independientemente de la especie, es decir, cuanto mayor cantidad de larvas presenta el hospedador mayor es la probabilidad de que éste desaparezca. La mortalidad presenta variaciones dependiendo de la **especie** y la **edad**, si bien no se observaron diferencias significativas entre *Ph. ruber* y *Pi. sulphuratus*, si las hubo con relación a *Ph. sibilatrix* el cual presenta mayor mortalidad al nacer pero a medida que estos individuos aumentan de edad, las chances de desaparición crecen levemente, comparándola con los otros dos hospedadores preferenciales (OR = 1,772). Otro factor que influyó fue el **tamaño máximo de las nidadas**, donde se evidenció que a mayor número de pichones por nidada mayor fue la mortalidad, independientemente de la especie, esto se observó sólo en la temporada reproductiva 2008-2009, dado que existió una interacción con año, desapareciendo esta asociación en el segundo período del estudio.

Por último, en ausencia de precipitaciones la **temperatura máxima** favoreció la desaparición de los pichones, esto es, cuanto más alta fue la temperatura máxima mayores probabilidades de desaparecer tuvieron los individuos. Por otro lado, las precipitaciones (independientemente de la temperatura) también fueron negativas para la supervivencia de los pichones. Pero al evaluar la acción conjunta de la **temperatura máxima** y las **lluvias**, el coeficiente de la interacción es negativo, pudiendo encontrarse distintos escenarios posibles dada la combinación de estas dos variables.

3. b. Efecto subletal

En este apartado se observa el impacto que presenta el parasitismo por *Philornis torquans* en los pichones que han sobrevivido. En este caso las variables respuesta fueron: velocidad de crecimiento de tarso (en mm/día), dinámica de glóbulos rojos y blancos (ambos expresados en células $\times \mu\text{l}^{-1}$). No sólo se hace referencia al efecto que puedan tener las larvas, sino también cuáles son las variables a nivel individuo, entorno y comunidad que afectan a la respuesta.

Dentro de las variables que se midieron en el campo y que no pudieron ser evaluadas como efecto sobre el hospedador está el peso. Esto se debe a que no pudo separarse el peso

correspondiente del pichón con el de sus larvas, pudiendo generar distorsiones en los resultados, como por ejemplo, que pichones más parasitados serán más pesados.

3. b.1. Velocidad del crecimiento del tibio-tarso.

En primer lugar se evaluó la velocidad del crecimiento del tibio-tarso de las especies preferenciales, el cual se expresa en milímetros por día. En la Tabla 12, se enumeran los modelos estadísticos que mejor ajustan con el crecimiento de uno de los huesos largos y las principales variables regresoras que lo afectan. Además, a partir de un conjunto de regresiones lineales mixtas se presenta, en la Tabla 13, los coeficientes de las variables que afectan el crecimiento del tarso.

Tabla 12: Mejores modelos que ajustan a la velocidad de crecimiento del tibio-tarso. Se muestran las variables que intervienen en cada modelo, el AIC y el peso de AIC. En todos los casos se utilizó como factor al azar anidado: nido id/pichón id. El set de datos está compuesto por 1960 observaciones.

Variables	AIC	Δ AIC/2	AICweight
Hospedador sp.*Edad+Edad²*Hospedador sp. + (Larvas_{v-1}+L3_{v-2})*Edad + Pichón parásito * Hospedador sp.+ Precip_{d-2+d-3}*Año + Ácaros*Edad	1826.441	1.00	0.5355
Hospedador sp.*Edad + Edad²*Hospedador sp. + Edad*(Larvas_{v-1}+L3_{v-2}) + Pichón parásito * Hospedador sp.+ Precip_{d-2+d-3} + Edad *Ácaros	1827.944	0.47	0.2526
Hospedador sp.*Edad+Edad²*Hospedador sp.+Edad * (Larvas_{v-1}+L3_{v-2}) + Pichón parásito * Hospedador sp.+ Precip_{d-2+d-3} + Ácaros	1829.854	0.18	0.0972
Hospedador sp.*Edad+Edad ² *Hospedador sp.+ Edad*Larvas _{v-1} +L3 _{v-2} + Pichón parásito * Hospedador sp.+ Precip _{d-2+d-3} *Año + Ácaros+ Área+	1830.159	0.16	0.0834
Hospedador sp.*Edad+Edad ² *Hospedador sp.+Edad ² *Larvas _{v-1} +L3 _{v-2} + Pichón parásito * Hospedador sp.+ Precip _{d-2+d-3} + Ácaros+	1833.73	0.03	0.014

En negrita se observan los modelos que fueron empleados para calcular los parámetros de la Tabla 13.

Referencia: Hospedador sp: hospedadores preferenciales de *P. torquans*; Edad: en días; Larvas: cantidad total de larvas; L3: cantidad de larvas L3; Pichón parásito: variable dicotómica (presencia/ausencia) de pichón parásito de *Molothrus sp.* Precip: precipitaciones; Año: corresponde a las temporadas de estudio (I: 2008-2009 y II: 2009-2010); Ácaros: intensidad de ácaros. Área: comprende dos sitios de muestreo (sitio Mihura y Reserva)

Tabla 13: Modelo lineal mixto con las variables que afectan la velocidad de crecimiento del tibio-tarso (mm/ día).

Parámetros	Coefficientes	EE* ¹	IC95% LI* ²	IC95% LS* ³
Intercepto	3.155	0.118	2.923	3.386
Hospedador sp. (<i>Ph. sibilatrix</i>)^a	-0.898	0.144	-1.180	-0.616
Hospedador sp. (<i>Pi. sulphuratus</i>) ^a	-0.257	0.154	-0.560	0.045
Edad	-0.248	0.030	-0.307	-0.188
Hospedador sp. (<i>Ph. sibilatrix</i>) * Edad	0.068	0.037	-0.004	0.141
Hospedador sp (<i>Pi. sulphuratus</i>) * Edad	0.173	0.040	0.095	0.251
Edad ²	0.002	0.002	-0.001	0.006
Hospedador sp (<i>Ph. sibilatrix</i>) * Edad ²	-0.001	0.002	-0.005	0.003
Hospedador sp (<i>Pi. sulphuratus</i>) * Edad²	-0.010	0.002	-0.014	-0.005
Larvas_{v-1} + L3_{v-2}	-0.030	0.006	-0.041	-0.019
Larvas_{v-1} + L3_{v-2} * Edad	0.002	0.001	0.001	0.003
Ácaros	-0.217	0.082	-0.377	-0.057
Edad * Ácaros	0.012	0.006	0.000	0.024
Pichón parásito	-0.361	0.138	-0.632	-0.090
Hospedador sp (<i>Ph. sibilatrix</i>) * Pichón parásito	0.321	0.222	-0.114	0.755
Hospedador sp (<i>Pi. sulphuratus</i>) * Pichón parásito	0.447	0.185	0.084	0.810
Prec. _{d-1+d-2}	0.000	0.001	-0.002	0.002
Año (II) ^b	0.029	0.019	-0.008	0.066
Prec. _{d-1+d-2} * Año (II)	-0.002	0.001	-0.003	0.000

*¹: Error estándar; *²: límite inferior del intervalo de confianza; *³: límite superior del intervalo de confianza

^a: comparado con *Phacellodomus ruber* (especie de referencia); ^b: comparado con Año I (temporada 2008-2009). Las variables estadísticamente significativas se encuentran en negrita.

Hospedadores sp: especie hospedadora de *P. torquans*; Larvas: cantidad total de larvas; L3: cantidad de larvas del estadio 3; ácaros: variable categórica de la presencia de ácaros; Pichón parásito: presencia (1)/ausencia (0) de pichones de *Molothrus sp.*; Prec: Precipitaciones; Año: año I (temporada 2008-2009), año II (temporada 2009-2010);

v-i: cantidad de *i* visitas anteriores, donde *i=1* corresponde a 2 o 3 días e *i=2* es igual a 4 o 5 días; *d-i*: cantidad de *i* días anteriores.

En base a los datos analizados, se observaron **diferencias entre especies**, estas desigualdades en la velocidad de crecimiento del tibio-tarso se dan principalmente, al evaluarlo a distintas **edades** (tanto como término lineal como cuadrático), entre las especies

de *Phacellodomus* y los individuos de *Pi. sulphuratus*, el efecto de éstas puede observarse en la Figura 19A. La variable de interés: **cantidad de larvas** (cantidad total una visita anterior más las del estadio 3 presentes 2 visitas antes) produjo efectos negativos, especialmente a bajas edades de los pichones. Éste impacto no presentó diferencias (por larvas) entre especies, dada la significatividad de los términos cantidad de larvas y edad. Cabe recordar que existen discrepancias de intensidad media entre los hospedadores evaluados (Figura 19B y C), pudiendo evidenciarse, en términos medios, un mayor efecto sobre las especies más parasitadas (*Pi. sulphuratus* y *Ph. ruber*). Otras variables que también afectaron el crecimiento fueron la presencia de ácaros que también produjo un impacto negativo. También se registró una asociación negativa con la presencia de pichones parásitos de *Molothrus bonariensis* sólo en *Ph. ruber*.

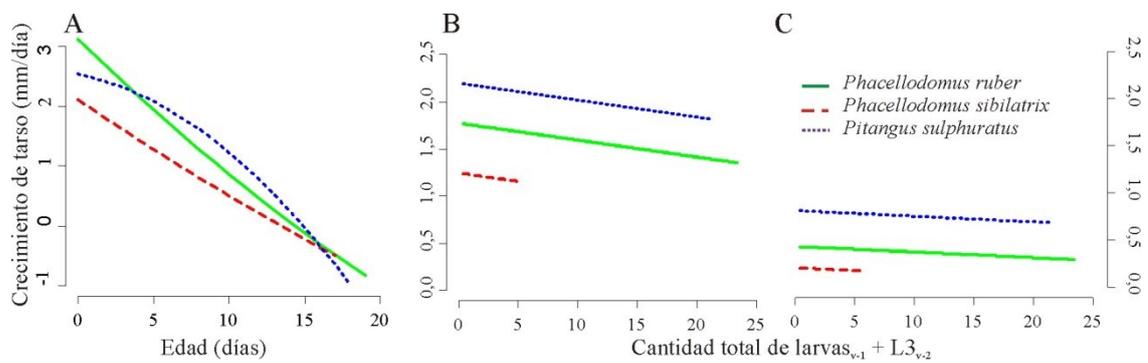


Figura 19: Regresiones de variables que afectan la velocidad de crecimiento del tarso (expresado en milímetros por día). (A) efecto de la edad. Acción de la intensidad de larvas totales (de una visita anterior) y de L3 (dos visitas previas) a los 6 días de vida (B) y a los 12 días de edad (C). En estos casos se simula sin la presencia de ácaros ni pichones parásitos de *Molothrus sp*

3. b.2- Efectos sobre la dinámica de leucocitos y eritrocitos.

- Glóbulos blancos

Los datos generados de los hemogramas parten de 92 muestras de *Phacellodomus ruber*, 199 de *Ph. sibilatrix* y 167 de *Pi. sulphuratus*. La tabla que se encuentra a continuación presenta una descripción de los glóbulos blancos totales hallados en cada una de las especies discriminadas por su condición de pichón parasitado o no parasitado.

Tabla 14: Valores de mediana, rango (máximo y mínimo) y media (entre paréntesis el error estándar) de glóbulos blancos de los hospedadores preferenciales discriminado en parasitados y no parasitados

Especie	N	Mediana	Rango (Máx. – Mín.)	Media (Error estándar)
<i>Ph. ruber</i> parasitados	13	4.125	26.290 (28.165 – 1.875)	6.743 (1.980)
<i>Ph. ruber</i> no parasitados	79	5.750	33.375 (33.625 – 250)	6.714 (592)
<i>Ph. sibilatrix</i> parasitados	29	6.500	67.625 (68.625 – 1.000)	11.573 (2.997)
<i>Ph. sibilatrix</i> no parasitados	170	4.375	43.875 (44.125 – 250)	5.919 (476)
<i>Pi. sulphuratus</i> parasitados	70	6.063	27.000 (27.500 – 500)	7.196 (612)
<i>Pi. sulphuratus</i> no parasitados	97	5.750	53.250 (53.500 -250)	7.901 (903)

N: número de individuos examinados.

Se realizaron modelos mixtos lineales generalizados para esclarecer los principales factores que influyeron en la concentración de leucocitos totales, los cuales se muestran en la siguiente tabla (15).

Tabla 15: modelo lineal mixto generalizado, con distribución de la respuesta Poisson, que asocia factores intrínsecos y extrínsecos al individuo con la cantidad de leucocitos.

Parámetros	Coefficientes	EE* ¹	IC95% LI* ²	IC95% LS* ³
Intercepto	8,914	0,190	8,541	9,286
Hospedador sp. (<i>Ph. ruber</i>) ^a	-0,106	0,165	-0,430	0,218
Hospedador sp, (<i>Pi. sulphuratus</i>) ^a	-0,078	0,145	-0,361	0,206
Edad	0,069	0,036	-0,002	0,141
Edad²	-0,006	0,002	-0,010	-0,002
Edad ² * Hospedador sp, (<i>Ph. ruber</i>)	0,001	0,001	-0,001	0,003
Edad² * Hospedador sp, (<i>Pi. sulphuratus</i>)	0,004	0,001	0,003	0,006
L1_{v-1}	0,128	0,043	0,043	0,213
L3_{v-1}	0,615	0,188	0,247	0,982
Hospedador sp, (<i>Ph. ruber</i>) * L1 _{v-1}	0,070	0,215	-0,351	0,490
Hospedador sp, (<i>Pi. sulphuratus</i>) * L1_{v-1}	-0,129	0,049	-0,225	-0,034
Hospedador sp, (<i>Ph. ruber</i>) * L3_{v-1}	-0,702	0,246	-1,184	-0,219
Hospedador sp, (<i>Pi. sulphuratus</i>) * L3_{v-1}	-0,612	0,188	-0,981	-0,244
Precip_{s-1}	-0,005	0,001	-0,007	-0,003
Año II	-0,092	0,169	-0,423	0,240

*¹: Error estándar; *²: límite inferior del intervalo de confianza; *³: límite superior del intervalo de confianza

^a: Comparado con *Ph. sibilatrix* (especie de referencia); L1: cantidad de larvas tipo 1; L3: cantidad de larvas tipo 3; Precip: precipitaciones. *vi*: número de visitas; *si*: número de semanas. *i*: número de visitas o semanas.

Los niveles de glóbulos blancos encontrados en las especies estudiadas, muestran variaciones dependientes de la edad y de la intensidad de *Philornis torquans*. En aquellos pichones del género *Phacellodomus* que no se encuentran parasitados, se observa un aumento de leucocitos durante los primeros días de vida, para luego descender entre los 5 y 7 días de edad, en *Ph. sibilatrix* y *Ph. ruber*, respectivamente. Por otra parte, en el caso de *Pitangus sulphuratus*, durante el período que se encontraron en el nido, los pichones experimentaron un incremento de sus glóbulos blancos (ver figura 20D). Aquellos que se encuentran parasitados y, manteniendo fija la variable edad, demuestran respuestas dispares ante la presencia de larvas en estadio 1 o 3. En el caso del Espinero chico, siempre su respuesta es mayor ante cantidades crecientes de larvas haciéndose más notoria ante la miasis causada por L3 (β de L3_{v-1}=1,8497 vs β de L1_{v-1}=1,1366).

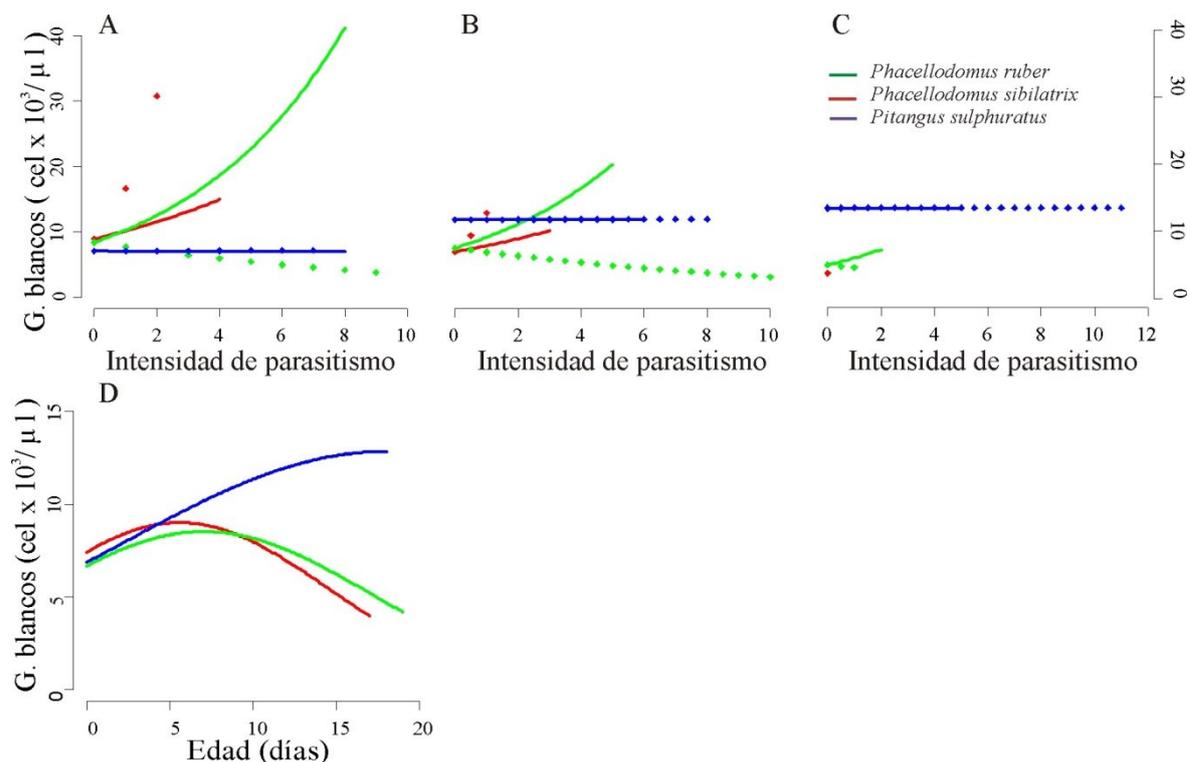


Figura 20: Modelos de número de absoluto de glóbulos blancos en los tres hospedadores preferenciales evaluados en función de la intensidad parasitaria a diferentes edades. A: a los 6 días de edad; B: 12 días de edad y C: 18 días. En D se muestra la concentración de leucocitos según la edad de los pichones sin la presencia de larvas de *Philornis torquans*. La línea llena en A, B y C muestra la respuesta de los hospederos a distintas intensidades de L1 mientras que la línea punteada es en respuesta a las L3.

Comportamiento diferente presenta el Espinero grande quien tiene una evolución creciente de leucocitos ante un aumento de la intensidad de larvas de *Philornis* del estadio 1, pero es decreciente cuanto mayor es la miasis por larvas del estadio 3. Por último, no existen modificaciones en los niveles de glóbulos blancos totales en los pichones de Benteveo cuando se encuentra parasitado por larvas tanto del estadio 1 como 3.

Además se tuvieron en cuenta las variables precipitaciones y año como posibles factores enmascaradores, es decir, que modifiquen las asociaciones entre las variables regresoras y la respuesta.

- Glóbulos rojos.

Al igual que se realizó la descripción de los glóbulos rojos, en la tabla 16 se muestran medidas estadísticas de los eritrocitos totales hallados.

Tabla 16: Valores de mediana, rango (máximo y mínimo) y media (entre paréntesis el error estándar) de glóbulos blancos de los hospedadores preferenciales discriminado en parasitados y no parasitados

Especie	N	Mediana	Rango (Máximo - Mínimo)	Media (Error estándar)
<i>Ph. ruber</i> parasitados	13	1.790.000	2.160.000 (2.985.000 – 825.000)	1.901.515 (195.167)
<i>Ph. ruber</i> no parasitados	79	1.740.000	3.650.000 (4.090.000 – 440.000)	1.887.699 (105.331)
<i>Ph. sibilatrix</i> parasitados	29	1.885.000	3.290.000 (3.850.000 – 560.000)	2.016.724 (145.097)
<i>Ph. sibilatrix</i> no parasitados	170	2.370.000	3.665.000 (4.255.000 – 590.000)	2.243.272 (67.005)
<i>Pi. sulphuratus</i> parasitados	70	1.590.000	2.635.000 (3.075.000 – 440.000)	1.625.857 (74.868)
<i>Pi. sulphuratus</i> no parasitados	97	1.640.000	3.010.000 (3.510.000 – 500.000)	1.689.755 (72.165)

N: número de pichones examinados

En la tabla 17, se muestran las diferencias existentes entre las distintas especies al momento de nacer (donde *Pi. sulphuratus* presenta el menor valor comparado con las otras dos especies). Si bien, estas diferencias se mantienen en el período evaluado, los coeficientes de los parámetros que modulan la cantidad de eritrocitos en el tiempo no difieren para las especies de aves estudiadas. La edad presenta los términos significativos tanto para el término lineal como cuadrático.

Por otro lado, se observa un efecto negativo importante provocado por **larvas de estadio 3 de *P. torquans***, quien genera una mayor depleción de los glóbulos rojos a medida que aumenta la intensidad, este efecto es semejante para los tres hospedadores ($\beta = -31.652$). A modo de ejemplo, por cada 3 larvas L3 que presentan los pichones existe una disminución de, aproximadamente, 100.000 células $\times \mu\text{l}^{-1}$. Si bien esta disminución es semejante en todas las especies, ellas tienen diferentes concentraciones de glóbulos rojos, representando un

impacto relativo diferente, por ejemplo, esta disminución en pichones de 5 días de edad en *Ph. sibilatrix* (cuyos individuos sin este parásito presentan una media de 1.960.000 células rojas) es del 5 %, mientras que en aquellos de *Pi. sulphuratus* (con un promedio de 1.420.000 eritrocitos) provoca una disminución del 7%. Por otro lado se debe tener presente que no todas las especies presentan la misma intensidad de parasitismo por L3 (ver figura 21 B). Otro ectoparásito que también provoca una disminución en la cantidad de eritrocitos son los ácaros *Ornithonyssus bursa*, que presentan el efecto más significativo en *Ph. sibilatrix* (figura 21C).

Tabla 17: Modelo lineal mixto de las variables que se encuentran asociadas con la concentración de glóbulos rojos

Parámetro	Coefficiente	EE	IC95% LI* ²	IC95% LS* ³
Intercepto	1635919	511995	632409	2639430
Hospedador sp. (<i>Ph. ruber</i>)	-364883	806287	-1945207	1215440
Hospedador sp. (<i>Pi. sulphuratus</i>)	-222884	82431	-384449	-61319
Edad	232326	34094	165502	299150
Edad²	-8295	1737	-11700	-4890
L3_{v-1}	-31652	13452	-58020	-5285
Ácaros	-458884	157042	-766688	-151080
Hospedador sp. (<i>Ph. ruber</i>) * Ácaros	457873	231623	3891	911855
Hospedador sp. (<i>Pi. sulphuratus</i>) * Ácaros	412143	176297	66599	757686
Temp. máx. _{d-1+d-2}	-11227	7216	-25372	29178
Hospedador sp. (<i>Ph. ruber</i>)*Temp. máx. _{d-1+d-2}	-4940	12900	-30224	20343
Hospedador sp. (<i>Pi. sulphuratus</i>) * Temp. máx. _{d-1+d-2})	24769	13656	-1995	51535
Semana ²	260	197	-126	648
Hospedador sp. (<i>Ph. ruber</i>) * semana²	2361	1034	333	4390
Hospedador sp. (<i>Pi. sulphuratus</i>) * semana ²	1236	816	-362	2836
Año (II)	-73339	100046	-269430	122750

*¹: Error estándar; *²: límite inferior del intervalo de confianza; *³: límite superior del intervalo de confianza

^a: Comparado con *Ph. sibilatrix* (especie de referencia). En negrita se muestran los términos significativos.

Existe un efecto relacionado a la estacionalidad solamente en *Ph. ruber*, representado con la variable **semana**. El efecto cuadrático de este factor muestra el aumento de la cantidad de glóbulos rojos a medida que transcurre la temporada reproductiva.

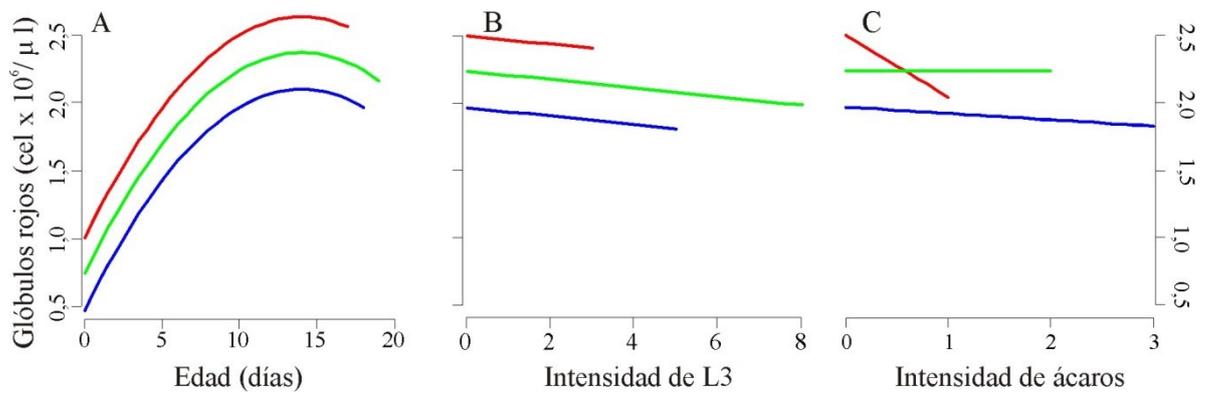


Figura 21: Factores principales que afectan la concentración de glóbulos rojos. A) Dinámica de eritrocitos en función de la edad, B) se observa la cantidad de células rojas dependiendo de la intensidad de L3 y de ácaros (C). La regresión de (A) se realiza sin la presencia de ectoparásitos, mientras que en las dos últimas la edad se fija en 10 días. La línea roja representa a *Ph. sibilatrix*, la verde a *Ph. ruber* y la azul a *Pi. sulphuratus*.

4) EFECTOS DE *Philornis torquans* SOBRE SUS HOSPEDADORES: EVIDENCIA EXPERIMENTAL.

Este estudio se realizó con las especies *Ph. ruber* y *Pi. sulphuratus*, como se dijo en el apartado materiales y métodos, debido a la reducción considerable en la transición de larvas tipo 1 a tipo 3 observado en la especie *Ph. sibilatrix*.

Un total de 36 nidos fueron examinados, de los cuales 13 correspondieron Espinero grande y 23 a Benteveo. A partir de estos nidos, se siguieron a 41 pichones de *Ph. ruber*, la intensidad media que presentaron los individuos tratados (18 pichones) fue de 9,15 larvas mientras que la carga media de los 25 pichones controles fue de 10,2 larvas. En tanto que, de las 77 crías de *Pi. sulphuratus* que fueron evaluadas, las 35 tratadas tuvieron una intensidad media de 3,3 larvas y de 6,7 larvas las pertenecientes al grupo control (42 individuos).

Cabe señalar que, si bien se realizaron extracciones diarias de larvas en los pichones tratados éstos también fueron parasitados, las posibles causas radican en que las larvas no fueron identificadas y eliminadas, principalmente para el estadio L1, además durante el período evaluado *Philornis* parasitaba a sus hospedadores en los momentos inter-observación (24hs aproximadamente). También, por observaciones personales en este estudio se encontró que larvas de los pichones que morían se trasladaban a los individuos vivos que quedaban en el nido. En la Figura 22 y Tabla 18 se observa la cantidad de *Philornis* (discriminada por estadios) presente en los distintos hospedadores.

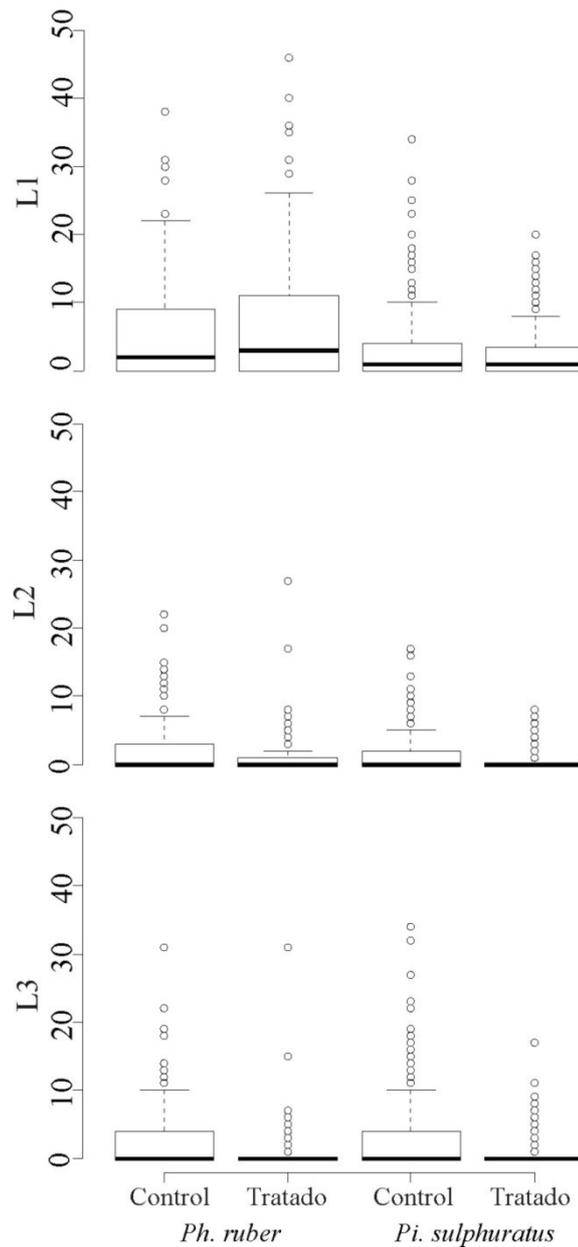


Figura 22: Abundancia media de larvas de distintos estadios (L1, L2 y L3) según hospedadores y grupo (control o tratamiento). La barra negra horizontal indica la mediana, en la caja se encuentra el 50% de los datos y los círculos muestran valores extremos.

En la figura 22 se muestra la agregación de datos, como así también la diferencia entre los grupos controles y tratamiento en lo que respecta a la carga parasitaria (especialmente para los estadios 2 y 3 de las larvas de *Philornis*)

Tabla 18: Intensidad media de cada estadio larvario de *Philornis torquans* por especie y grupo

Especie – grupo	L1	L2	L3
<i>Ph. ruber</i> – control	8,55	5,83	6,93
<i>Ph. ruber</i> – tratamiento	10,71	3,50	3,88
<i>Pi. sulphuratus</i> - control	5,00	3,45	5,78
<i>Pi. sulphuratus</i> - tratamiento	4,70	2,10	2,49

Antes de poner a prueba las hipótesis del impacto del tratamiento sobre las variables de mortalidad y efectos subletales y dada la paridad observada de cargas parasitaria entre grupos control y tratamiento, se procede a realizar comparaciones mediante el uso de modelos lineales mixtos generalizados (Tabla 19).

Tabla 19: Modelos en los que se comparan la intensidad de parasitismo entre los grupos control y tratamiento en las dos especies.

Modelo:

Cantidad de larvas ~ grupo control/tratamiento + hospedador sp. + Visita n°

	Coefficiente	E. E.*¹	p-valor
Comparación de cantidad de L1			
Intercepto	1,85455	0,30251	8,80×10 ⁻¹⁰
Grupo tratamiento	-0,15593	0,07332	0,033
Hospedador sp. (<i>Pi. sulphuratus</i>) ^a	-0,89322	0,36413	0,014
Visita n°	0,00314	0,01214	0,796
Comparación de cantidad de L2			
Intercepto	-0,0358	0,367	0,922
Grupo tratamiento	-1,2252	0,1123	<2×10 ⁻¹⁶
Visita n°	0,1393	0,0155	<2×10 ⁻¹⁶
Hospedador sp. (<i>Pi. sulphuratus</i>) ^a	-0,9567	0,4387	0,029
Comparación de cantidad de L3			
Intercepto	-0,0338	0,4116	0,935
Grupo tratamiento	-2,0502	0,1398	<2×10 ⁻¹⁶
Visita n°	0,1852	0,0195	<2×10 ⁻¹⁶
Hospedador sp. (<i>Pi. sulphuratus</i>) ^a	-0,8713	0,4863	0,073

*¹ Error estándar. ^a Comparado con *Phacellodomus ruber* (especie de referencia)

En la tabla anterior se observa que existen diferencias entre los grupos control y tratamiento, en distintas magnitudes y significancia estadística.

A continuación, se testeó la hipótesis alternativa de diferencias entre los individuos hermanos correspondientes a los grupos control y tratamiento para las respuestas de efectos letales (sobrevida) y subletales (crecimiento y dinámica hematológica).



Figura 23: Pichones hermanos de *Phacellodomus ruber*, el de la izquierda pertenece al grupo tratado y el de la derecha al control

4. a. Sobrevida

A partir de los individuos muestreados se observó que hubo una pérdida (muerte) general de los pichones de *Pitangus sulphuratus* del 29,9%, pero al realizar las comparaciones entre los grupos controles versus los tratados se observó que, en los primeros, la mortalidad fue del 33,3% mientras que en los segundos fue del 25,7%, es decir los primeros presentaron una mortalidad de 1,3 veces mayor. En tanto que el 56,1% de los pichones de *Phacellodomus ruber* desaparecieron del nido, correspondiendo el 44,4% a los tratados y el 65,2% a los controles, los que ingresaron a este último grupo tuvieron 1,47 veces más probabilidades de morir.

En la siguiente Figura (24) se compara la mortalidad que se observó en los grupos controles y tratados de cada una de las especies.

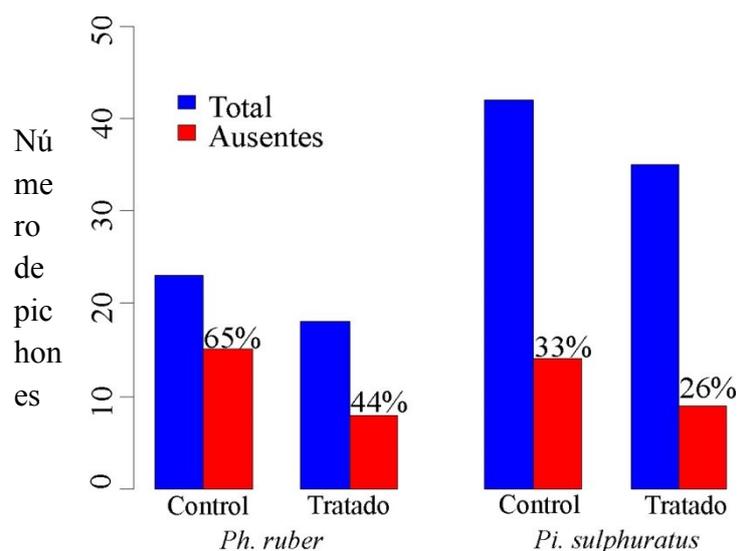


Figura 24: Mortalidad observada entre los individuos del grupo control y tratados para las dos especies estudiadas.

Si bien se observan diferencias en los porcentajes de sobrevivencia entre los grupos, se utilizaron modelos multivariados para evaluar la mortalidad entre los tratados y controles, junto con covariables (Tabla 20).

Tabla 20: Modelo mixto lineal generalizado con respuesta binomial del efecto de la remoción de larvas sobre la pérdida de pichones

Parámetro	Coefficiente	EE* ¹	IC95% LI* ²	IC95%LS* ³
Intercepto	-4,24	0,73	-5.6708	-2.8092
Tratamiento	-1,53	0,55	-2.608	-0.452
Especie (<i>Pi. sulphuratus</i>)^b	-2,72	0,86	-4.4056	-1.0344
Visita	0,29	0,06	0.1724	0.4076
Especie (<i>Pi. sulphuratus</i>) * tratamiento	1,29	0,73	-0.1408	2.7208

*¹: Error estándar; *²: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%; *³: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%. En negrita se encuentran los términos significativos

^b Comparado con *Phacellodomus ruber* (especie de referencia).

Se puede apreciar que existe un efecto positivo para la supervivencia de los pichones relacionadas con la extracción de larvas, pero éste es más importante para *Phacellodomus ruber* (*Odd Ratio* = 4,62 del tratado por cada control). En *Pi. sulphuratus*, existe una tendencia a que el tratamiento no tenga acción en la supervivencia (*Odd Ratio* = 1,27; $p = 0,07$). En la Figura 25 se observa esta relación.

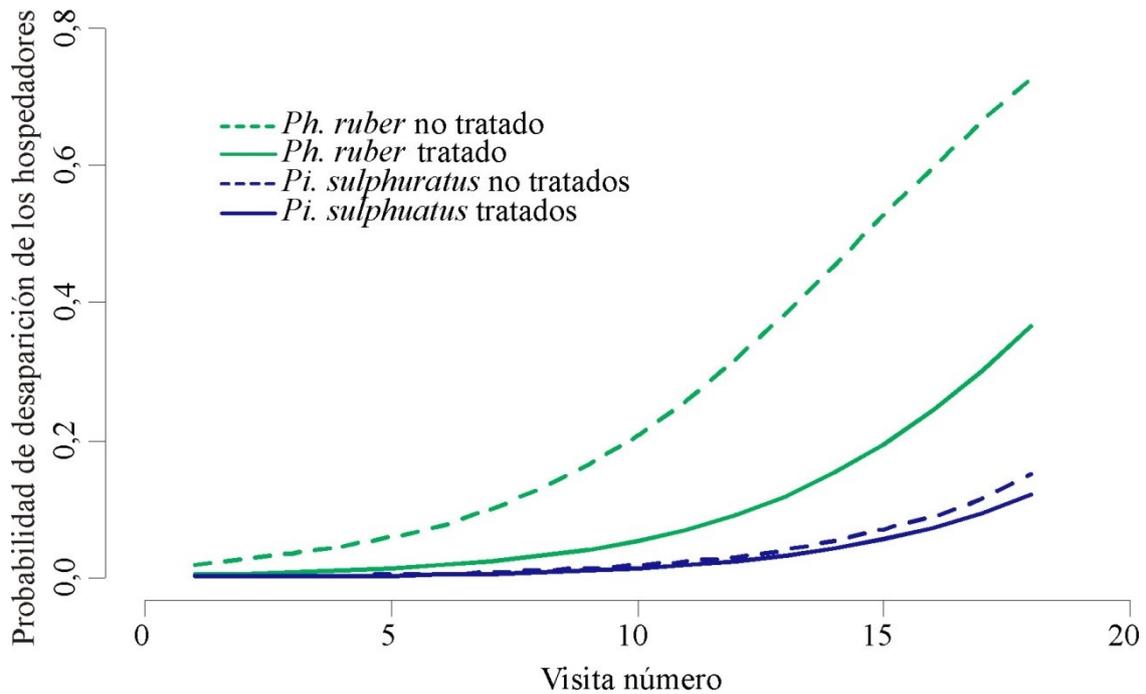


Figura 25: Probabilidad de desaparición de los pichones, dependiendo de la especie y grupo (tratado o control), en función de la cantidad de visitas que presenta cada uno.

4b. Efectos subletales

Dentro de efectos subletales se tuvo en cuenta el impacto que tiene *Philornis torquans* sobre los períodos en que los hospedadores están vivos. Se analizó la evolución diaria de la longitud del tarso (como indicador de crecimiento) y la dinámica hematológica (variación semanal de glóbulos rojos y glóbulos blancos) para describir una aproximación de la capacidad de transportar oxígeno y la intensidad y dirección de la respuesta de una de las vías inmunológicas, respectivamente.

4. b.1 Crecimiento de tarso.

En la siguiente figura (26) se muestra el crecimiento del tibio-tarso en función de la edad, dividido en los grupos control y tratamiento para sendas especies estudiadas.

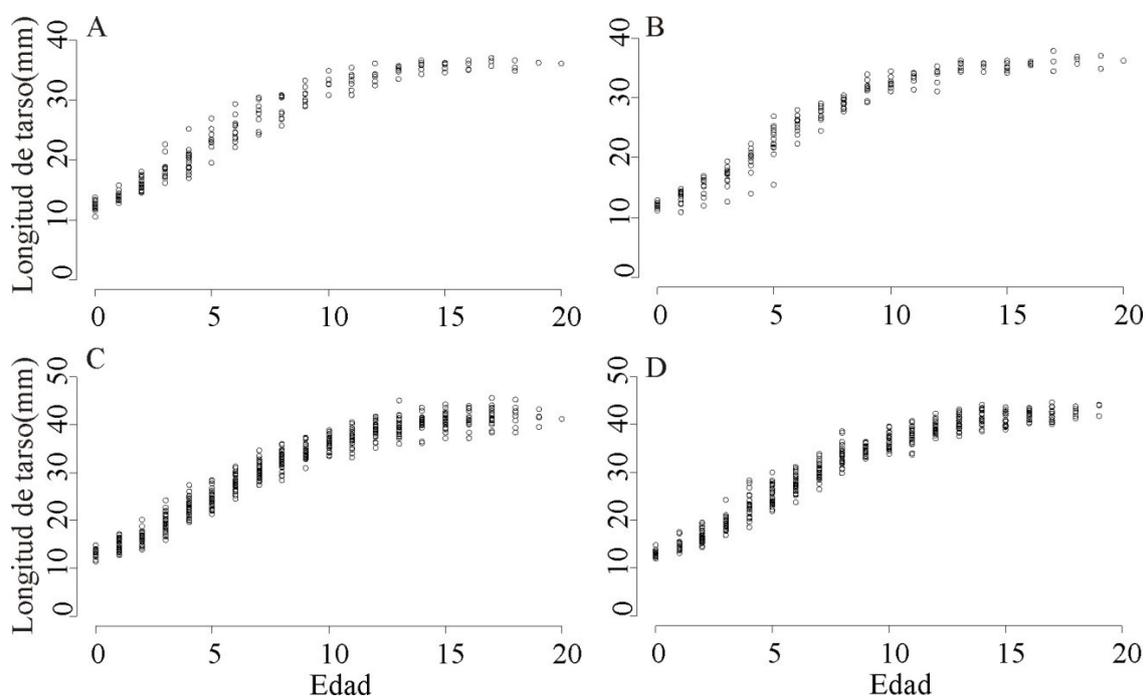


Figura 26: Crecimiento del tibio-tarso en función de la edad. A) *Phacellodomus ruber* grupo control; B) *Phacellodomus ruber* grupo tratamiento; C) *Pitangus sulphuratus* grupo control y D) *Pitangus sulphuratus* tratamiento.

Para poder diseccionar las distintas variables y analizar las diferencias de la velocidad de crecimiento del tibio-tarso entre individuos tratados y controles que comparten el mismo nido (hermanos), se procedió a realizar un modelo lineal generalizado con respuesta gaussiana.

En la Tabla 21, se observa que existe un impacto negativo de la miasis sobre los individuos controles de ambas especies evaluadas. Esto se hace evidente cuando se tiene en cuenta la cantidad de larvas que presentaban los tratados, esto se refleja en el coeficiente positivo de la interacción “tratamiento * número de larvas”.

Tabla 21: Modelo lineal generalizado que muestra el efecto del tratamiento sobre el crecimiento diario del tarso.

Parámetro	Coefficiente	E. E.	IC95% LI*²	IC95%LS*³
Intercepto	1,03	0,16	0,7164	1,3436
Especie (<i>Pi. sulphuratus</i>)^b	0,3	0,07	0,1628	0,4372
Tratamiento	-0,10	0,07	-0,2372	0,0372
Número de larvas *	0,02	0,007	0,00628	0,03372
Tratamiento				
Número visita	-0,05	0,02	-0,0892	-0,0108
Número de larvas	-0,01	0,004	-0,01784	-0,00216

*¹: Error estándar; *²: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%; *³: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%

^b Comparado con *Phacellodomus ruber* (especie de referencia)

En la Figura 27, se muestra la evolución negativa que generan las larvas sobre el crecimiento y por otro lado cómo se benefician los individuos del grupo tratamiento a medida que se extraen los parásitos

La velocidad de crecimiento es semejante para los controles de ambas especies. También se observa que la remoción de larvas aumenta la velocidad de crecimiento, pero este efecto es mayor cuanto más larvas son eliminadas de los pichones del grupo tratamiento (interacción tratamiento * número de larvas).

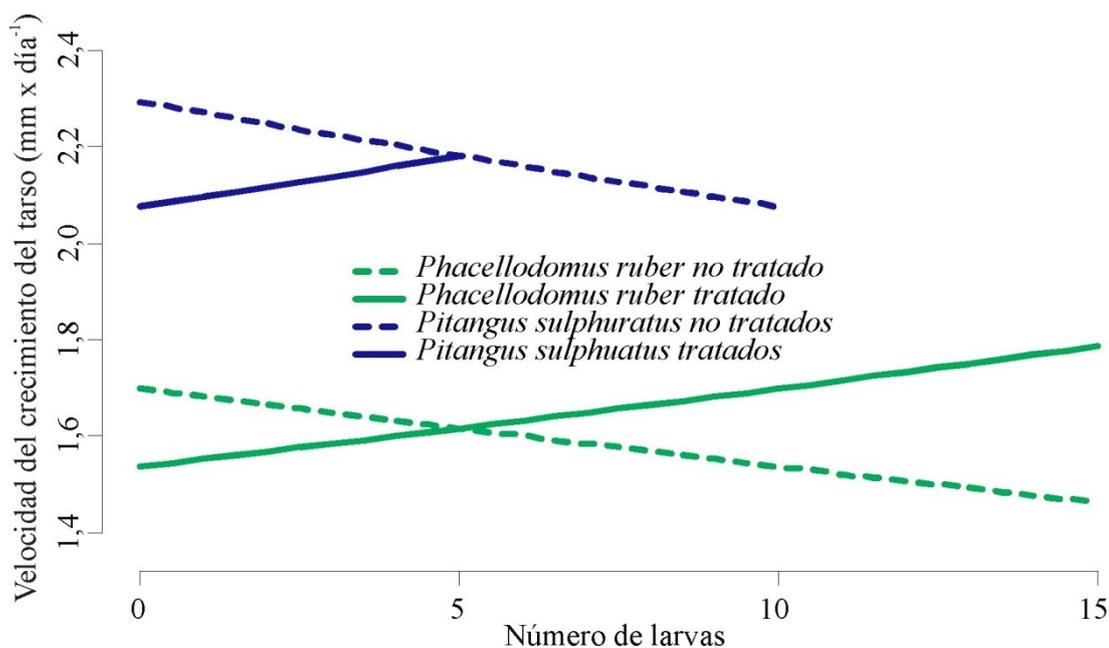


Figura 27: Relación entre velocidad de crecimiento del tarso en función del número de larvas para los grupos control y tratamiento de ambas especies.

4. b.2 Dinámica hematológica

En este apartado se evaluó el efecto del tratamiento sobre la concentración de glóbulos rojos y glóbulos blancos (en general y de cada leucocito en particular).

Se analizaron 184 muestras de sangre de las cuales 45 correspondieron al Espinero grande y 139 al Benteveo. Un resumen de los datos de eritrocitos y leucocitos de ambas especies y grupos, se observa en la tabla 22

Tabla 22: Comparación de la media y error estándar de glóbulos rojos y blancos entre los grupos tratados y control en ambas especies estudiadas.

Especie-grupo	N	Glóbulos rojos		Glóbulos blancos	
		Media	E E	M	E E
<i>Ph. ruber</i> - Control	23	1.323.478	122.551	12.163	5.895
<i>Ph. ruber</i> - Tratamiento	22	1.483.864	174.029	5.795	1.342
<i>Pi. sulphuratus</i> - Control	74	1.600.338	77.914	4.590	444
<i>Pi. sulphuratus</i> - Tratamiento	65	1.746.846	86.431	4.425	449

N: número de hemogramas realizados. EE: error estándar

A partir de estos datos, se generaron modelos multivariados, que se muestran en las siguientes tablas (Tabla 23 y 24), con el fin de testear la hipótesis de que el tratamiento tiene efecto sobre la cantidad de células sanguíneas y, en caso positivo, medir su magnitud y dirección.

Tabla 23: Modelo mixto lineal mostrando el efecto del tratamiento sobre la concentración de eritrocitos.

Parámetros	Coefficientes	E E *¹	IC95% LI*²	IC95%LS*³
Intercepto	529413	201278	134908	923918
Tratamiento	410634	192324	33679	787589
Larva 3	58594	31834	-3801	120989
Edad	-68820	29894	-127412	-10228

*¹: Error estándar; *²: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%; *³: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%

En negrita se encuentran los términos significativos.

Se ha observado una gran diferencia de eritrocitos entre los pichones tratados y los controles (Tabla 23). Pichones parasitados presentan, aproximadamente, 400.000 glóbulos rojos menos por microlitro que los tratados, representando una disminución cercana al 26,7% para *Phacellodomus ruber* y de aproximadamente el 22,8% para *Pitangus sulphuratus*. Otro factor importante en la dinámica de los eritrocitos es la edad de los pichones, evidenciándose una disminución de los glóbulos rojos a medida que las aves tienen más días de vida. La variable larvas 3 es un potencial enmascarador por eso su inclusión en el modelo final, mejorando el ajuste de los datos.

Al evaluar los leucocitos totales (Tabla 24), crías de *Ph. ruber* del grupo tratamiento mostraron, independientemente de la edad, un 38,5% menos de células que los controles. Esta diferencia no se observa en *Pi. sulphuratus* dado el valor del término interacción. Esto puede estar mostrando un efecto sobre la necesidad de las crías de *Ph. ruber* desviando recursos energéticos para realizar la respuesta inmune.

Tabla 24: Modelo lineal generalizado (respuesta con distribución Poisson) mostrando el efecto del tratamiento sobre los leucocitos.

Parámetro	Coefficient	E E * ¹	IC95% LI* ²	IC95%LS* ³
	e			
Intercepto	7,7428	0,215	7,3213	8,1642
Tratamiento	-0,4847	0,183	-0,8441	-0,1253
Especie (<i>Pi. sulphuratus</i>) ^b	0,4386	0,263	-0,0774	0,9541
Tratamiento * especie (<i>Pi. sulphuratus</i>)	0,5041	0,220	0,0717	0,9365
Edad	0,1729	0,001	0,1710	0,1749
Edad * especie (<i>Pi. sulphuratus</i>)	-0,1581	0,001	-0,1593	-0,1568

*¹: Error estándar; *²: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%; *³: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%

En negrita se encuentran los términos significativos.

Recuento diferencial de Leucocitos

El análisis del recuento diferencial de glóbulos blancos se realizó a través de un set de datos menor al que se llevó a cabo para crear las regresiones de los conteos absolutos, esto se produjo dado que el volumen extraído en algunos pichones sólo alcanzó para generar el recuento total de GB.

En este caso se obtuvieron 127 frotis, de los cuales 96 correspondieron a *Pi. sulphuratus* y 31 a *Ph. ruber*. En la siguiente tabla se muestra un resumen de las concentraciones de cada tipo celular de leucocitos hallados en los individuos que ingresaron al experimento.

Tabla 25: Parámetros de los recuentos relativos y absolutos (en cel. $\times \mu\text{l}^{-1}$) de cada tipo de glóbulo blanco.

	<i>Ph. ruber</i>		<i>Pi. sulphuratus</i>	
	Control (n=14)	Tratamiento (n=17)	Control (n=48)	Tratamiento (n=48)
Heterófilos (%) ^a	79,6	70	53,8	53,8
Heterófilos ^b	4622 (± 1012)	4332 (± 1941)	2417 (± 300)	2094 (± 188)
Eosinófilos (%) ^a	2,1	2,5	2,1	2,2
Eosinófilos ^b	111 (± 54)	95 (± 37)	97 (± 24)	86 (± 16)
Basófilos (%) ^a	4,6	2,6	4	3,5
Basófilos ^b	214 (± 55)	62 (± 24)	127 (± 16)	132 (± 20)
Linfocitos (%) ^a	12,4	16,6	30,4	29,5
Linfocitos ^b	698 (± 344)	687 (± 204)	1168 (± 137)	1113 (± 105)
Monocitos (%) ^a	2,7	8,3	9,8	10
Monocitos ^b	142 (± 44)	273 (± 74)	374 (± 56)	380 (± 48)

n : es el número de frotis observados.

^a: Porcentaje de células en relación al total de leucocitos

^b: Media de células, entre paréntesis se muestra el error estándar.

A continuación se muestran las regresiones halladas para cada tipo de glóbulo blanco en los hospedadores expuestos al experimento.

-Heterófilos

En el caso de *Pi. sulphuratus*, los tratados presentan una mayor cantidad de heterófilos, en promedio, que los controles. Además, se observa que la edad tiene una asociación positiva con la concentración de heterófilos en los controles y, si bien a los individuos que se les extraían las larvas presentaron la misma dirección de asociación su magnitud fue menor.

En cambio en los pichones de *Ph. ruber* (Tabla 26), el tratamiento siempre está negativamente asociado a la cantidad de heterófilos. Como se dijo anteriormente, los individuos tratados también presentaron larvas dado que existe un traspaso de larvas de los pichones que morían a los que permanecían vivos (datos no mostrados), es por ello que se

realizan las interacciones de edad, larvas y tratamiento. En éstas se observa que existe un gran aumento de heterófilos en los tratados cuando presentan larvas del estadio 3, pero a medida que el pichón tiene más edad este efecto va disminuyendo.

-Eosinófilos

En la tabla 27, se observa que el tratamiento no presenta efectos sobre los pichones tanto de Espinero grande como de Benteveo, sí la variable edad es significativa mostrando una asociación positiva entre ésta y la concentración de eosinófilos ($b_{Ph.ruber} = 0,1503$; $b_{Pi.sulphuratus} = 0,2973$) además, en el esta última especie se observa significativo el término cuadrático de edad.

-Basófilos

En la tabla 28, se muestra que existe una asociación positiva en el Espinero grande entre la edad y la concentración de basófilos. El parámetro tratamiento no es estadísticamente significativo, pero sí lo es la interacción entre éste y la edad, es decir que los controles cuanto más grandes son presentan mayores cantidades de basófilos y en los pichones que se les extraen las larvas su concentración decae.

En el Benteveo, tampoco existe efecto del tratamiento a bajas edades y, como en el caso del Espinero grande, hay una interacción positiva entre la extracción de larvas y los días de los pichones. Además se observa la existencia del término cuadrático de edad como significativo, advirtiéndose la presencia de un nivel máximo en el período evaluado.

-Linfocitos

En el caso de *Ph. ruber*, al igual que en los casos anteriores, la diferencia de linfocitos entre los individuos tratados y los controles se hace visible a medida que aumentan de edad. También se observa una asociación positiva de la edad con la concentración de linfocitos en el Espinero grande (Tabla 29).

Por otro lado, en *Pi. sulphuratus*, el tratamiento de los individuos no demuestra un efecto, estadísticamente significativo, en ningún momento del período evaluado.

-Monocitos

En el Espinero grande, la extracción de larvas incrementa los niveles de monocitos, con relación a los controles; si bien se observa interacción entre edad y tratamiento, en ambos grupos la edad está relacionada positivamente con este tipo celular (Tabla 30).

Semejante comportamiento se observa en el Benteveo, excepto que la acción del tratamiento no es estadísticamente significativa sobre la variable respuesta.

Tabla 26: Modelo lineal generalizado (distribución Poisson) del efecto del tratamiento sobre los heterófilos de ambas especies estudiadas.

Modelo para <i>Pi. sulphuratus</i>				
Parámetros	Coefficiente	EE*¹	IC95% LI*²	IC95% LS*³
Intercepto	7,2782	0,1297	7,0241	7,5323
Tratamiento^a	0,4185	0,1456	0,1332	0,7038
Edad	0,0206	0,0006	0,0194	0,0219
Tratamiento * Edad	-0,0389	0,0010	-0,0408	-0,0371
Modelo para <i>Ph. ruber</i>				
Parámetros	Coefficiente	EE*¹	IC95% LI*²	IC95% LS*³
Intercepto	7,7212	0,3819	6,9727	8,4697
Tratamiento^a	-1,2369	0,4963	-2,2096	-0,2642
Edad	0,0539	0,0022	0,0497	0,0582
L3	0,1668	0,1047	-0,0384	0,3720
Tratamiento * edad	0,0774	0,0035	0,0705	0,0842
Tratamiento * L3	6,7452	1,9382	2,9464	10,5439
Edad * L3	-0,0187	0,0116	-0,0415	0,0041
Tratamiento * edad * L3	-0,6857	0,1939	-1,0657	-0,3057

*¹: Error estándar; *²: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%; *³: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%

a: Comparado con grupo control (nivel de referencia); En negrita se encuentran los términos significativos.

Tabla 27: Modelo lineal generalizado (distribución Poisson) del efecto del tratamiento sobre los eosinófilos de ambas especies estudiadas.

Modelo para <i>Ph. ruber</i>				
Parámetros	Coefficiente	EE* ¹	IC95% LI* ²	IC95% LS* ³
Intercepto	1.2887	1.5454	-1.7403	4.3177
Tratamiento ^a	0.9256	2.0635	-3.1189	4.9702
Edad	0.1503	0.0089	0.1329	0.1677
Modelo para <i>Pi. sulphuratus</i>				
Intercepto	2,4419	0,3684	1,7198	3,1640
Tratamiento ^a	0,7027	0,5374	-0,3506	1,7561
Edad	0,2973	0,0102	0,2773	0,3173
Edad²	-0,0199	0,0006	-0,0211	-0,0187

*¹: Error estándar; *²: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%; *³: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%

a: Comparado con grupo control (nivel de referencia); En negrita se encuentran los términos significativos.

Tabla 28: Modelo lineal generalizado (distribución Poisson) del efecto del tratamiento sobre los basófilos de ambas especies estudiadas.

Modelo para <i>Ph. ruber</i>				
Parámetros	Coefficiente	EE* ¹	IC95% LI* ²	IC95% LS* ³
Intercepto	4,1741	0,6065	2,9854	5,3627
Tratamiento ^a	-0,2654	0,7167	-1,6700	1,1393
Edad	0,2006	0,0137	0,1737	0,2274
Tratamiento * Edad	-0,2706	0,0172	-0,3042	-0,2369
Modelo para <i>Pi. sulphuratus</i>				
Intercepto	3,3894	0,4306	2,5455	4,2334
Tratamiento ^a	0,0425	0,3937	-0,7290	0,8141
Edad	0,1765	0,0086	0,1596	0,1934
Edad²	-0,0111	0,0005	-0,0121	-0,0102
Tratamiento * Edad	0,0288	0,0043	0,0203	0,0373

*¹: Error estándar; *²: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%; *³: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%

a: Comparado con grupo control (nivel de referencia); En negrita se encuentran los términos significativos.

Tabla 29: Modelo lineal generalizado (distribución Poisson) del efecto del tratamiento sobre los linfocitos de ambas especies estudiadas.

Modelo para <i>Ph. ruber</i>				
Parámetros	Coefficiente	EE* ¹	IC95% LI* ²	IC95% LS* ³
Intercepto	4,3158	0,7933	2,7609	5,8707
Tratamiento ^a	0,8180	0,9083	-0,9622	2,5982
Edad	0,1421	0,0047	0,1328	0,1514
Tratamiento * Edad	0,0404	0,0068	0,0271	0,0537
Modelo para <i>Pi. sulphuratus</i>				
Intercepto	6,4177	0,1017	6,2184	6,6169
Tratamiento ^a	-0,1000	0,1394	-0,3732	0,1731
Edad	0,0648	0,0008	0,0633	0,0663

*¹: Error estándar; *²: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%; *³: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%

a: Comparado con grupo control (nivel de referencia); En negrita se encuentran los términos significativos.

Tabla 30: Modelo lineal generalizado (distribución Poisson) del efecto del tratamiento sobre los monocitos de ambas especies estudiadas.

Modelo para <i>Ph. ruber</i>				
Parámetros	Coefficiente	EE* ¹	IC95% LI* ²	IC95% LS* ³
Intercepto	3,8865	0,2799	3,3378	4,4352
Tratamiento	0,9750	0,3764	0,2373	1,7127
Edad	0,1593	0,0105	0,1386	0,1799
Tratamiento * Edad	-0,0694	0,0123	-0,0934	-0,0453
Modelo para <i>Pi. sulphuratus</i>				
Intercepto	4,8655	0,2345	4,4058	5,3252
Tratamiento	0,4989	0,2757	-0,0415	1,0394
Edad	0,0540	0,0017	0,0506	0,0574
Tratamiento * Edad	-0,0268	0,0024	-0,0315	-0,0221

*¹: Error estándar; *²: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%; *³: Límite inferior del Intervalo de confianza 95%

a: Comparado con grupo control (nivel de referencia); En negrita se encuentran los términos significativos.

5) MODELO MATEMÁTICO DE LAS DINÁMICAS DE PARÁSITO Y HOSPEDADOR

Para realizar estos modelos se emplearon datos de 40 observaciones de *Pi. sulphuratus* pertenecientes individuos controles del estudio experimental.

En primer lugar se define el modelo para las dinámicas de parásitos y respuesta del hospedador ante la presencia de la larva. Indicando en la siguiente Figura (28) el ciclo de *Philornis* durante su periodo larvario.

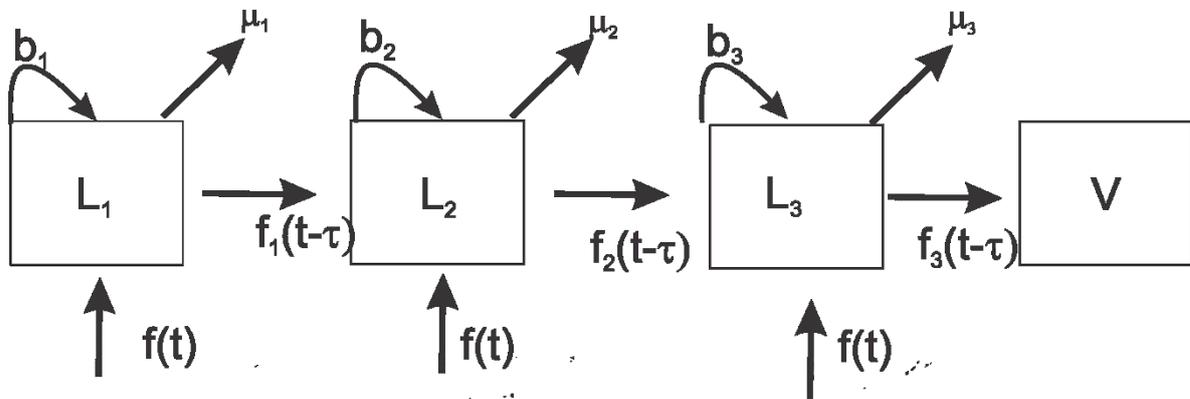


Figura 28: Modelo de la estructura y dinámica del crecimiento de una larva promedio. L1, L2 y L3: son los estadios larvarios; V: compartimento que representa el estadio de pupa; $f(t)$ indica los ingresos a los distintos compartimentos; b_i : el reingreso al mismo estadio y μ_i : las muertes o pérdidas.

En el modelo compartimental que describe la evolución de las poblaciones de larvas, éstas fueron divididas en cuatro compartimentos: L1, L2, L3 y V, donde las tres primeras hacen mención a las poblaciones de larvas del estadio 1, 2 y 3, respectivamente; mientras que el último indica las larvas que alcanzaron a pupar. La proporción de individuos que pasa entre cada uno de estos estadios está marcado por los parámetros $f_i(t-\tau)$. En cada uno de los compartimentos se observa un ingreso de larvas indicado por $f(t)$, para L1 esto es la infestación que se produce desde que la larva eclosiona del huevo y parasita los pichones, mientras que para L2 y L3 se debe al pasaje de *Philornis torquans* desde los hospedadores que mueren hasta los pichones hermanos que quedan vivos en el nido. Los parámetros b_i

indican la cantidad de larvas que permanecen un período en el mismo compartimento y μ_i es la tasa de individuos de *Ph. torquans* que mueren. En todos los casos $i = \{1,2,3\}$

Para describir la población de hospedadores, el modelo que se empleó es del tipo SIS (susceptible – infectado – susceptible) modificado, ya que se observan 2 sistemas SIS acoplados junto con un SIR (susceptible – infestado - resistente) final (Figura 29). Se generaron dos poblaciones de pichones: susceptibles (S) e infestados (I), a su vez éstas se subdividieron en 3 compartimentos. Esto se generó debido a la existencia de diferencias en las cargas parasitarias que presentaban los pichones a lo largo de su período en el nido. Se estableció un parámetro tau (τ), siguiendo al modelo de crecimiento de von Bertalanffy, que es el período que transcurre para que el pichón crezca un 66 %, de aquí surge que este parámetro es de 6 días y dado que los pichones permanecen en el nido por, aproximadamente, 18 días; es que se los divide en tres grupos. Los nacimientos de pichones se representan por $f(t)$. Los individuos pueden pasar de ser susceptibles a infestados (SI_i o S_iI_{i+1}) o viceversa (IS_i o I_iS_{i+1}), como también pueden crecer y mantenerse como susceptibles (S_iS_{i+1}) y volar (S_3V_1) o como infestados (I_iI_{i+1}) y también volar (I_3V_2).

Tanto los pichones que se encuentran parasitados como los libres de *Philornis torquans* pueden morir, representados por los compartimentos M2 y M1, teniendo una tasa de pasaje μI_i y μS_i , respectivamente. Por último, las tasas de permanencia en los compartimentos están dadas por bS_i (para los susceptibles) y bI_i (para los infestados).

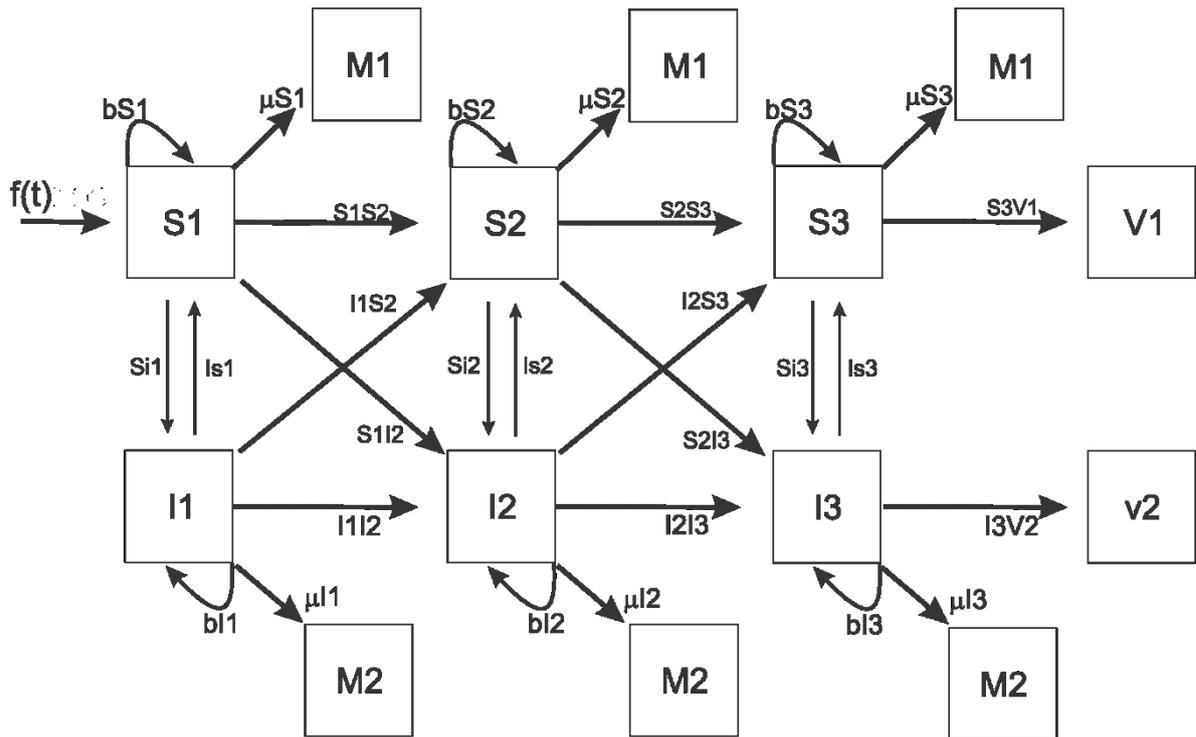


Figura 29: Modelo compartimental que describe la dinámica de los hospedadores. Los compartimentos S_i representan los susceptibles; I_i : infestados con larvas; M_1 y M_2 : son los individuos que mueren entre los susceptibles o los infestados y V_1 o V_2 : aquellos que vuelan que se encontraban entre los susceptibles o infestados. $i = \{1, 2, 3\}$ corresponde a los períodos de crecimiento de los pichones.

A partir de estos modelos, se lograron realizar las optimizaciones que se muestran a continuación. En la siguiente Figura (30) se grafican, de manera superpuesta, los datos reales y los calculados por el modelo de las dinámicas que presenta cada estadio larvario en los pichones. El error entre los datos de campo y los teóricos es de 3%.

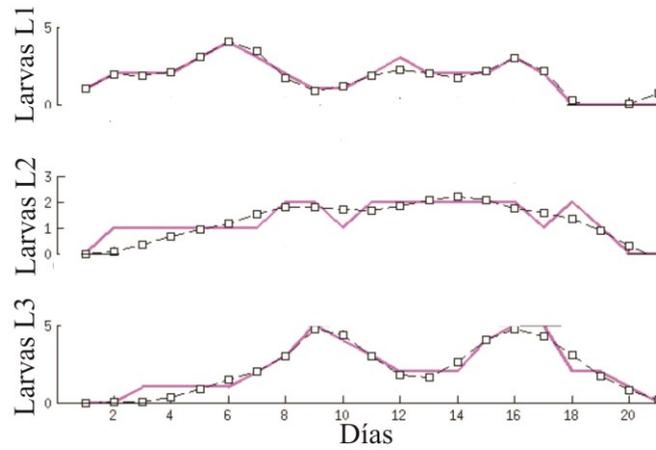


Figura 30: Distribución de cada tipo de larvas durante la vida promedio de un pichón de *Pi. sulphuratus*. La línea llena muestra los datos reales y los segmentados los valores obtenidos a partir del modelo.

Como se dijo más arriba, el período de vida de los pichones fue separado en 3 compartimentos, tanto para susceptibles (S1, S2 y S3) como para los infestados (I1, I2 e I3), es por esto que se muestran tres curvas o ajustes al momento de describir la cantidad de individuos susceptibles (Figura 31) e infestados (Figura 32).

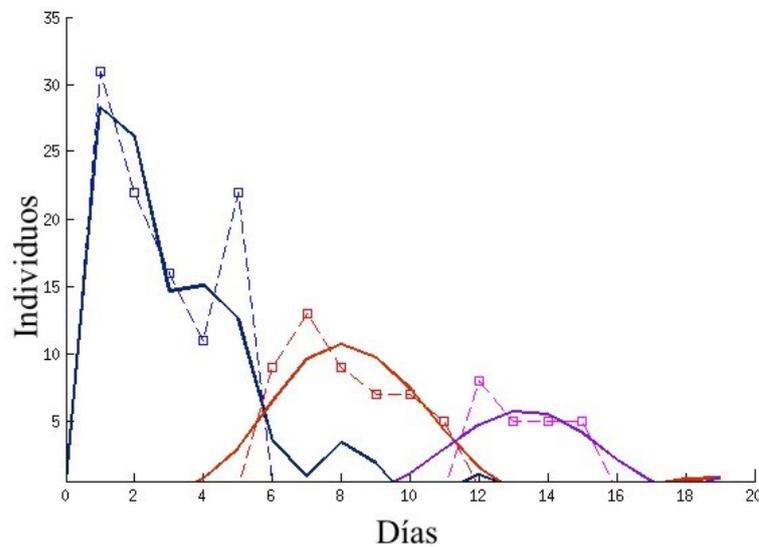


Figura 31: Dinámica de la población de pichones susceptibles a ser parasitados por *Philornis torquans*. La línea llena muestra el resultado de los modelos, las líneas segmentadas los datos reales. Las curvas de color azul indica los individuos del primer tercio de vida (0 – 6 días), las rojas del segundo tercio (6 a 12 días de edad) y, por último, en violeta los que tienen entre 12 y 18 días.

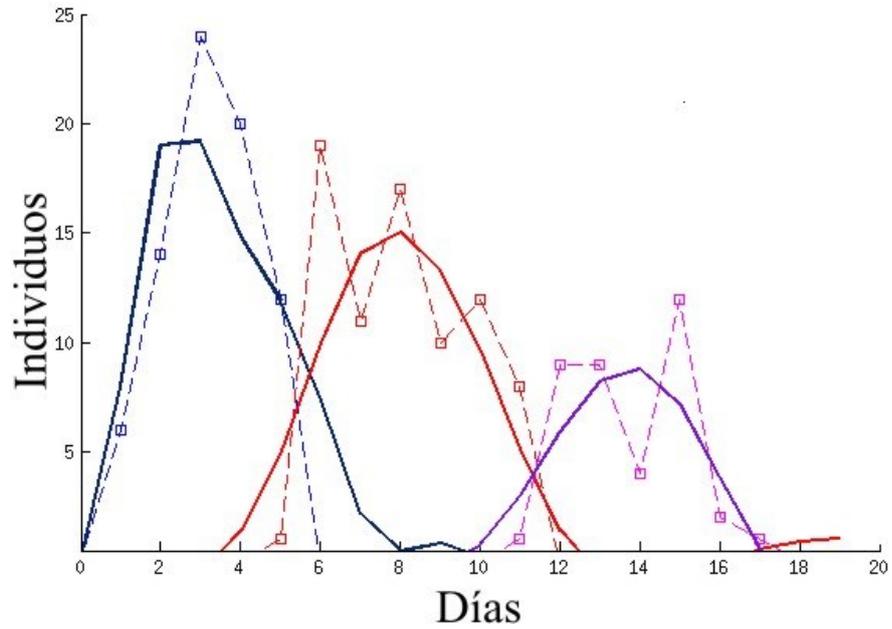


Figura 32: Dinámica de la población de pichones infestados por *Philornis torquans*. La línea llena muestra el resultado de los modelos, las líneas segmentadas los datos reales. Las curvas de color azul indica los individuos del primer tercio de vida (0 – 6 días), las rojas del segundo tercio (6 a 12 días de edad) y, por último, en violeta los que tienen entre 12 y 18 días.

Tanto las dinámicas de pichones infestados como no parasitados se ajustan bien a los datos reales, teniendo en cuenta la cantidad de parámetros que se deben calcular y el número de observaciones analizadas. Estos modelos deben cotejarse con otros datos.

DISCUSIÓN

1) ESTUDIO A TRES LATITUDES EN EL CENTRO NORTE DE ARGENTINA

Dados los conocimientos previos de dinámicas de moscas en particular y de los dípteros en general (Goulson y col., 2005), la principal hipótesis evaluada fue que en sectores más húmedos y cálidos se encontraría la mayor abundancia parasitaria de *Philornis*. En el estudio diseñado para evaluar esto, se predijo que las aves presentes en las áreas del Norte (las ubicadas en la provincia del Chaco) serían las más afectadas, comparadas con las que se encuentran en zonas del sur (sitios de Santa Fe y Buenos Aires). En los resultados esto no fue observado, ningún individuo muestreado, tanto del Parque Nacional Chaco como del ‘Campo Curundú’, presentó larvas de *Philornis* causante de miasis cavitaria mientras que se detectaron altas cargas de parásitos en las áreas de Santa Fe y Buenos Aires.

Una de las diferencias encontrada entre los sitios, fue en la densidad de nidos de aves (y de pichones) hallados. Las áreas de Chaco presentaron bajas densidades, probablemente debido a la existencia de sectores de bosque más conservados, en tanto que los restantes sitios, altamente modificados por el sobrepastoreo provocado por el ganado y la agricultura (Paruelo y col., 2006), tuvieron mayor cantidad de individuos por hectárea. De ésta forma, las aves se refugian en los parches de bosques remanentes, aumentando las densidades poblacionales de los hospedadores. La dinámica de parásitos asociados a fenómenos denso-dependientes se ha demostrado en una variedad importante de sistemas parásito – hospedador (Hudson y col., 2002). Hallazgos congruentes para soportar esta hipótesis se han encontrado en Antoniazzi y col. (2011) y en Segura y Reboreda (2011).

Por otro lado, se ha descubierto a *Philornis downsi* en Argentina, siendo el primer hallazgo que se realiza en país, aumentando el área de distribución conocido. Si bien los trabajos más exhaustivos sobre esta especie se han llevado en las Islas Galápagos, (Dudaniec y col., 2006; Huber, 2008; Koop y col., 2011), y la localidad tipo es Trinidad y Tobago (Couri, 1999), los hallazgos de este parásito se han realizado de manera más conspicua en los estados del sur y centro-sur de Brasil (Estados de Mato Grosso do Sul, Santa Catarina y Río de Janeiro (Couri, 1999; Mendoça y Couri, 1999)). A esto se le suma el registro realizado en Paraguay (Schühli y col., 2011). Lo que podría estar indicando un área central o fuente donde se ha desarrollado esta especie de mosca, que coincide, o se encuentra muy cercana, a una de

las áreas de mayor riqueza de musidos del Neotrópico (Löwenberg-Neto y col., 2008). Para confirmar esto se requerirían más datos biogeográficos referidos a *Philornis downsi*.

2) FACTORES ASOCIADOS A LA MIASIS

La interacción parásito-hospedador se encuentra influenciada por mecanismos que operan a diversas escalas de organización biológica. Estudios a distintos niveles de jerarquía mejoran la comprensión de las redes de causalidad y la ecología de las enfermedades en animales silvestres (Tompkins y col., 2011). Cada una de las aproximaciones realizadas permite observaciones holísticas de cada uno de los niveles, tendiendo a facilitar la elucidación de los mecanismos que modulan las dinámicas de los parásitos. Sin embargo, debido a las dificultades encontradas en la complejidad estadística, tal enfoque integrador se ha utilizado pocas veces. Aunque existieron aproximaciones anteriores (Bennett y Whitworth, 1992), no fue hasta finales de los años '90 que los estudios multinivel (o jerárquicos) en las enfermedades comenzaron a llevarse a cabo (revisión de Diez Roux (2008)).

Los estudios jerárquicos consisten en incluir variables de diferentes niveles de organización biológica en un mismo modelo. Éste es un procedimiento apropiado para controlar por potenciales factores enmascaradores de asociación que se encuentran en niveles superiores, la inferencia del efecto de éstas variables de escalas superiores puede ser errónea (Greenland y Robins, 1994; Diez-Roux, 1998). Se utilizó un análisis estratificado con diferentes unidades de análisis, de este modo se espera una mayor información y robustez de los resultados. Por ejemplo, *Ph. ruber* fue una de las especies más parasitadas por *P. torquans*, esperando que una de las hipótesis sea que la densidad del hospedador esté positivamente relacionada con la abundancia de parásitos. Sin embargo, los modelos jerárquicos a nivel de individuo mostraron una influencia fuertemente negativa sobre el parásito (Tabla 4). Éste hallazgo fue evidenciado también a nivel de comunidad, pero con una magnitud de asociación mucho menor (Tabla 8; Figura 12; por ejemplo un incremento de 10 veces la densidad previa de *Ph. ruber* resulta en un descenso de 200 veces en la abundancia de larvas por pichón, mientras que la misma magnitud de aumento de éstos pichones en los modelos de comunidad genera una caída de sólo el 50% de larvas). A largas escalas de tiempo, la influencia de la densidad de *Ph. ruber* no fue detectada. Esto muestra claramente que el uso de modelos jerárquicos basados solamente en una unidad de estudio puede

sobreestimar la influencia de ciertas variables, como en este caso la densidad de uno de los hospedadores preferenciales.

Se encontraron asociaciones significativas en todos los niveles, pero pocas han sido las que predominaron en cada uno de ellos. A nivel individual, la infestación estuvo determinada por la especie hospedadora y la edad de los pichones. En el nivel siguiente, micro hábitat, los principales factores fueron establecidos por las características de los bosques donde se encontraban los nidos. Mientras que en el nivel mayor, la comunidad, la densidad de hospedadores y las precipitaciones fueron las principales variables.

2. a. Nivel individual.

La abundancia larvaria por *P. torquans* estuvo principalmente influenciada por las especies hospedadoras. En estudios previos en la región se había observado que los principales hospederos, teniendo en cuenta la intensidad y prevalencia de parasitismo, eran tres: *Ph. ruber*, *Ph. sibilatrix* y *P. sulphuratus* (Antoniazzi y col., 2011). En el presente trabajo se encontró que éstas especies también fueron predominantes, pero determinando una jerarquía de parasitismo siendo *Pi. sulphuratus* el que mayores índices de parasitismo presentó. Sin embargo, esta preferencia fue dependiente de la densidad de la especie dos semanas previas. Adultos de moscas prefieren al Benteveo para parasitar, pero cuando estos pichones escasean pueden adoptar un cambio de hospedador, siendo pichones del género *Phacellodomus* los más parasitados. Esta plasticidad de manera temporaria sobre hospedadores preferenciales se establece cuando el principal hospedero no está presente. Este retraso de dos semanas fue consistentemente hallado a diferentes escalas en los análisis siendo negativa o positiva la asociación dependiendo de los diferentes hospedadores. Esto podría estar influenciado por la conducta que presentan los adultos de la mosca, pero ésto es desconocido hasta hoy por la ciencia. Una posible explicación es que luego de emerger desde el *puparium*, las hembras grávidas buscan activamente los nidos, siendo la preferencia la de *Pitangus sulphuratus* y si no lo encuentran, depositan los huevos en nidos de *Phacellodomus ruber*.

Los pichones son susceptibles al parasitismo por *Philornis* durante todo el periodo que permanecen en el nido, reportes previos mostraron que la cantidad de larvas aumentaba con la edad, llegando a un pico de parasitismo en el segundo tercio del período que los pichones permanecen en el nido, para luego declinar (Arendt, 1985a; Young, 1993; Norris y col., 2010). La explicación que es dada por los autores fue que a medida que los pichones crecían,

aumentaba su superficie y la probabilidad de que las moscas adultas encuentren a los pichones, pero cuanto más grandes son los pichones hay menos probabilidades que las larvas puedan encontrar un sustrato para pupar si sus hospedadores salían del nido y volaban (Arendt, 1985a; Norris y col., 2010). En este estudio, la relación entre la edad de los pichones y la abundancia de larvas varió dependiendo de la especie hospedadora, tanto en el momento en que se producía el pico como el valor máximo a que alcanza dicho pico. Esta diferencia encontrada en las particularidades de la temporalidad de la infección y considerando que se trata del mismo patógeno, puede sugerir una cierta plasticidad en la sincronización del parásito con el nacimiento de sus hospedadores (Calero-Torralbo y Valera, 2008) o tal vez, sea una inmunocompetencia diferencial (tipo de respuesta o diferentes períodos de maduración) que varía según el sistema inmunológico de cada especie (Roulin y col., 2007). Mayores estudios deben realizarse para poder elucidar los mecanismos que determinan este patrón.

2. b. Nivel de Micro-hábitat

La influencia que se observó de la estructura vegetal que rodeaba a los nidos fue importante en la determinación de la abundancia de *Philornis*. Se observó que la altura de los nidos no presentó ninguna asociación significativa con la media de abundancia parasitaria, pero si hubo, y fue una fuerte asociación, con la altura de los bosques donde se encontraban los nidos (exceptuando de esto en las comunidades de *Gleditsia triacanthos*). Esto sugiere que la mayor importancia no radicó en la altura que se encontraba el hospedador sino en el microambiente que estaba asociado a éste, probablemente indicando que variables microambientales que favorecen la presencia del parásito se presentan en los bosques autóctonos bajos o exóticos altos. Para conocer cuál es el camino de causalidad de esta asociación, se requieren investigaciones que estudien el ciclo biológico de *Philornis*. La presencia de estrato medio y la altura del estrato bajo también estuvieron asociados con la abundancia de *P. torquans*. Segura y Reboreda (2011) estudiando nidadas de *Pa. coronata* no encontraron asociación entre *P. seguyi* y la estructura de la vegetación. Por otro lado, Le Gros y col. (2011) encontraron una asociación con la estructura de la vegetación, se observó que la mayor proporción de nidos parasitados por *P. porteri* se encontraban en pastizales comparándolo con arbustales o bosques, indicando que la influencia de la vegetación sobre la dinámica de *Philornis* depende de la especie de parásito que se estudie. Esta fuerte asociación con la estructura vegetal debe alertarnos sobre el cambio del uso de la tierra, la deforestación

y otras disrupciones sobre los bosques que el hombre está causando, lo cual afecta las dinámicas de la interacción entre parásitos y hospedadores.

Variabes del micro-hábitat más íntimamente asociadas con los pichones como son las características del nido, no fueron halladas importantes (la asociación sólo fue explicada por las especies). Especies que construyen los nidos de material similar (*Ph. sibilatrix* y *Ph. ruber*) mostraron diferencias significativas entre el parasitismo por *Philornis*. Para sumar evidencia de esto, *S. flaveola*, que usa los nidos abandonados por *F. rufus*, tuvo significativamente menor abundancia de larvas que su antecesor, indicando que la variable especie es más importante que las características del nido.

2. c. Nivel de comunidad y comparación interanual

Se encontró que variables climáticas (como precipitaciones y temperatura) estuvieron positivamente asociadas con la media de abundancia de larvas, coincidente con estudios previos (Broughan y Wall, 2007; Pavel y col., 2007; Antoniazzi y col., 2011). La asociación temporal hallada puede indicar parte de la duración del ciclo de vida de la mosca, lo cual es por ahora ignorado. La relación con precipitaciones fue mucho más importante que la dada con temperatura, siendo esto evidenciado también en la comparación interanual.

La abundancia de larvas en la comunidad estuvo fuertemente asociada con la densidad de hospedador. Alta cantidad de pichones de *Pi. sulphuratus* por hectárea resultaron en elevados valores de abundancia media de *Philornis*, indicando que cuando el principal hospedador es abundante las probabilidades de hallar larvas son altas. Se realizaron análisis excluyendo a *Pi. sulphuratus* en la respuesta (siendo ésta la abundancia media de larvas en hospedadores no *Pi. sulphuratus*) y la asociación desapareció, mostrando que mayor cantidad de éste hospedador principal no redundó en un incremento de parasitismo para los otros hospedadores. La asociación positiva con densidades pasadas de hospedadores predominantes era esperada, una cantidad importante de hospederos para la larva en un tiempo pasado produjo una gran cantidad de moscas adultas. Esta asociación temporal con densidades de hospedador y abundancia de parásito ya fue documentado en otros sistemas parásito-hospedador (Hudson y col., 2002). Una influencia significativa y negativa de no hospedadores en tiempo pasado fue inconsistente. En uno de los sitios de estudio, a igual densidad de hospedadores preferenciales, se observó que altas densidades de no paseriformes (especies no parasitadas) se asociaron con una reducción de abundancia media larval en la comunidad, sugiriendo un posible efecto de dilución (Schmidt y Ostfeld, 2001). Esto fue demostrado en

enfermedades transmitidas por garrapatas (Ostfeld y Keesing, 2000) y por virus de transmisión directa en roedores (Suzán y col., 2009), pero nunca para miasis. Sin embargo, nuestros resultados deben interpretarse con precaución, dado que la asociación fue hallada sólo en un sitio, y cuando se realizaron nuevos modelos en el análisis de comunidad teniendo como foco sólo el hospedador principal (la variable respuesta fue abundancia media de larvas sobre *Pi. sulphuratus*) la asociación con densidad pasada de pichones no passeriformes desapareció. Densidades de *Ph. ruber* mostraron un efecto negativo sobre *Philornis*. Altas densidades del hospedador dos semanas previas fueron seguidas de una reducción de la abundancia de larvas. Nuestra hipótesis para explicar estos resultados, es que pichones de edad avanzada y los adultos pueden alimentarse de adultos de moscas (*Ph. ruber* es una especie insectívora).

Asociaciones temporales parecen ser muy importantes en estos sistemas, especialmente a nivel de comunidad. Hay que tener en cuenta que el uso de varias variables con tiempo pasado puede acarrear problemas de sobreajuste (Schlacher y Thompson, 2013). Sin embargo, la fuerza de asociación encontrada en nuestros modelos es un argumento que hace pensar que las probabilidades de incurrir en un error de tipo 1 por sobreajuste son bajas.

La comparación interanual mostró que la abundancia de *Philornis* estuvo asociada con las precipitaciones durante los primeros dos tercios de las temporadas reproductivas y que la prevalencia anual dependió del número de pichones de *Pi. sulphuratus* presentes en el área. Se debe remarcar que si bien puede ser una limitante del poder estadístico el bajo número de las mediciones realizadas (n=6), la fuerza de asociación observada fue de gran magnitud, consistentemente con lo observado en los estudios de corto tiempo y las escalas jerárquicas. Además, en una exploración lineal multivariable se encontró que tres variables estuvieron asociadas significativamente con la abundancia media parasitaria: precipitaciones, abundancia de *Pi. sulphuratus* y la media de temperatura mínima ($R^2_{\text{ajustado}} = 0,9996$, ver Tabla 10).

Dudaniec y col. (2007) observaron que pichones parasitados por *P. downsi* en altas intensidades se presentaban en años de muchas precipitaciones. La interpretación a la que arribaron fue que los incrementos de la intensidad de *P. downsi* se debieron al aumento de la densidad de hospedadores que se observaba en los años lluviosos pero no a un efecto directo de las temperaturas o precipitaciones. Aquí vemos que la combinación de modelos multivariable a distintos niveles de organización biológica permite diseccionar mejor los efectos de la densidad de los hospedadores de las variables climáticas. Comparando con iguales

niveles de densidad de hospedador, hallamos un efecto directo y aditivo de temperatura y precipitaciones.

Es notable como las variables climáticas evaluadas y la densidad de hospedador fueron consistentemente halladas como importantes predictores en los modelos a distintos niveles jerárquicos.

3) IMPACTO DEL PARASITISMO.

Varios autores han reportado el aumento de mortalidad y reducción en el crecimiento en los pichones parasitados por *Philornis spp.* (Arendt, 1985a; Arendt, 1985b; Segura y Rebores, 2011; Quiroga y Rebores, 2012). En el sistema que aquí se presenta, se analiza la interacción entre *Philornis torquans* y tres hospedadores diferentes, con el fin de establecer una mejor comprensión de la red de causalidad de ésta miasis y sus consecuencias. El impacto que produjo *Philornis torquans* en sus hospederos ha diferido según la especie y el parámetro evaluado.

En el estudio no experimental, la chances de desaparecer se incrementó, por cada larva de igual manera en las tres especies. Pero, cabe destacar que no se presentan en estos hospedadores las mismas probabilidades de tener una determinada carga parasitaria. Es aquí donde *Ph. sibilatrix* presentaría, por sobre las restantes especies, una ventaja porque, como se dijo anteriormente, es quien dentro de los hospedadores preferenciales presenta menores niveles de abundancia e intensidad parasitaria. También existen otros factores que están asociados al aumento de mortalidad en los pichones, tales como el tamaño máximo de la nidada, aumentos del número de crías pueden generar un esfuerzo extra a los padres para alimentarlos (Wright y col., 2002) este resultado no fue consistente dado que se observó sólo en el primer año. También variables ambientales, como las precipitaciones y temperatura se asociaron positivamente con la desaparición de juveniles de aves, en este sentido Maar y col., (2006) hallaron que en períodos de lluvia la cantidad de pichones que volaban era menor. También se observa un efecto negativo en la interacción temperatura máxima y precipitaciones, esto podría deberse a períodos de bajas temperaturas y altas precipitaciones (tormentas).

Al minimizar parte de la varianza ambiental, como las variables climáticas o capacidades de cuidado de las crías por parte de los padres, en el estudio experimental (en el

que se extraían diariamente larvas de *Philornis* en los pichones tratamiento) se observó una importante diferencia en la sobrevivencia de *Ph. ruber* y *Pi. sulphuratus*. Existió un aumento en la probabilidad de sobrevivencia de aproximadamente 4,5 veces en los individuos tratados vs los controles para la primer especie, mientras que no se encontró tal diferencia en el Benteveo. Efectos letales de semejante índole fueron encontrados por varios autores (Arendt, 1985b; Rabuffetti y Reboreda, 2007; Segura y Reboreda, 2011; Quiroga y Reboreda, 2012) pero en esta tesis se asocian los eventos de mortalidad de un parásito interactuando con tres hospedadores diferentes evidenciando también respuestas diferentes, siendo esto novedoso para el parasitismo por *Philornis* subcutánea.

De aquellos individuos que sobrevivieron, se detectaron consecuencias negativas en ciertos parámetros de salud como ser, crecimiento y dinámica hematológica. Si bien Segura y Reboreda (2011) y Quiroga y Reboreda (2012), hallaron un menor crecimiento del peso en pichones de *Paroaria coronata* y de *Troglodytes aedon*, respectivamente; para esta tesis no se pudo disecar el peso del hospedador parasitado de la masa parasitaria, es por esto que se omitió de los análisis por posibles asociaciones sesgadas. Dentro de los efectos subletales analizados, fue en el crecimiento del tarso donde se demostró que la presencia de *Philornis torquans* fue un factor que limitó la velocidad de incremento del hueso largo, siendo más notorio en los primeros días de vida del hospedador. En un estudio experimental con *Philornis downsi* Koop y col. (2013) no encontraron diferencias de crecimiento, pero sí lo halló Arendt (1985) estudiando la interacción *Margarops fuscatus* – *Philornis deceptiva* (la cual es productora de miasis cavitaria) principalmente a baja edad del primero. Este período puede ser el de mayor impacto dado que es el momento de más rápido crecimiento (Tjørve y Tjørve, 2010).

Dudaniec (2006b) encontró que, en pichones de *Geospiza fuliginosa*, existía una asociación positiva entre la cantidad de reticulocitos (glóbulos rojos inmaduros que suelen aparecer en sangre periférica en respuesta a anemia) e intensidad parasitaria de *Philornis downsi* y negativa entre aquella y la concentración de hemoglobina, sugiriendo un menor aporte de oxígeno a los tejidos. Al analizar la concentración de glóbulos rojos, en el sistema *Philornis torquans*, directamente se observó una disminución considerable de eritrocitos por cada incremento de la intensidad parasitaria. A modo de ejemplo, cada 10 larvas L3, existió una pérdida de 300.000 células rojas, esto representa un 13% para el Espinero chico y alrededor del 17% para el Benteveo y Espinero grande. Al evaluar los resultados del experimento de campo, el efecto de la eliminación de *Philornis* sobre la concentración de

glóbulos rojos fue importante en ambas especies reforzando lo observado en el estudio no experimental, donde la presencia de larvas genera una importante anemia. En este caso, los pichones del grupo tratamiento presentaron un 30% más de glóbulos rojos comparado con los del grupo control. Si bien algunos autores evidencian una rápida regeneración de células rojas en las aves tras pérdidas del 30% (Clark y col., 2009), en este caso las pérdidas generadas por *Philornis* se mantienen constantes por la permanencia del parásito en su hospedador. Información que se debe anexar a la aquí brindada es la concentración de formas inmaduras de eritrocitos, para de esta forma evaluar si el animal está respondiendo o no a la merma ocasionada.

La reacción que producen los hospedadores ante el parasitismo depende del tipo de larva y de la especie hospedera. En el caso del *Ph. ruber*, existe un gran aumento de glóbulos blancos ante la presencia de larvas tipo 1 (Tabla 15; Figura 20), pero la respuesta a cantidades crecientes de L3 es cada vez menor. Las menores respuestas inmunológicas de *Ph. ruber* ante estos parásitos, podrían ser aprovechadas por patógenos oportunistas para colonizar, provocando infecciones secundarias. En el caso de *Ph. sibilatrix*, ante la presencia de L1 también responde con altos valores de glóbulos blancos por cada larva que lo parasita, pero en este caso la respuesta parecería ser eficiente, dado que la cantidad de L3 que llegan a término en esta especie es baja en relación a la cantidad de larvas iniciales (cerca del 10 %). Es por esto que se debió quitar esta especie del estudio experimental. Si bien, también responde de manera exagerada a las larvas grandes, éstas son pocas. Por último, *Pi. sulphuratus*, no genera respuestas apreciables ni ante las L1 ni L3. En el estudio experimental, la eliminación de larvas en los Espineros grandes provocó la disminución de los glóbulos blancos, evidenciando una respuesta en los controles ante la presencia de las larvas, desigualdades, en consonancia con el estudio observacional, que no fueron observadas en *Pi. sulphuratus*.

Al analizar cada tipo de leucocito, en el Espinero grande, la miasis causó heterofilia (a los 5 días de edad la cantidad de heterófilos de los controles duplica a la de los tratados), linfopenia (que es más visible cuanto más grandes son los pichones), monocitopenia y basofilia (presenta interacción con la edad). Por su parte en el Benteveo, se observa un aumento de heterófilos pero a la acción del tratamiento (pichones controles de 5 días tienen un 38% menos), presenta una leve basopenia por efectos de la larva y el resto de las líneas celulares no presentan modificaciones importantes.

Tanto en el estudio experimental como observacional, los niveles de glóbulos blancos totales aumentaron, principalmente en las dos especies de *Phacellodomus*, lo cual genera un importante costo energético, teniendo que desviar recursos para inmunidad (Klasing, 2004). Uno de los leucocitos que se elevan, especialmente en *Ph. ruber*, son los heterófilos los cuales responden ante procesos inflamatorios (Campbell, 1997). En una revisión realizada por Genovese y col (2013) enumeran distintos trabajos en los que se encontró que la actividad de los heterófilos presenta una deficiente funcionalidad en los primeros días de vida de las crías de aves.

Es notoria la respuesta que presenta el Espinero grande ante las L1 pero contra las L3 su respuesta decae de manera importante, esto podría deberse al drenaje excesivo de recursos, los cuales son limitados. Pero esto no es observable en el Espinero chico, que por un lado presenta una magnitud de respuesta parecida ante L1 y L3. En el caso del Benteveo, no se aprecia una respuesta de importancia ante la presencia de larvas tanto en el estudio experimental como en el observacional. Cabe agregar que la linfopenia que se produjo en *Ph. ruber*, podría ser causada por una situación de estrés (Campbell, 1997)

Una posible explicación a las respuestas desiguales que demostró cada hospedador ante larvas de *Philornis* y, por otro lado, a las diferencias de impacto (donde el Espinero grande tuvo las mayores pérdidas), podría estar dada por diferencias en la interacción con el parásito históricamente, basado en las distribuciones que presentan. Donde *Ph. ruber* podría presentar una ingenuidad inmunológica ante *Philornis*, es decir, el contacto de un hospedador con un nuevo patógeno es causante de un gran impacto negativo, del mismo modo que Merino y col. (2001) encontraron ante la interacción dada entre individuos de *Hirundo daurica* y el parásito *Oeciacus hirundinis*. Mientras que *Pi. sulphuratus* podría expresar cierta tolerancia (Medzhitov y col., 2012) a la presencia de la larva, evidenciada por la baja respuesta inmune desencadenada y también baja mortalidad especialmente observado en el estudio experimental, de modo semejante al que se expresa en el sistema *Philornis sp.* – *Dendrocolaptes platyrostris* (Norris y col., 2010), en cuyo trabajo se describe que *Philornis* causante de miasis cavitaria no produjo un aumento de la mortalidad de pichones.

4) MODELO EPIDEMIOLÓGICO DE *Philornis torquans*.

Ultimamente, está aumentando el empleo de los modelos matemáticos en epidemiología con el fin de conocer las propiedades y distribuciones de los seres vivos (Brauer, 2012). En esta tesis se muestra la dinámica que presentan las larvas de *Philornis torquans* y de su principal hospedador en la zona central de la Provincia de Santa Fe, *Pi. sulphuratus*.

El modelo aquí presentado es el primero que se realiza para describir miasis. En este caso se muestra el paso inicial para la teorización matemática de la interacción *Philornis* – hospedadores, donde los valores calculados se han ajustado aceptablemente con los datos reales. Para evaluar mejor los resultados de este modelo compartimental, se deberían efectuar optimizaciones con datos de los restantes dos hospedadores preferenciales del área de estudio. También se proyecta la elaboración de modelos basados en agentes, donde ya no se modela el individuo promedio sino cada hospedador tiene características particulares, de esta forma se permitirá diseccionar los efectos de variables climáticas y cambios a nivel local, como así también testear hipótesis sobre desplazamiento de la mosca en el ámbito silvestre.

CONCLUSIONES

Este trabajo ha integrado distintos diseños metodológicos para intentar esclarecer las dinámicas que existen entre una mosca que presenta, en su estadio larval, una fase parasitaria y pichones de aves. Una de las primeras particularidades descriptas es el hallazgo de la especie *Philornis downsi* en un área nueva, extendiéndose hacia el sur su distribución.

El método empleado para indagar sobre la red de causalidad del parasitismo por *Philornis*, de análisis en los distintos estratos, permite una perspectiva integrativa de las variables que conforman dicha red. Esto permite descubrir los principales factores, teniendo en cuenta sus interacciones entre variables de distinto nivel, discriminando entre factores críticos y aquellos de menor importancia, además, nos habilita a observar que la fuerza y dirección de asociación fue consistente a través de los diferentes niveles e, incluso, a diferentes escalas de tiempo.

Semanas lluviosas se siguieron de semanas con un incremento en la abundancia parasitaria, del mismo modo en años lluviosos se han producido una alta cantidad de parásitos. Esto nos permite documentar que la abundancia de larvas está altamente asociada a las precipitaciones tanto en el corto como largo plazo. Otra asociación que apareció consistentemente con la infección por *Philornis*, en todos los niveles jerárquicos, fue la densidad de hospedadores preferenciales. Estos dos hallazgos están altamente emparentados con potenciales efectos del impacto del cambio global de *Philornis* sobre sus hospedadores. La fragmentación de bosques resulta en un aumento en la densidad de pichones en los parches remanentes (Manzoli y col., 2013) y en algunas áreas de Sud América el clima se está convirtiendo a más húmedo y cálido (Marengo y Jones, 2009; Antoniazzi y col., 2011), siendo éste un escenario que mejora las condiciones para *Philornis* (si bien las moscas no tendrían buenos índices de supervivencia a muy altas temperaturas, esto no fue evidenciado en nuestro estudio).

Una perspectiva más amplia resultó más informativa que una aproximación focalizada. La mayoría de los estudios de *Philornis* hicieron foco en una sola especie hospedadora. En este estudio se demostró que el patrón de infección de las diversas especies parasitadas durante las temporadas reproductivas difirió para cada uno de los hospedadores examinados. Como también difirieron las secuelas que produjo el parasitismo en los tres hospedadores.

Establecer un nexo entre los factores que están asociados al parasitismo y el impacto que éste ocasiona, mejora el entendimiento de la dinámica parásito – hospedador. A modo de ejemplo, al realizar el análisis de crecimiento de tarso, las conclusiones a las que se pueden arribar son que los efectos por incremento unitario de larvas son los mismos para las tres especies (Tabla 13), pero, como se mostró en la primer parte, *Ph. sibilatrix* presentó la menor carga parasitaria, resultando en una deducción diferente. También, se evalúan las diferencias y particularidades de la interacción que se establece entre *Philornis torquans* y sus tres hospedadores preferenciales de la región central del Espinal. Por último, este trabajo se constituye en la primer evidencia experimental (uno de los criterios necesarios para establecer evidencia de causalidad, (Bradford Hill, 1965)).

Al mismo tiempo, estudios a niveles inferiores de jerarquía biológica producen información complementaria que colabora en el entendimiento del sistema parásito-hospedador. Por ejemplo, una investigación de la respuesta inmune que producen las especies del género *Phacellodomus* estudiadas y de *Pi. sulphuratus* contra *Philornis* podría establecer relaciones de tolerancia y/o resistencia entre las especies hospedadoras, podría contribuir al conocimiento de por qué la existencia de un hospedador preferencial y por qué en los meses y años con altas densidades de *Pi. sulphuratus* se establecen meses y años, respectivamente, de mayor abundancia de *Philornis*.

El análisis estratificado a multiniveles provee una mejorada aproximación al entendimiento de los mecanismos ecológicos que están asociados con los parásitos y permite evaluar a los niveles más altos el efecto que interactúa en los procesos a niveles inferiores. Estudios biogeográficos y de largo tiempo son cruciales para poder caracterizar los diferentes contextos bajo los cuales las redes de efectos pueden ser diferentes.

El impacto de los parásitos sobre sus hospedadores depende de la intensidad de infección (Beldomenico y Begon, 2010) y de condiciones del hospedador (Cardon y col., 2011). Anteriormente se presentaron las variables que afectan la abundancia parasitaria, las cuales están presentes en la secuencia de causalidad de los efectos, donde se observó que, por un lado, el incremento de densidad de hospedadores, de precipitaciones y la fragmentación de los bosques, junto con diferencias en la historia de vida de las especies parasitadas, actúan sobre la interacción parásito – hospedador, promoviendo el incremento de parásitos.

Los trabajos relacionados a la ecoepidemiología requieren de tareas interdisciplinarias, en este sentido, sin el trabajo con expertos en taxonomía y biología molecular no se hubiera podido clasificar al parásito como *Philornis torquans* (identificando un solo patógeno en el área central de Santa Fe). En el mismo sentido, gracias a la mutua cooperación con los miembros del Centro de Investigación en Señales, Sistemas e Inteligencia Computacional (Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas de la Universidad Nacional del Litoral) se pueden desarrollar los modelos matemáticos de las dinámicas de interacción parásito – hospedador.

PROYECCIONES A FUTURO.

- Establecer qué elementos están asociados a las alturas de los bosques y la abundancia parasitaria y qué diferencias se establecen entre los montes autóctonos y los exóticos.
- Indagar si existen distintos patrones inmunológicos en los tres hospedadores preferenciales que delimiten el modelo de resistencia, tolerancia y no respuesta.
- Examinar posibles repercusiones de la miasis en aves adultas que hayan sido parasitadas durante el período de pichón.
- Analizar qué éxito tiene *Philornis* al parasitar los distintos hospedadores.
- Generar modelos epidemiológicos por agentes y realizar predicciones a distintos escenarios de temperatura, precipitaciones y uso de la tierra.

AGRADECIMIENTOS

En estas últimas líneas de la tesis agradeceré a todas las personas e instituciones que han colaborado en mi formación tanto personal como académica.

Agradezco en primer lugar a mi familia. Entre quienes se destacan, mis padres, que me enseñaron lo importante que son los valores para poder afrontar la vida y que, pese a los tropezones que aparecen, siempre hay que levantarse. Mis hermanas, quienes me acompañan, me entienden y soportan. A la Nona y al Nono, por malcriarme y, a su vez, darme los mejores consejos, a mis tíos y primos, por hacerme pasar gratos momentos. A dos personas que son parte de mi familia, Ana Inés, que siempre me apoya en todo, me aguanta y da aliento; su amor incondicional es un motor que me alimenta. A Lilian Cadoche, mi segunda madre, me “adoptó” desde que ingresé a la Facultad de Ciencias Veterinarias y siempre me apoyó en todo, me aconsejó y es una importante guía.

Agradezco doblemente al Dr. Pablo Beldomenico quien además de ser mi Director, es un amigo, que confió en mí, me dedicó tiempo y experiencia. A Leandro “Tato” Antoniazzi, quien fue el que encendió la llama de este proyecto, sin sus observaciones, dedicación y primeras preguntas de investigación, este trabajo nunca hubiese sido realidad. Tato escribió los primeros bocetos y Pablo le dio forma.

A mis amigos y compañeros del laboratorio, saber que alguien puede colaborar en lo que necesite y pasar buenos momentos juntos.

A la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad Nacional del Litoral, en la figura de su decano el Dr. José Luis Peralta, lugar de mi formación como Profesional y de la que pude hacer uso de todas las bondades que me ofreció; espacio donde se encuentra el Laboratorio de Ecología de Enfermedades. También ámbito del nacimiento de Capibara, grupo en el que comencé a dar los primeros pasos en el estudio de animal silvestre y, orgulloso, sigo formando parte de él.

A la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral, en especial a la Dirección de Posgrado de la Secretaría de Ciencia y Técnica, por permitirme realizar la carrera del Doctorado y colaborar siempre en las gestiones académicas.

Este proyecto pudo ser posible gracias a la participación de Leandro Antoniazzi, Juan Pablo Arrabal, Emilce Barengo, María José Saravia, Leonardo Silvestri, David Rorhmann,

Nicolás Acosta, Sebastián Alvarado y Ana Inés Correa, quienes trabajaron arduamente en las tareas de campo.

Agradezco también a los señores Meynet y Benvenuti por proveer de datos climáticos de los sitios Reserva y Mihura, respectivamente. A los Sres. Kling y Giménes por permitirnos conducir el trabajo de campo en su propiedad.

Este trabajo fue posible, además de los recursos humanos de gran valía con que hemos contado, con los subsidios recibidos de Wildlife Conservation Society (Wildlife Health Found), Morris Animal Foundation (subsidio N°: D08ZO-304) y CONICET (PIP 11220100100261).

BIBLIOGRAFÍA

- Aizen, M.A.; Garibaldi, L.A. y Dondo, M. (2009) *Expansión de la soja y diversidad de la agricultura argentina*. Ecol. Austral. 19:45 - 54
- Albright, T.P.; Pidgeon, A.M.; Rittenhouse, C.D.; Clayton, M.K.; Flather, C.H.; Culbert, P.D.; Wardlow, B.D. y Radeloff, V.C. (2010) *Effects of drought on avian community structure*. Glob. Chang. Biol. 16:2158 - 2170
- Amat, E.; Olano, J.; Forero, F. y Botero, C. (2007) *Notas sobre **Philornis vulgaris** (Couri, 1984) (Diptera: Muscidae) en nidos del Sinsonete Tropical **Mimus gilvus** (Viellot, 1808) en los Andes de Colombia*. Acta Zool. 23:205 - 207
- Anderson, R.M. y May, R.M. (1978) *Regulation and Stability of Host-Parasite Population Interactions: I. Regulatory Processes*. J. Anim. Ecol.. 47:219 - 247
- Antoniazzi, L.R.; Manzoli, D.E.; Rohrmann, D.; Saravia, M.J.; Silvestri, L. y Beldomenico, P.M. (2011) *Climate variability affects the impact of parasitic flies on Argentinean forest birds*. J. Zool. 283:126 - 134
- Arendt, W.J. (1985a) *Philornis ectoparasitism of pearly-eyed thrashers. I. Impact on growth and development of nestlings*. Auk. 102:270 - 280
- Arendt, W.J. (1985b) *Philornis ectoparasitism of Pearly-eyed Thrashers. II. Effects on adults and reproduction*. Auk. 102:281 - 292
- Beldomenico, P.M. y Begon, M. (2010) *Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles?* Trends Ecol. Evol. 25:21 - 27
- Beldomenico, P.M.; Telfer, S.; Gebert, S.; Lukomski, L.; Bennett, M. y Begon, M. (2008a) *Poor condition and infection: a vicious circle in natural populations*. Proc. R. Soc. London, Ser. B. 275:1753 - 1759
- Beldomenico, P.M.; Telfer, S.; Gebert, S.; Lukomski, L.; Bennett, M. y Begon, M. (2008b) *The dynamics of health in wild field vole populations: a haematological perspective*. J. Anim. Ecol. 77:984 - 997

- Beldomenico, P.M. y Uhart, M. (2008) *Ecoepidemiología de los Virus de Influenza Aviar*.
Revista FAVE- Cs. Vet. 7:23 - 40
- Bennett, G.F. y Whitworth, T.L. (1992) *Host, nest, and ecological relationships of species of Protocalliphora (Diptera: Calliphoridae)*. Can. J. Zoo. 70:51 - 61
- Berger, L.; Speare, R.; Daszak, P.; Green, D.E.; Cunningham, a.a.; Goggin, C.L.; Slocombe, R.; Ragan, M.; Hyatt, a.D.; McDonald, K.R.; Hines, H.B.; Lips, K.R.; Marantelli, G. y Parkes, H. (1998) *Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 95:9031 - 9036
- Bernardos, J. y Zaccagnini, M.E. (2011) *El uso de insecticidas en cultivos agrícolas y su riesgo potencial para las aves en la región pampeana*. Hornero. 26:55 - 64
- Blanchet, S.; Méjean, L.; Bourque, J.F.; Lek, S.; Thomas, F.; Marcogliese, D.J.; Dodson, J.J. y Loot, G. (2009) *Why do parasitized hosts look different? Resolving the "chicken-egg" dilemma*. Oecologia. 160:37 - 47
- Blehert, D.S.; Hicks, A.C.; Behr, M.; Meteyer, C.U.; Berlowski-Zier, B.M.; Buckles, E.L.; Coleman, J.T.H.; Darling, S.R.; Gargas, A.; Niver, R.; Okoniewski, J.C.; Rudd, R.J. y Stone, W.B. (2009) *Bat White-Nose Syndrome: An Emerging Fungal Pathogen?* Science. 323:227 - 227
- Both, C.; Bouwhuis, S.; Lessells, C. y Visser, M. (2006) *Climate change and population declines in a long- distance migratory bird*. Nature. 441:81 - 83
- Bradford Hill, A. (1965) *The environment and disease: Association or causation?* Proc. R. Soc. Med. 58:295 - 300
- Brauer, F and Castillo-Chavez, C (2012) *Mathematical models in populations biology and Epidemiology*. Springer, New York, pp. 522.
- Broughan, J.M. y Wall, R. (2007) *Fly abundance and climate as determinants of sheep blowfly strike incidence in southwest England*. Med. Vet. Entomol. 21:231 - 238

- Burnham, Kenneth P. and Anderson, David R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach* . Springer, New York, pp. 488.
- Burnham, K.P.; Anderson, D.R. y Huyvaert, K.P. (2011) *AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons*. Behav. Ecol. Sociobiol. 65:23 - 35
- Bush, A.O.; Lafferty, K.D.; Lotz, J.M. y Shostak, A.W. (1997) *Parasitology meets Ecology on its own terms: Margolis et al. revisited*. J. Parasitol. 83:575 - 583
- Cabrera, A. (1994) *Regiones biogeográficas Argentinas. Tomo II, Fascículo 1* . Editorial ACME SACI, Buenos Aires, pp. 85.
- Calero-Torralbo, M.A. y Valera, F. (2008) *Synchronization of host - parasite cycles by means of diapause: host influence and parasite response to involuntary host shifting*. Parasitol. 135:1343 - 1352
- Campbell T.W. (1997) *Hematology*. En: *Avian Medicine: Principles and applications*. (Eds.: Ritchie, B, Harrison, G, and Harrison, L). Wingers Publishing, Florida, p. 100-114.
- Cardon, M.; Loot, G.; Grenouillet, G. y Blanchet, S. (2011) *Host characteristics and environmental factors differentially drive the burden and pathogenicity of an ectoparasite: a multilevel causal analysis*. J. Anim. Ecol.. 80:657 - 667
- Chasar, A.; Loiseau, C.; Valkiunas, G.; Iezhova, T.; Smith, T.B. y Sehgal, R.N.M. (2009) *Prevalence and diversity patterns of avian blood parasites in degraded African rainforest habitats*. Mol. Ecol. 18:4121 – 4133
- Chebez, J. C. y Athor, L. (2007). *El Saladero. Visita al establecimiento El Saladero, Atalaya, partido de Magdalena, provincia de Buenos Aires, y aportes para su implementación y manejo como Reserva Natural Privada*. Buenos Aires.
- Chubb, M.C. y Jacobsen, K.H. (2010) *Mathematical modeling and the epidemiological research process*. Eur. J. Epidemiol. 25:13 – 19
- Clark, Phillip, Boardman, Wayne, and Raidal, Shane (2009) *Atlas of clinical avian hematology*. Wiley, Singapore, pp. 200.

- Couri, M.S.; Rabuffetti, F.L. y Reboveda, J.C. (2005) *New data on **Philornis seguyi** Garcia (1952) (Diptera, Muscidae)*. Braz. J. Biol. 65:631 - 637
- Couri M.S. (1999) *Myiasis caused by obligatoty parasite. Ia **Philornis** Meinert (Muscidae)*. En: *Myiasis in man and animals in the Neotropical Region: Bibliographic database*. (Eds.: Guimarães, Jose Henrique and Papavero, Nelson). Editora Pléiade, São Paulo, p. 51-70.
- Couri, M.S.; Antoniazzi, L.R.; Beldomenico, P.M. y Quiroga, M. (2009) *Argentine **Philornis** Meinert species (Diptera : Muscidae) with synonymic notes*. Zootaxa. 62:52 - 62
- Dawson, R.D.; Hillen, K.K. y Whitworth, T.L. (2005) *Effects of experimental variation in temperature on larval densities of parasitic **Protocalliphora** (Diptera: Calliphoridae) in nest of Tree Swallows (Passeriformes: Hirundinidae)*. Environ. Entomol. 34:563 - 568
- de Beer, S. J., Lockwood, G. M., Raijmakers, J. H. F. A., Raijmakers, J. M. H., Scott, W. A., Oschadleus, H. D., and Underhill, L. G. (2001) *SAFRING Bird ringing manual. ADU Guide 5* . Avian Demography Unit, University of Cape Town, Cape Town, pp. 102.
- de la Peña, M. (2005a) *Las aves de la Reserva de Esperanza (Santa Fe)* . Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina, pp. 74.
- de la Peña, M. (2005b) *Reproducción de las aves Argentinas* . LOLA, Buenos Aires, Argentina, pp. 500.
- de la Peña, M. (2011) *Atlas ornitogeográfico de la Provincia de Santa Fe* . Ediciones Biológica, Santa Fe, Argentina, pp. 500.
- de la Peña, Martín, Antoniazzi, L. R., and Gamboa, E. (2007) *Guía de aves de la Provincia de Santa Fe*. Consejo Federal de Inversiones, Subsecretaría de Turismo de la provincia de Santa Fe, Fundación Hábitat & Desarrollo. Ediciones Grupo Cuenca, Santa Fe, Argentina, pp. 450.
- de la Peña, M.; Beldomenico, P.M. y Antoniazzi, L.R. (2003) *Pichones de aves parasitados por larvas de **Philornis** sp. (Diptera: Muscidae) en un sector de la Provincia*

- biogeográfica del Espinal de Santa Fe, Argentina*. Revista FAVE- Cs. Vet. 2:141 – 146.
- Deem, S.L.; Karesh, W.B. y Weisman, W. (2001) *Putting Theory into Practice: Wildlife Health in Conservation*. *Wildlife Health in Conservation*. 15: 1224-1233. Deem, S.L.; Spelman, L.H.; Yates, R. y Montali, R.J. (2000) *Canine distemper in terrestrial carnivores: a review*. *J. Zoo Wil.Med.* 31:441 - 451
- Del Hoyo, J., Elliott, A., and Christie, D (2003) *Handbook of the birds of the world. Volume 8: Broadbills to Tapaculos*. Lynx Edicion, Barcelona, España, pp. 845.
- Del Hoyo, J., Elliott, A., and Christie, D (2004) *Handbook of the birds of the world. Volume 9: Cotingas to Pipits and Wagtails*. Lynx Edicions, Barcelona, España, pp. 863.
- Diez Roux, A.V. (2008) *Next steps in understanding the multilevel determinants of health*. *J. Epidemiol. Community Health*. 62:957 - 959
- Diez-Roux, A.V. (1998) *Bringing context back into epidemiology: variables and fallacies in multilevel analysis*. *Am J Public Health*. 88:216 - 222
- Dudaniec, R.Y. y Kleindorfer, S. (2006a) *Effects of the parasitic flies of the genus **Philornis** (Diptera: Muscidae) on birds*. *Emu*. 106:13 – 20
- Dudaniec, R.Y.; Kleindorfer, S. y Fessl, B. (2006b) *Effects of the introduced ectoparasite **Philornis downsi** on haemoglobin level and nestling survival in Darwin's Small Ground Finch (**Geospiza fuliginosa**)*. *Austral Ecol*. 31:88 - 94
- Dudaniec, R.Y.; Fessl, B. y Kleindorfer, S. (2007) *Interannual and interspecific variation in intensity of the parasitic fly, **Philornis downsi**, in Darwin s finches*. *Biol. Conserv.* 139:325 - 332
- Eisen, R.J. y Gage, K.L. (2012) *Transmission of flea-borne zoonotic agents*. *Annu. Rev. Entomol.* 57:61 - 82
- Ferreira, H.; Romano, M. y Uhart, M. (2009) *Recent and chronic exposure of wild ducks to lead in human-modified wetlands in Santa Fe Province, Argentina*. *J Wildl Dis.* 45:823 - 827

- Fessl, B.; Kleindorfer, S. y Tebbich, S. (2006a) *An experimental study on the effects of an introduced parasite in Darwin's finches*. Biol. Conserv. 127:55 - 61
- Fessl, B.; Sinclair, B.J. y Kleindorfer, S. (2006b) *The life-cycle of **Philornis downsi** (Diptera: Muscidae) parasitizing Darwin's finches and its impacts on nestling survival*. Parasitol. 133:739 - 747
- Galvani, A. y May, R.M. (2005) *Epidemiology: dimensions of superspreading*. Nature. 438:293 - 295
- Gelman, Andrew and Hill, Jennifer (2007) *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press, New York, pp. 648.
- Genovese, K.J., He, H., Swaggerty, C.L. & Kogut, M.H. (2013) *The avian heterophil*. Dev. Com. Immunol. 41: 334-40.
- Giuffré, L (2003) *Impacto ambiental en agroecosistemas*. Editorial Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, pp. 293.
- Giusti, L. (2009) *A review of waste management practices and their impact on human health*. Waste Manage. (New York, N. Y.). 29:2227 - 2239
- Goerke, H.; Weber, K.; Bornemann, H.; Ramdohr, S. y Platz, J. (2004) *Increasing levels and biomagnification of persistent organic pollutants (POPs) in Antarctic biota*. Mar. Pollut. Bull. 48:295 - 302
- Goulson, D.; Derwent, L.C.; Haney, M.E.; Dunn, D.W. y Abolins, S.R. (2005) *Predicting calyptrate fly populations from the weather, and probable consequences of climate change*. J. Appl. Ecol. 42:795 - 804
- Greenland, S. y Robins, J. (1994) *Ecologic studies-biases, misconceptions, and counterexamples*. A. J. Epidemiol. 139:747 - 760
- Grier, J. (1982) *Ban of DDT and subsequent recovery of reproduction in bald eagles*. Science. 218:1232 - 1235

- Guimarães, Jose Henrique and Papavero, Nelson (1999) *Myiasis in man and animals in the Neotropical Region: Bibliographic database* . Editora Pleiade, São Paulo, pp. 308.
- Harvell, C.; Mitchell, C.; Ward, J.; Altizer, S.; Dobson, A.; Ostfeld, R. y Samuel, M. (2002) *Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota*. Science. 296:2158 - 2162
- Heeb, P.; Kölliker, M. y Richner, H. (2000) *Bird-ectoparasite interactions, nest humidity, and ectoparasite community structure*. Ecology. 81:958 - 968
- Houghton, John Theodore Ding, Griggs, David J., Nogueira, Maria, van der Linden, Paul J., Dai, Xiaosu, Maskell, Kathy, and Johnson, C. A. (2001) *Climate change 2001: the scientific basis* . Cambridge University Press, Cambridge.
- Huber, S.K. (2008) *Effects of the introduced parasite **Philornis downsi** on nestling growth and mortality in the medium ground finch (**Geospiza fortis**)*. Biol. Conserv. 141: 601 - 609
- Hudson, P.J. (1998) *Prevention of Population Cycles by Parasite Removal*. Science. 282: 2256 - 2258
- Hudson, Peter J., Rizzoli, Annapaola, Grenfell, Bryan, Heesterbeek, H., and Dobson, Andrew P. (2002) *The ecology of wildlife diseases*. Oxford University Press, Oxford.
- Jetz, W.; Wilcove, D.S. y Dobson, A.P. (2007) *Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds*. PLoS biology. 5:e157
- Keeling, Matt J and Rohani, Pejman (2008) *Modeling infectious diseases in humans and animals*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 408.
- Klasing, K. (2004) *The costs of immunity*. Acta Zoologica Sinica. 50: 961-969.
- Kleindorfer, S. y Dudaniec, R.Y. (2009) *Love thy neighbour? Social nesting pattern, host mass and nest size affect ectoparasite intensity in Darwin's tree finches*. Behav. Ecol. Sociobiol. 63:731 - 739

- Koop, J.; Huber, S.K.; Lavery, S.M. y Clayton, D.H. (2011) *Experimental demonstration of the fitness consequences of an introduced parasite of Darwin's finches*. PLoS ONE. 6:e19706
- Laurance, W.F. y Williamson, G.B. (2001) *Positive Feedbacks among Forest Fragmentation, Drought, and Climate Change in the Amazon*. Conserv. Biol. 15:1529 - 1535
- Le Gros, A.; Stracey, C.M. y Robinson, S.K. (2011) *Associations between Northern Mockingbirds and the parasite **Philornis porteri** in relation to urbanization*. Wilson J. Ornithol. 123:788 - 796
- Loiselle, B.; Graham, C.; Goerck, J. y Ribeiro, M. (2010) *Assessing the impact of deforestation and climate change on the range size and environmental niche of bird species in the Atlantic forests, Brazil*. J. Biogeogr. 37:1288 - 1301
- Löwenberg-Neto, P. (2008) *The structure of the parasite--host interactions between Philornis (Diptera: Muscidae) and neotropical birds*. J. Trop. Ecol. 24:575 - 580
- Löwenberg-Neto, P.; De Carvalho, C.J.B. y Diniz-Filho, J.A.F. (2008) *Spatial congruence between biotic history and species richness of Muscidae (Diptera, Insecta) in the Andean and Neotropical regions*. J. Zool. Syst. Evol. Res. 46:374 - 380
- Lucas, Alfred M. and Jamroz, Casimir (1961) *Atlas of Avian Hematology*. United State Departament of Agriculture, Washington, pp. 276.
- Maar, A.; Arcese, P.; Hochachka, W.; Reid, J. y Keller, L. (2006) *Interactive effects of environmental stress and inbreeding on reproductive traits in a wild bird population*. J. Anim. Ecol.. 75:1406 - 15
- Manzoli, D.E.; Antoniazzi, L.R.; Saravia, M.J.; Silvestri, L.; Rorhmann, D. y Beldomenico, P.M. (2013) *Multi-level determinants of parasitic fly infection in forest passerines*. PLoS ONE. 8:e67104 -
- Marengo, J.A. y Jones, R. (2009) *Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system*. Int. J. Climatol. 29:2241 - 2255

- Mari, M.; Nadal, M.; Schuhmacher, M. y Domingo, J.L. (2009) *Exposure to heavy metals and PCDD/Fs by the population living in the vicinity of a hazardous waste landfill in Catalonia, Spain: health risk assessment*. Environ Int. 35:1034 - 1039
- May, R.M. y Anderson, R.M. (1-2-1978) *Regulation and Stability of Host-Parasite Population Interactions: II. Destabilizing Processes*. J. Anim. Ecol. 47:249 - 267
- McCallum, H. (2008) *Tasmanian devil facial tumour disease: lessons for conservation biology*. Trends Ecol. Evol. 23:631 – 637
- Medzhitov, R.; Schneider, D. y Soares, M.P. (2012) *Disease tolerance as a defense strategy*. Science. 335: 936-41.
- Mendoça, E. y Couri, M. (1999) *New associations between **Philornis** Meinert (Diptera, Muscidae) and **Thamnophilidae** (Aves, Passeriformes)*. Rev. Br. Zool. 16: 1223–1225
- Merino, S.; Martínez, J.; Møller, P.; Barbosa, A; de Lope, F. y Rodríguez-Caabeiro, F. (2001) *Physiological and haematological consequences of a novel parasite on the red-rumped swallow **Hirundo daurica***. Int. J. Parasitol. 31: 1187-93.
- Mills, J.; Gage, K. y Khan, A. (2010) *Potential influence of climate change on vector-borne and zoonotic diseases: a review and proposed research plan*. EHP. 118, 1507-14.
- Monje, L.D.; Quiroga, M.; Manzoli, D.; Couri, M.S.; Silvestri, L.; Venzal, J.M.; Cuervo, P. y Beldomenico, P.M. (2013) *Sequence analysis of the internal transcribed spacer 2 (ITS2) from **Philornis seguyi** (Garcia, 1952) and **Philornis torquans** (Nielsen, 1913) (Diptera: Muscidae)*. Syst. Parasitol. 86:43 - 51
- Muñoz-de-Toro, M.; Beldomenico, H.R.; García, S.R.; Stoker, C.; De Jesús, J.J.; Beldomenico, P.M.; Ramos, J.G. y Luque, E.H. (2006) *Organochlorine levels in adipose tissue of women from a littoral region of Argentina*. Environ. Res. 102:107 - 112
- Nobre, C.A.; Sellers, P.J. y Shukla, J. (1991) *Amazonian deforestation and regional climate change*. J. Clim. 4:957 - 988

- Norris, A.R.; Cockle, K.L. y Martin, K. (2010) *Evidence for tolerance of parasitism in a tropical cavity-nesting bird, planalto woodcreeper (**Dendrocolaptes platyrostris**), in northern Argentina*. J. Trop. Ecol. 26:619 - 626
- Noyes, P.D.; McElwee, M.K.; Miller, H.D.; Clark, B.W.; Van Tiem, L.A.; Walcott, K.C.; Erwin, K.N. y Levin, E.D. (2009) *The toxicology of climate change: Environmental contaminants in a warming world*. Environ. Int. 35:971 - 986
- O'Connor, J.A.; Sulloway, F.J.; Robertson, J. y Kleindorfer, S. (2009) ***Philornis downsi** parasitism is the primary cause of nestling mortality in the critically endangered Darwin's medium tree finch (**Camarhynchus pauper**)*. Biodivers. Conserv. 19:853 – 866
- Ostfeld, R.S. (2009) *Climate change and the distribution and intensity of infectious diseases*. Ecology. 90: 903-905. Ostfeld, R.S. y Keesing, F. (2000) *The function of biodiversity in the ecology of vector-borne zoonotic diseases*. Can. J. Zool. 78:2061 – 2078
- Pachauri, R. K. and Reisinger, A (2008) *Climate change 2007: synthesis report* . IPCC Secretariat, Geneva, pp. 52.
- Papadopoulos, E.; Chaligiannis, I. y Morgan, E.R. (2010) *Epidemiology of **Oestrus ovis** L. (Diptera: Oestridae) larvae in sheep and goats in Greece*. Small Ruminant Research. 89:51 - 56
- Parry, M. L., Canziani, O. F., Palutikof, J. P., van der Linden, P. J., and Hanson, C. E. (2007) *IPCC: Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* . Cambridge University Press, London, pp. 976.
- Paruelo, J.M.; Guerschman, J.P.; Piñeiro, G.; Jobbágy, E.G.; Verón, S.R.; Baldi, G. y Baeza, S. (2006) *Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis*. Agrociencia. X:47 - 61
- Pavel, V.; Chutný, B.; Petrusková, T. y Petrusek, A. (2007) *Blow fly **Trypocalliphora braueri** parasitism on Meadow Pipit and Bluethroat nestlings in Central Europe*. J. Ornithol. 149:193 - 197

- Pedersen, A.B.; Jones, K.E.; Nunn, C.L. y Altizer, S. (2007) *Infectious diseases and extinction risk in wild mammals*. *Conserv. Biol.* 21:1269 - 1279
- Pensiero, Jose Francisco, Gutierrez, Hugo Francisco, Luchetti, Ana Maria, Exner, Eliana, Kern, Veronica, Brnich, Esteban, Oakley, Luis, Prado, Darién, and Lewis, Juan Pablo (2005) *Flora vascular de la Provincia de Santa Fe* . Ediciones UNL, Santa Fe, pp. 404.
- Pfeffer, M. y Dobler, G. (2010) *Emergence of zoonotic arboviruses by animal trade and migration*. *Parasit Vectors*. 3:
- Pinho, S.T.; Ferreira, C.P.; Esteva, L.; Barreto, F.R.; Morato e Silva V.C. y Teixeira, M.G. (28-12-2010) *Modelling the dynamics of dengue real epidemics*. *Philos. Transact. A Math. Phys. Eng Sci.* 368:5679 - 5693
- Quiroga, M.A.; Reboreda, J.C. y Beltzer, A.H. (2012) *Host use by **Philornis sp.** in a passerine community in central Argentina*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 83:110 - 116
- Quiroga, M. y Reboreda, J.C. (2012) *Lethal and Sublethal Effects of Botfly (**Philornis seguyi**) Parasitism on House Wren Nestlings*. *Condor*. 114:197 - 202
- Rabuffetti, F.L. y Reboreda, J.C. (2007) *Early Infestation by Botflies (**Philornis seguyi**) decreases chick survival and nesting success in chalk-browed Mockingbirds (**Mimus saturninus**)*. *Auk*. 124:898 - 906
- Redford, K.; Amato, G.; Baillie, J.; Beldomenico, P.M.; Bennett, E.; Clum, N.; Cook, R.; Fonseca, G.; edges, S.; aunay, F.; Lieberman, S.; Mace, G.; Murayama, A.; Putnam, A.; Robinson, J.; Rosenbaum, H.; Sanderson, E.; Stuart, S.; Thomas, P. y Thorbjarnarson, J. (2011) *What Does It Mean to Successfully Conserve a (Vertebrate) Species?* *BioScience*. 61:39 - 48
- Richards, S.A. (2007) *Dealing with overdispersed count data in applied ecology*. *J. Appl. Ecol.* 45:218 - 227

- Romero, L.M. y Reed, J.M. (2005) *Collecting baseline corticosterone samples in the field: is under 3 min good enough?* Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol. 140:73 - 79
- Rosá, R. y Pugliese, A. (2002) *Aggregation, stability, and oscillations in different models for host-macroparasite interactions.* Theor. Popul. Biol. 61:319 - 334
- Roulin, A.; Christe, P.; Dijkstra, C.; Ducrest, A.L. y Jungi, T.W. (2007) *Origin-related, environmental, sex and age determinants of immunocompetence, susceptibility to ectoparasites and disease symptoms in the barn owl.* Biol. J. Linn. Soc. Lond. 90:703 - 718
- Schlacher, T.A. y Thompson, L. (2013) *Environmental control of community organisation on ocean-exposed sandy beaches.* Mar. Freshw. Res. 64:119 - 129
- Schmidt, K. y Ostfeld, R.S. (2001) *Biodiversity and the dilution effect in disease ecology.* Ecology. 82:609 - 619
- Schühli, G.S.; Nihei, S.S. y de Carvalho, C.J.B. (2011) *A survey of the family Muscidae (Diptera) (except for Coenosiinae) from Mbaracayú forest, Paraguay.* Revista de la Sociedad Entomológica Argentina. 70:129 - 136
- Segura, L.N.; Masson, D. y Gantchoff, M.G. (2012) *Microhabitat Nest Cover Effect on Nest Survival of the Red-Crested Cardinal.* Wilson J. Ornithol. 124:506 - 512
- Segura, L.N. y Reboreda, J.C. (2011) *Botfly parasitism effects on nestling growth and mortality of red-crested Cardinals.* Wilson J. Ornithol. 123:107 - 115
- Sehgal, R.N. (15-3-2010) *Deforestation and avian infectious diseases.* J Exp Biol. 213:955 - 960
- Silvestri, L.; Antoniazzi, L.R.; Couri, M.S.; Monje, L.D. y Beldomenico, P.M. (2011) *First record of the avian ectoparasite **Philornis downsi** Dodge & Aitken, 1968 (Diptera: Muscidae) in Argentina.* Sys. Parasitol. 80:137 - 140
- Smith, K.F.; Acevedo-Whitehouse, K. y Pedersen, A.B. (2009) *The role of infectious diseases in biological conservation.* Anim. Conserv. 12:1 - 12

- Spalding, M.G.; Mertins, J.W.; Walsh, P.B.; Morin, K.C.; Dunmore, D.E. y Forrester, D.J. (2002) *Burrowing fly larvae (**Philornis porteri**) associated with mortality of eastern bluebirds in Florida*. J Wildl Dis. 38:776 - 783
- Suzán, G.; Marcé, E.; Giermakowski, J.T.; Mills, J.N.; Ceballos, G.; Ostfeld, R.S.; Armién, B.; Pascale, J.M. y Yates, T.L. (2009) *Experimental evidence for reduced rodent diversity causing increased Hantavirus prevalence*. PLoS ONE. 4:e5461 - e5461
- Teixeira D.M. (1999) *Myiasis caused by obligatory parasites. Ib General observations on the biology of species of the genus **Philornis** Meinert, 1890 (Diptera, Muscidae)*. En: *Myiasis in man and animals in the Neotropical Region*. (Eds.: Guimarães, José Henrique and Papavero, Nelson). Pleiade/FAPESP, San Pablo, p. 71-96.
- Thuiller, W. (2-8-2007) *Biodiversity: Climate change and the ecologist*. Nature. 448:550 – 552
- Tjørve, K.M.C. y Tjørve, E. (2010) *Shapes and functions of bird-growth models: how to characterise chick postnatal growth*. Zoology (Jena, Germany). 113:326 - 333
- Tompkins, D.M.; Dunn, A.M.; Smith, M.J. y Telfer, S. (2011) *Wildlife diseases: from individuals to ecosystems*. J. Anim. Ecol. 80:19 - 38
- Uhart, M and Zaccagnini, M (1999) *Manual de procedimientos operativos estandarizados de campo para documentar incidentes de mortandad de fauna silvestre en agroecosistemas*. Comisión Interinstitucional Para La Conservación de la Vida Silvestre en Agroecosistemas, INTA, Buenos Aires.
- Van de Pol, M.; Ens, B.; Heg, D.; Brouwer, L.; Krol, J.; Maier, M.; Exo, K.; Oosterbeek, K.; Lok, T.; Eising, C. y Koffijberg, K. (2010) *Do changes in the frequency, magnitude and timing of extreme climatic events threaten the population viability of coastal birds?* J. Appl. Ecol. 47:720 - 730
- Wall, R. (2012) *Ovine cutaneous myiasis: effects on production and control*. Vet. Parasitol. 189:44 - 51
- Wiedenfeld, D.A. y Jiménez-Uzcátegui, G.A. (2008) *Critical problems for bird conservation in the Galápagos Islands*. Cotinga. 29:22 – 27

- Wiedenfeld, D.A.; Jiménez-Uzcátegui, G.A.; Fessl, B.; Kleindorfer, S. y Valarezo, J.C. (2007) *Distribution of the introduced parasitic fly **Philornis downsi** (Diptera, Muscidae) in the Galápagos Islands*. Pacific Conservation Biology. 13: 14–19.
- Wobeser, Gary A. (2007) *Disease in Wild Animals: Investigation and Management*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, Germany, pp. 393.
- Wobeser, Gary A. (2009) *Fundamentos de las enfermedades de los animales silvestres*. Editorial Acribia, Zaragoza, España, pp. 271.
- Wright, J.; Hinde, C.; Azey, I. y Both, C. (2002) *Begging signals more than just short-term need: cryptic effects of brood size in the pied flycatcher (**Ficedula hypoleuca**)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 52:74 - 83
- Young, B.E. (1993) *Effects of the parasitic botfly **Philornis carinatus** on nestling house wrens, **Troglodytes aedon**, in Costa Rica*. Oecologia. 93:256 - 262
- Zamora-Vilchis, I.; Williams, S.E. y Johnson, C.N. (2012) *Environmental temperature affects prevalence of blood parasites of birds on an elevation gradient: implications for disease in a warming climate*. PloS ONE. 7, e39208.