

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA
FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA
“ALBERTO CAZORLA TALLERÍ”



Evaluación estacional de hemoparasitismo en las aves
de la Reserva Nacional de Lachay

Romina Andrea Najarro Flores

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

Asesora: Katya Balta Abadie

Lima-Perú

2020

*Para mis padres y mi hermana
Por todo su cariño y apoyo
siempre*

Agradecimientos:

*Equipo de la RNL: Sr. David Orosco, Sr. Miguel Angel
Antonio, Sr. Luis Nizama, Sr. Richar Ramirez, Srta. Kerly Castillo*

*Colegas que me apoyaron en campo: Karen Oviedo, Aldo
Palomino, Giancarlo Guillen, Giancarlo Inga, Ana Priscila Peralta,
Jorge Luis Mendoza, David Minaya, Jefferson Lezama, Raul Bartolo,
Leonardo Ospina, Carolina Rivera, Stephany Mendieta, Mariela
Carrasco, Mariela Combe, Allison Morales, Jose Iturrizaga.*

*Asesora Katya Balta, José Pérez y jurado: Armando Valdes-
Velásquez, Ursula Valdez y David Montes.*

TABLA DE CONTENIDOS

Resumen.....	5
Abstract.....	6
I. Introducción.....	7
II. Antecedentes	9
1. Ecosistemas de Lomas de la Costa Pacífico Centro y Sur.....	9
1.1. Características.....	9
1.2. Origen de las lomas.....	11
1.3. Relación entre el ENOS y lomas	12
1.4. Distribución de Lomas en Perú y Chile.....	13
2. Reserva Nacional de Lachay.....	15
2.1. Comunidades vegetales de lomas en la RNL.....	15
3. Aves de lomas	16
3.1. Aves de la Reserva Nacional de Lachay	17
4. Parásitos de sangre en aves	20
4.1. Tipos de hemoparasitismo intracelular	20
4.2. Efectos del hemoparasitismo.....	22
5. Relación entre estacionalidad y prevalencia de enfermedades.....	25
6. Justificación	27
III. Objetivos e hipótesis	31
1. Objetivos.....	31
2. Hipótesis.....	31
VI. Métodos	32
1. Área de estudio.....	32
2. Diseño del estudio	34
2.1. Estacionalidad climática	34
2.1.1. Variación de parámetros ambientales a nivel local.....	35
2.2. Captura de aves y esfuerzo de muestreo	36
2.3. Análisis comunitario de la diversidad de aves	37
2.4. Análisis de la variación estacional y local del hemoparasitismo	38
2.4.1. Modelos	39
3. Colecta de datos.....	41
3.1. Captura de aves con redes de neblina	41
3.2. Identificación del ave y extracción de sangre	42
3.3. Anillamiento de aves.....	45
3.4. Tinción del tejido sanguíneo	45

3.5.	Conteo de hemoparásitos en eritrocitos	45
4.	Aspectos éticos y medidas de bioseguridad.....	46
VII.	Resultados	47
1.	Estacionalidad climática	47
1.1.	Variación local de parámetros ambientales	49
2.	Análisis comunitario de la biodiversidad de aves	52
2.1.	Estimación de la Riqueza de aves.....	59
3.	Prevalencia de infección por Haemosporida	62
4.	Probabilidad de Parasitismo en la comunidad.....	63
4.1.	Probabilidad de parasitismo a nivel de especie.....	67
5.	Intensidad de hemoparásitos.....	69
5.1.	Intensidad de hemoparásitos por especie	73
VIII.	Discusión	76
1.	Estacionalidad climática	76
2.	Prevalencia y probabilidad de parasitismo	77
2.1.	Relación de la diversidad de aves, la variación estacional de la prevalencia y la probabilidad de parasitismo	78
2.2.	Relación entre escasez de recursos y el estado de salud de aves infectadas	87
3.	Intensidad de parásitos de sangre.....	88
4.	Estacionalidad de la intensidad de parásitos.....	90
IX.	Conclusiones.....	92
X.	Recomendaciones.....	92
XI.	Referencias.....	93
Anexos	104

Resumen

Recientemente en Perú y países del neotrópico ha crecido el interés por investigar temas relacionados a ecología parasitaria. Las aves son excelentes modelos para estudiar el desarrollo y efecto de hemoparásitos en el *fitness* y la dinámica de transmisión, esto por ser reservorios naturales y tener la capacidad de desplazarse grandes distancias. La malaria y otros Haemosporida son responsables de numerosas muertes humanas y masivas extinciones de especies nativas. En este trabajo, se evaluó la variación estacional de la hemoparasitemia de las aves de la Reserva Nacional de Lachay (RNL). Para ello, primero se evaluó la estacionalidad de parámetros ambientales, luego se describió someramente la biodiversidad de aves de dos hábitat en las épocas seca y húmeda y se evaluó la posible estacionalidad de la prevalencia y la intensidad de hemoparásitos de la comunidad de aves. Se predijo que la probabilidad de parasitismo y la intensidad hemoparasitaria serían significativamente diferentes entre estaciones. La metodología consistió en utilizar información climática recogida por la estación meteorológica de la reserva y en colocar redes de neblina en dos hábitat de la RNL para la captura de aves. Luego se les extrajo sangre en capilares y se realizaron frotis que se tiñeron con colorante Giemsa. Los frotis se observaron en un microscopio para el conteo de células sanguíneas, registrando las parasitadas. Los resultados demostraron diferencias estacionales significativas en la intensidad de hemoparásitos de la comunidad, mas no concluyentes para la probabilidad de parasitismo. Así mismo, la prevalencia de infecciones por Haemosporida fue mayor en época seca. Factores como densidad poblacional, estrategia social y gremio según estrato arbóreo de las especies de la comunidad también fueron importantes en determinar la probabilidad de hemoparasitismo. En el caso de los modelos de intensidad hemoparasitaria, la estrategia social y gremio según estrato arbóreo fueron significativos, mas no la densidad poblacional. Finalmente, este estudio contribuye al conocimiento de la dinámica de parásitos de malaria y afines y de la presencia de estos en ecosistemas frágiles como lomas y en varias especies de aves silvestres. Además, esta tesis genera indicios de la salud de los ecosistemas de lomas costeras de condiciones antrópicas similares a las de la RNL. Los resultados del trabajo serán relevantes para mejorar el manejo en conservación de la RNL.

Palabras clave: Hemoparásitos, ecología parasitaria, lomas costeras, estacionalidad, Reserva Nacional de Lachay.

Abstract

Recently, in Peru and the Neotropics, there has been an increasing interest in researching topics related to parasite ecology. Birds are excellent models to study the development and effect of hemoparasites in *fitness* and the dynamic of transmission because they are natural reservoirs and because of their ability to fly long distances. Malaria and other Haemosporida parasites are responsible for numerous human deaths and massive extinctions of native species. In this study, I evaluated the seasonal variation of hemoparasitemia in Lachay National Reserve bird community. In order to accomplish this, the seasonality of environmental parameters was first evaluated; then, avian biodiversity from two habitats was briefly described in the dry and wet seasons; and the possible seasonality of prevalence and intensity of hemoparasites of the bird community was lastly evaluated. It was predicted that the probability of parasitism and hemoparasite intensity would be significantly different between seasons. The methodology consisted in using climatic information collected by the reserve meteorological station and in placing mist nets in two zones of the reserve to capture birds. Thus, blood was sampled, smears were made and stained with Giemsa stain. The smears were observed under a microscope to count erythrocytes, recording the number of erythrocyte parasites. The results showed significant seasonal differences in hemoparasite intensity, but this was not the case for the probability of parasitism. Likewise, the prevalence of infections caused by Haemosporida was higher in the dry season. Factors such as population density, social strategy and guild according to vegetal strata of the bird species of the community were also important in determining the probability of hemoparasitism. In the case of hemoparasite intensity models, the social strategy and guild according to tree stratum were significant but population density was not. Finally, this research contributes to the knowledge of malaria-like parasites dynamics and their presence in fragile ecosystems such as Lomas and in several species of wild birds. In addition, this thesis also gives hints of the health of Lomas of similar anthropic conditions. The results of the study will be relevant to improve the conservation management of RNL.

Keywords: Hemoparasites, parasite ecology, coastal lomas, seasonality, Lachay National Reserve.

I. Introducción

Al igual que las personas, las aves silvestres se enferman: se relacionan con patógenos que infringen un daño en el organismo, presentando infecciones. Algunos patógenos son parásitos que las aves pueden adquirir por la picadura de un vector, como es el caso de la malaria. La malaria es una enfermedad infecciosa emergente transmitida por vectores y causada por protistas del género *Plasmodium* (orden Haemosporida). Asimismo, protistas taxonómicamente cercanos del mismo orden y del género *Haemoproteus* causan infecciones muy similares. Ambos géneros de parásitos se alojan en los eritrocitos y se alimentan de sus proteínas, generando efectos adversos en el cuerpo de las aves.

La diversidad de parásitos aviarios Haemosporida presenta al menos 1300 linajes genéticos distribuidos en 40 países y presenta patrones similares a la diversidad de sus hospederos (Clark et al., 2014). Sumando los linajes de los estudios de Sudamérica, el número de linajes de *Plasmodium* es mayor que de *Haemoproteus* (Clark et al., 2014). Un estudio biogeográfico que usó datos de aves de diferentes partes de Sudamérica tropical y templada encontró 520 linajes únicos para esta región (Fecchio et al., 2019). Se discute que la diversidad de parásitos está en función a distancia geográfica que los separa, a las diferentes condiciones ambientales y a la diversidad de vectores, pero, principalmente, se relaciona a la diversidad de sus hospederos por varios motivos. Primero, se sugiere que los parásitos pueden cambiar de hospedero cuando hay una cercanía filogenética entre ellos (Fecchio et al., 2019; Poulin, 2011). Debido a ello, en lugares de alta concentración de biodiversidad o *hotspots*, existen más posibles hospederos aviarios para que los parásitos los infecten y puedan, con el tiempo, especializarse en estos, generando nuevos linajes (Clark et al., 2014). La capacidad de cambiar de hospedero es un factor importante para su distribución y diversificación. En el estudio biogeográfico, se encontró que la principal contribuyente de linajes de *Plasmodium* y *Parahaemoproteus*, (subgénero de *Haemoproteus*) en Sudamérica se encuentra en la Amazonia, región reconocida por sus *hotspots*, mientras que los Andes peruanos contribuyen con la misma importancia a la diversidad de linajes de *Parahaemoproteus* solamente (Fecchio et al., 2019). Segundo, autores sugieren que variaciones en la diversidad de vectores no afectarían realmente a la estructura de la comunidad de parásitos, inclusive los vectores podrían facilitar el cambio de hospedero sin necesidad de que hayan más vectores específicos hacia las aves (Gager, et al., 2008; Njabo et al., 2011).

Las infecciones emergentes de *Haemoproteus* y *Plasmodium* en hospederos aviarios amenazan la supervivencia de muchas especies, ya que los hemoparásitos han generado serias repercusiones a nivel poblacional y han alterado historias de vida. Estas infecciones tienden a fragmentar poblaciones en otras que tienen un flujo génico reducido entre ellas, inclusive algunas pueden aislarse y presentar frecuentes casos de endogamia (McKnight et al., 2017). Por ejemplo, durante la colonización europea en Hawaii, se transportaron vectores infectados con malaria, transmitiendo infecciones a la comunidad de aves, diezmando poblaciones de mieleros (Woodworth et al., 2005). Un efecto secundario de este diezmo, relacionado a un cuello de botella, es que la complejidad del canto del mielero *Chorodrepanis virens* en altitudes bajas es menor al de los mieleros de altitudes más altas (Pang-Ching et al., 2018). Esto se explica

porque la distribución de los vectores tiende a asociarse a bajas elevaciones y mayores temperaturas. Así, se observa cómo la malaria afectó una característica acústica de la especie.

Los vectores que transmiten estos parásitos de sangre o hemoparásitos son zancudos o moscas hipobóscidas que suelen desarrollarse mejor en condiciones de temperatura cálida y frecuentes precipitaciones (LaPointe et al., 2010), pues aprovechan los cuerpos de agua estancados para reproducirse. La variación estacional del agua disponible, así como otros recursos igual de importantes en un hábitat, pueden generar cambios en la diversidad de hospederos aviares potenciales y en la abundancia de vectores, lo cual puede reflejarse en una variación del número de casos de infección en la comunidad de aves. En Perú, uno de los grandes cambios en recursos se observa en los ecosistemas de lomas costeñas. Las lomas sufren una variación estacional en cuanto a temperatura, precipitación, recursos y avifauna, pues, entre otros factores, en invierno existe una mayor disponibilidad de agua por las garúas (Castañeda, 2018). Las lomas son oasis en la matriz desértica y sus ecosistemas son actualmente frágiles, pues se encuentran en constante amenaza por actividades antropogénicas como ingreso de especies invasoras, pastoreo, turismo irresponsable, tala y quema, erosión, entre otros. Se desconoce si el drástico cambio estacional hacia invierno es una oportunidad para que los vectores de parásitos Haemosporida se desarrollen más que en verano y transmitan parásitos con mayor frecuencia hacia la comunidad de aves. Si esto sucediese, el fenómeno se vería reflejado en indicadores epidemiológicos como la prevalencia de las infecciones, que se puede definir como el porcentaje de casos infectados en una población (en este caso en la comunidad de aves) y la intensidad hemoparasitaria, que es el número de parásitos que se encuentran en un número de eritrocitos o en un volumen de sangre. Asimismo, es interesante cuestionar qué condiciones favorecen a la probabilidad de que un ave se encuentre parasitada.

Debido a que estos hemoparásitos pueden ser un serio problema para la conservación de la biodiversidad (Marzal, 2016), es necesario que se conozca más sobre el estado de salud de la comunidad de aves de las Lomas para tomar mejores decisiones de gestión y manejo adaptativo en conservación.

II. Antecedentes

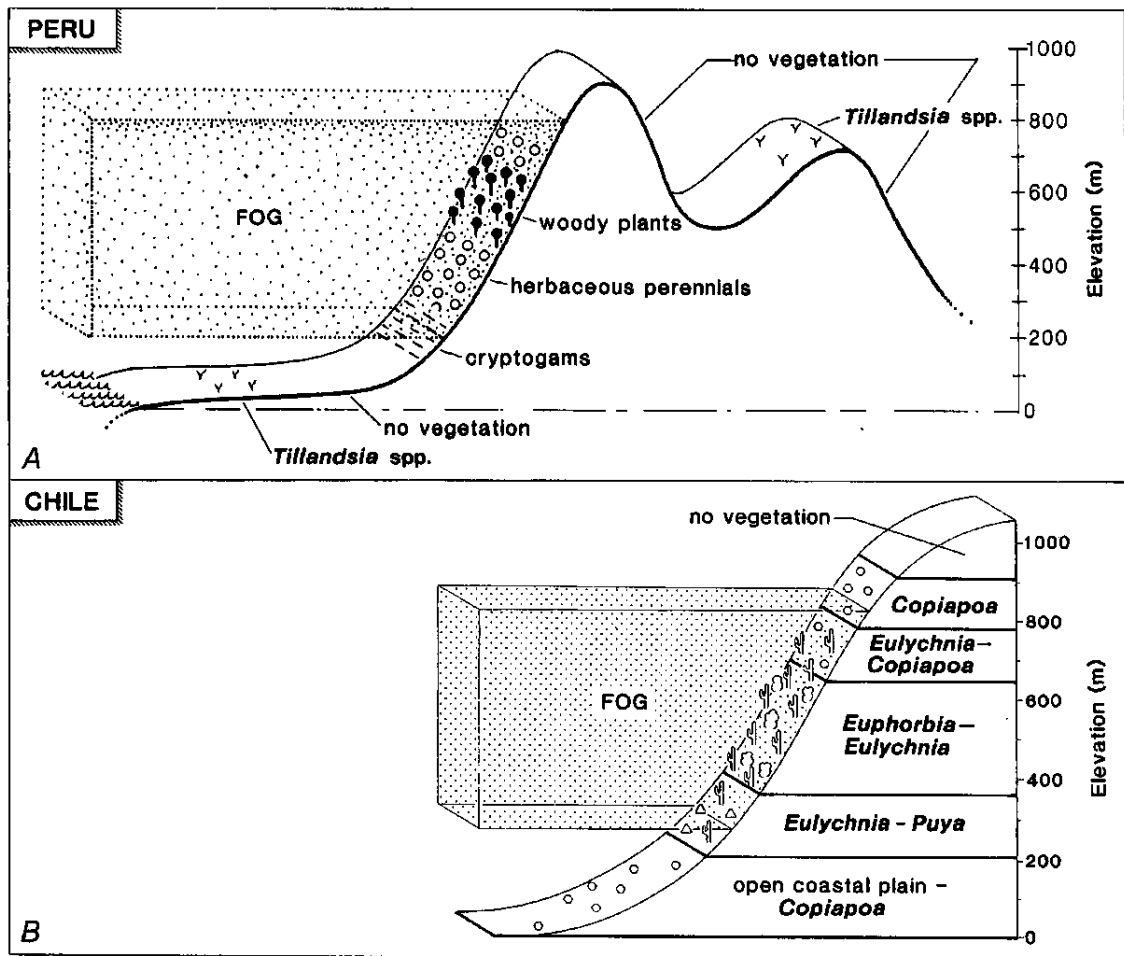
1. Ecosistemas de Lomas de la Costa Pacífico Centro y Sur

1.1. Características

Los ecosistemas de Lomas son considerados como oasis, islas en la matriz de los desiertos costeros de Perú y de Atacama y son refugios de vida que albergan una gran diversidad de especies endémicas de flora y fauna. Los ecosistemas de lomas se ubican en la costa desértica de Piura hasta el norte de Chile y se extienden transversalmente desde el desierto costero hasta 1000 msnm al pie de los andes. Se caracterizan por presentar una variación estacional fuerte en cuanto a humedad y temperatura. La precipitación puede llegar hasta 100mm por año y en laderas ubicadas entre 400 y 600 msnm, puede llegar hasta 400mm por año. Al pie de los árboles la precipitación puede llegar hasta 500mm por año (Brack y Mendiola, 2010). Según el Diagnóstico del Plan Maestro (2018), la época seca ocurre de Noviembre a Mayo, mientras que la húmeda ocurre de Junio a Octubre. La época húmeda se caracteriza por presentar humedades relativas mayores al 80% pudiendo llegar a 100%, lo que produce garúa que a su vez favorece el desarrollo de vegetación (Brack & Mendiola, 2010; MINAM et al., 2018). La precipitación mensual acumulada en época húmeda puede variar de 20-35mm y la temperatura varía desde 13°C a 16°C. Paralelamente, la época seca se caracteriza por presentar precipitaciones promedio mensuales que varían de 0-7mm, mientras que la temperatura varía de 18°C a 25°C e inclusive hay días que exceden este último valor (Brack & Mendiola, 2010; MINAM et al., 2018).

Durante el invierno, las laderas occidentales de la base de los Andes reciben la neblina marina y garúas generadas en invierno (hasta 1000 msnm), generando que las plantas germinen y crezcan (Beresford-Jones et al., 2015; Castañeda, 2018; Rundel et al., 1991). Esto se representa mejor en la Figura 1. Existe una sucesión en el desarrollo de plantas, creciendo primero las briofitas, luego germinan las plantas fanerógamas, seguidas por las herbáceas, arbustos y gramíneas. A medida que se acerca el verano, las plantas se secan y florecen *Stenomesson coccineum*. Las plantas sobreviven a la falta de agua y a las altas temperaturas en forma de bulbos, raíces y semillas (en el caso de las anuales); mientras otras son caducifolias, estando adaptadas para el cambio estacional. Se pueden encontrar algas, briofitas, líquenes, helechos, angiospermas herbáceas, arbustivas y arbóreas. Algunas familias endémicas de plantas son Nolanaceae (incluida en Solanaceae) y Malesherbiaceae, además de otras más comunes de las familias Apiaceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Poaceae y Fabaceae (Castañeda, 2018). En Perú, el mayor nivel de endemismo en flora se registró con 40% en lomas de la costa sur (Dillon et al., 2003).

Figura1. Vegetación de lomas en la costa del sur de Perú (A) y en el norte de Chile (B). Extraído de Dillon et al., 2003.



Los cambios en la disponibilidad de agua y de recursos vegetales también generan un efecto en la composición de la comunidad la fauna, pues muchas se protegen debajo de piedras o zanjas, o emigran en la época seca (Brack, 2010).

Las lomas han sido clasificadas bajo diversos nombres por diferentes autores siendo aún un objeto de discusión, especialmente en cuanto a la vegetación (Castañeda, 2018). En este trabajo se toma como referencia la clasificación propuesta por Brack y Mendiola (2010), la cual distingue los siguientes tipos de lomas:

- Lomas con árboles: Las principales especies de árboles son la tara (*Caesalpinia spinosa*), el palillo (*Capparis prisca*) y el huarango o espino (*Acacia macracantha*) y en sus ramas tienen musgos y líquenes donde crecen epífitas como helechos y Piperáceas. También, Cucurbitáceas pueden trepar y expandirse grandes áreas y cubrir árboles por completo. Algunas lomas presentan una vegetación arbórea más densa y se encuentran están en el sur de Perú (Atiquipa y Cháparra), y

como consecuencia, su fauna es más abundante. Otras lomas, en cambio presentan árboles más dispersos.

- Lomas de arbustos y hierbas: dependiendo de la humedad, si esta se encuentra presente durante todo el año, las lomas tienen arbustos verdes constantemente. Sin embargo, si no es así, los arbustos solo se vuelven verdes en invierno y se secan en verano. Una especie común es el mito (*Carica candicans*).
- Lomas de suculentas: presentan suculentas que almacenan agua en sus tallos como adaptación a sequías. Algunos géneros dominantes de estas lomas son *Oxalis*, *Calandrinia*, *Isalaya*, *Haageocereus* y *Cereus*.
- Lomas de xerófitas y semixerófitas: lomas con plantas adaptadas a la sequía como bromelias que crecen sobre rocas, musgos que cubren áreas de desierto y rocas y helechos que ocurren en zonas pedregosas. En suelos de arena o arcilla son frecuentes el alga *Nostoc commune*, las *Tillandsia spp.* y líquenes *Cladonia rangiformis*.

1.2. Origen de las lomas

El clima del desierto costero, en el cual se encuentran las lomas, data probablemente del Mioceno medio, relacionado con el establecimiento de la corriente de Humboldt, el incremento del afloramiento de la capa de hielo antártico hace 13-15 millones de años y el levantamiento de los Andes (Rundel et al., 1991). Teniendo estas condiciones ya establecidas, se originaron las lomas. Su origen data de la transición del Pleistoceno tardío al Holoceno, durante los últimos ciclos de glaciaciones y deglaciaciones, los cuales fueron aproximadamente 20 y duraron de 13 000 a 200 000 años cada uno (Dillon et al., 2003). Esto aconteció antes de la llegada del hombre y el posible primer evento Niño, el cual Dillon y colaboradores estimaron que eventos similares a este datan de, al menos, hace 124 000 años.

Durante las glaciaciones, la formación de hielo en las montañas y en los polos produjo que fluctúe el nivel del mar aproximadamente entre 120 y 230m. Esto generó que se exponga la costa (principalmente norte-centro del Perú) y se dé oportunidad de dispersión a especies que vinieron a formar inicialmente la comunidad de las lomas (Beresford-Jones et al., 2015; Dillon et al., 2003). Durante las deglaciaciones, aumentaba el nivel del mar y el área de ocupación de lomas se reducía. Con el tiempo, las lomas fueron disminuyendo su área de ocupación hasta una décima parte de la original por que la neblina se posicionó a mayor elevación. Esto sucedió por los cambios graduales relacionados a la corriente de Humboldt (Beresford-Jones et al., 2015). Se sugiere que los ciclos promovieron tanto aislamiento como conexión de diversas zonas en la costa y con ello, aparición de especies y variación del flujo génico (Dillon et al., 2003), hasta llegar a condiciones similares a las de hoy en día.

1.3. Relación entre el ENOS y lomas

Las lomas comprenden una serie de hábitats cuya dinámica depende de la variación estacional costera y de su posicionamiento al lado oeste de los Andes (Beresford-Jones et al., 2015). Esta cadena de montañas que crece a lo largo de Sudamérica limita el acceso de humedad proveniente del océano Atlántico, privando parcialmente a la costa peruana de esta fuente de humedad.

Asimismo, frente a la costa sudamericana del pacífico, un anticiclón se encarga de enviar vientos alisios fríos y cargados de humedad desde el sur hacia el ecuador. Estos vientos, junto con los que provienen del hemisferio norte hacia el ecuador, convergen hacia el oeste, desplazando las aguas superficiales cálidas de la costa Pacífico-sudamericana hacia Oceanía y Asia y produciendo allí lluvias e inundaciones (Stewart, 2009). Paralelamente, en la costa del pacífico, esto genera un fenómeno de surgencia o afloramiento de aguas profundas, frías y ricas en nutrientes hacia la superficie, lo que promueve un ambiente húmedo y frío en la costa. Durante el invierno (junio a septiembre), el anticiclón se acerca a la costa y enfría el agua que se evapora del mar antes de ascender totalmente. El agua permanece en forma de neblina, nubes estrato y garúa ocasional, creando un fenómeno de inversión térmica (Laity, 2008). Este fenómeno abarca de 300 a 1000 msnm de elevación en la base de los andes (Beresford-Jones et al., 2015) y proporciona un ambiente húmedo y de bajas temperaturas para la germinación masiva de plantas, las cuales estructuran hábitats para atraer fauna debido a la disponibilidad de nuevos recursos. Al llegar la primavera, la combinación de altos niveles de humedad e incremento de radiación solar promueve eventos masivos de polinización y dispersión de semillas (Beresford-Jones et al., 2015). Durante el verano, el anticiclón se aleja de la costa hacia el suroeste, lo que disminuye la intensidad de los alisios y del fenómeno de surgencia. Esto genera que la costa sea más cálida generando una mayor evaporación de agua y una menor humedad presente en las lomas, además de que el ingreso de la radiación solar es mayor (Laity, 2008). A lo largo de esta época seca, las plantas anuales se mantienen vivas a través de semillas producto de la primavera, mientras las perenes se mantienen vivas ya que presentan partes vegetativas ricas en almidón, generalmente ubicadas en el subsuelo, como raíces, tubérculos y bulbos (Beresford-Jones et al., 2015). Durante el resto de los meses se dan transiciones estacionales de una época a otra.

Por otro lado, el fenómeno del Niño se genera por un aumento en la temperatura superficial de la zona ecuatorial con dirección a la costa del pacífico, disminuyendo el afloramiento de aguas frías, lo que aumenta de forma general la temperatura ambiental de la costa de Perú (Colling et al., 2001). Este aumento de temperatura también es acompañado por la disminución de los vientos alisios. Es importante mencionar que condiciones similares al Niño pueden haber existido desde al menos hace 124 000 años (Dillon et al., 2003). El Niño produce lluvias intensas e inundaciones en la costa peruana, especialmente en la del norte, mientras que en Oceanía se generan sequías. La humedad generada en las lomas hace que el banco de semillas germine de forma masiva, que los periodos de floración sean realmente largos y que se expanda la distribución de la mayoría de la flora (Dillon et al., 2003; Gutiérrez & Meserve, 2003). Además, las condiciones específicas de alta humedad generan que se expanda la distribución de especies de algunas

plantas raras. De esta forma, el Niño ayuda a atraer y mantener especies de animales silvestres y, en general, contribuye con la diversidad de especies funcionales en las lomas.

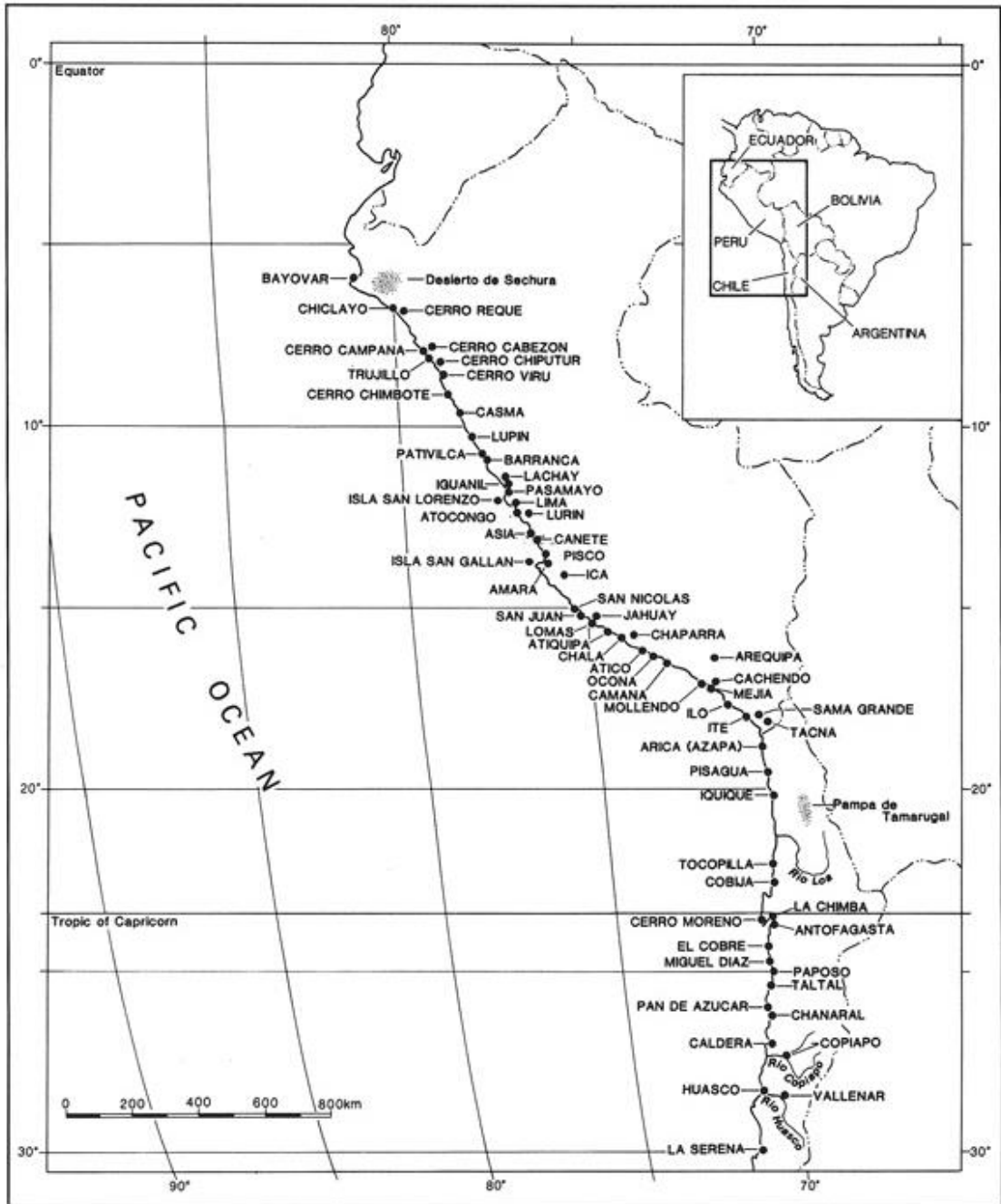
La variación climática y periódica genera que la abundancia de recursos cambie de forma drástica a lo largo del año (Beresford-Jones et al., 2015; Dillon et al., 2003). Por ejemplo, en el estudio de plantas de Lomas de Lachay, Cano y colaboradores evaluaron el efecto del evento Niño de 1997 en la diversidad de plantas y observaron que la riqueza de especies no fue afectada de forma importante, pero la abundancia relativa de algunas especies herbáceas como *Nicotiana paniculata*, *Nolana humifusa* y *Lycopersicon peruvianum* incrementó. Por otro lado, en el 2000, Luna mostró que la Lechuza de los arenales, *Athene cunicularia*, presentó una dieta diferente en los periodos post-Niño de 1984-1985 y pre-Niño de 1995 y 1996. En el post-Niño, su dieta consistió mayormente de roedores, seguido de otros mamíferos y reptiles; mientras que, en el pre-Niño, estuvo representada principalmente por invertebrados, seguidos por reptiles, aves y mamíferos. Se sabe que el evento Niño de ese año tuvo como consecuencias explosiones demográfica de roedores, lo cual explicaba su alta frecuencia en la dieta de la lechuza. La estacionalidad de los sus recursos en las lomas facilita la migración de especies (Brack et al., 2010) y flujo génico durante periodos húmedos y podría incrementar la divergencia genética debido al aislamiento de plantas durante largos periodos secos (Manrique, 2011).

1.4. Distribución de Lomas en Perú y Chile

Las lomas se encuentran en los desiertos costeros de Perú y de Atacama en Chile, que se extienden aproximadamente 3500 km del lado oeste de los Andes. La aridez de los desiertos es causada por el aislamiento de la humedad proveniente del Atlántico, que es retenida por los andes; mientras que la homogeneidad relativa de temperatura a lo largo de la costa es asociada con la corriente de Humboldt (Dillon et al., 2003). Las principales fuentes de agua en la costa son los ríos que emanan de la cordillera hacia el mar del Pacífico y la formación de neblina hasta 1000msnm de Septiembre a Diciembre (Beresford-Jones et al., 2015; Dillon et al., 2003). En esta matriz desértica destacan las lomas, oasis aislados y fragmentados, distribuidos desde aproximadamente 5°S a 30°S (Fig2). En 2003, Dillon y colaboradores analizaron la flora de las lomas de Perú y Chile y sugirieron que la vegetación se habría desarrollado independientemente en tres segmentos de los desiertos: un grupo de vegetación de lomas al norte del Perú desde la latitud 7°55'S a 12°S, otro grupo del sur de Perú de 12°S a 18°S y un último grupo al norte de Chile de 20°S a 28°S. Los autores indican que entre las latitudes 18°S y 20°S hay una especie de vacío de flora, atribuyéndolo a una posible barrera que haya evitado la dispersión costera en el pasado durante un periodo de tiempo importante. Posteriormente, en 2014 Manrique y colaboradores examinaron el patrón latitudinal de la composición florística y su filogenia en 13 lomas distribuidas del norte de Perú al norte de Chile, encontrando que estas se pueden agrupar en 3 grupos principales: lomas del norte de Perú, lomas del sur de Perú y lomas del sur de Chile. En cuanto a la vegetación, Castañeda (2018) sugirió que la riqueza

de especies es mayor en las lomas peruanas que chilenas por que la neblina se encuentra presente en la costa peruana con mayor regularidad.

Figura2. Formaciones de lomas en los desierto de Atacama y de Perú. Extraído de Rundel et al., 1991.



2. Reserva Nacional de Lachay

La Reserva Nacional de Lachay (RNL) es parte del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SINANPE) desde 1977, comprende un total de 5070 hectáreas y se caracteriza por ser la única área protegida con categoría de Reserva Nacional que abarca ecosistemas de Lomas (Chang, 1979). La RNL se encuentra en el desierto costero central peruano, a 105km de la ciudad de Lima, en las provincia de Huaral y Huaura. El área comprende desde los 50 a 750 msnm y en promedio puede presentar temperaturas entre los 24°C y 14°C (MINAM et al., 2018).

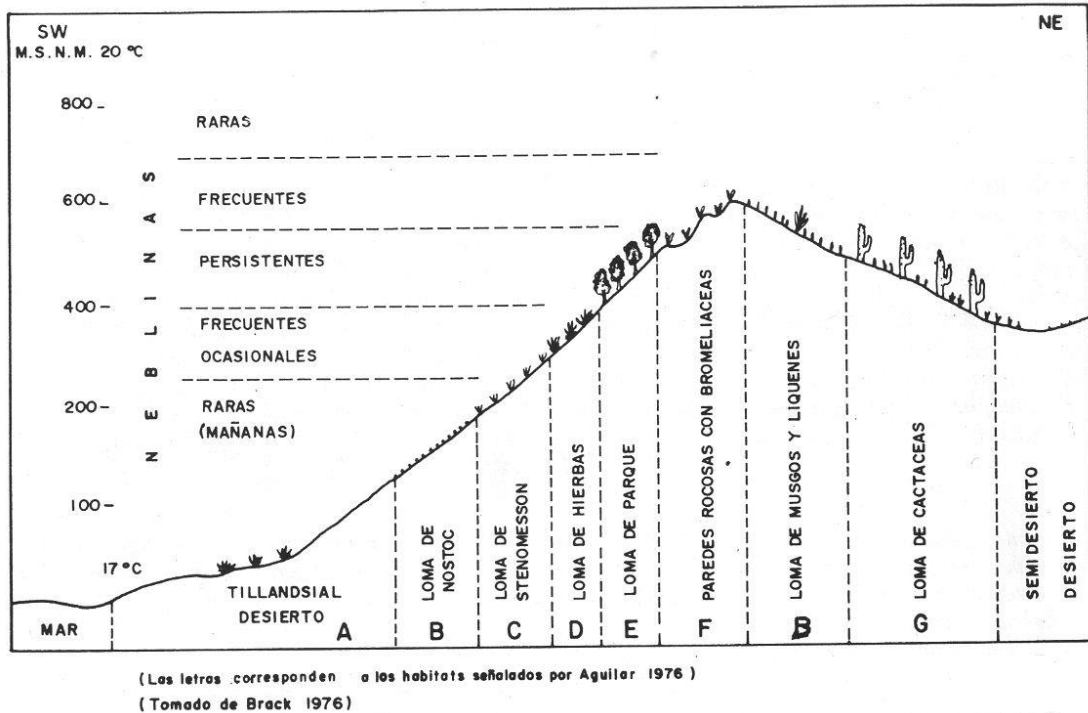
Según el diagnóstico del Plan Maestro (2018), las lomas de Lachay obtuvieron la categoría de Reserva Nacional con la finalidad de conservar la diversidad biológica y de que las comunidades campesinas locales hicieran uso sostenible de los recursos de flora, fauna silvestre, acuática o terrestre. Inclusive se permite el aprovechamiento comercial de los recursos naturales bajo planes de manejo, aprobados y supervisados por la autoridad nacional.

2.1. Comunidades vegetales de lomas en la RNL

En la RNL, la diversidad de coberturas vegetales se debe principalmente al acceso diferencial de la neblina marina (Fig3). Las comunidades vegetales se pueden clasificar según Chang Jo (1979) de la siguiente forma: el desierto que no presenta cobertura vegetal y se encuentra en las elevaciones más bajas de la Reserva, las lomas de Tillandsias que también se presentan en las partes bajas, son secos, arenosos, tienen neblinas ocasionales y se desarrollan las Tillandsias; las lomas de Nostoc que son secos, arenosos y la neblina permite que ocurra el alga *Nostoc commune*; lomas de Stenomesson que tienen cebollines que florecen en verano (*Stenomesson coccineum*) mientras que en invierno la papa de lomas (*Solanum phyllanthum*), la Nolana (*Nolana humifusa*) y Drymaria florecen. En estas lomas habitan el chorlo de campo, el huerequeque, el pampero peruano, entre otras aves. También se encuentran lomas de herbáceas, que presentan plantas de géneros *Piqueria*, *Croton*, *Nicotiana*, *Nasa*, *Urocarpidium*, *Salvia*, *Lycopersicon*, entre otros, que se desarrollan más en los ejes de las quebradas; lomas tipo parque que generalmente ocurren de 300-600msnm y se caracterizan por la tara (*Caesalpinia espinosa*), el palillo (*Capparis prisca*), el mito (*Carica candicans*) y el huarango (*Acacia macracantha*), especies tienen gran capacidad de captación de neblina; lomas de paredes rocosas que están en laderas de pendientes pronunciadas con alta exposición a la neblina y presentan Begonias, helechos y una especie de orquídea, así como arbustos en grietas. Las hendiduras rocosas de estas paredes son refugios de aves como el pampero de pico grueso (endémico) y el cucarachero que descansan o anidan allí. En ambientes más secos, se encuentran las lomas de musgos y líquenes sobre superficies rocosas que crean microhábitats para invertebrados; y lomas de cactáceas, que se caracterizan por ser secas, la neblina es poco incidente y ocurren cactus como *Haageocereus lachayensis* y otras especies como *Armatocereus matucanensis* y *Cleistocactus* sp. En este tipo de lomas se encuentra el canastero de los cactus, endémico (*Asthenes cactorum*). Regularmente, las

lomas de cactáceas se encuentran detrás de las de tipo parque o de las lomas herbáceas (Perez, 2005), las cuales actúan como paredes que obstaculizan el paso de la neblina que asciende desde el mar (Fig3).

Figura3. Corte esquemático de las lomas de la costa central del Perú. Extraído de (MINAM et al., 2018)



3. Aves de lomas

Con respecto a la riqueza, Brack reportó 42 especies de aves para las lomas costeras en 1974, mientras que en 1985 Aguilar reportó 85 especies pero considerando a 14 subespecies y aves acuáticas y migratorias. Sin embargo, luego Brack y Mendiola luego indicaron que las aves estaban representadas por 71 especies, siendo la minoría aves residentes y la mayoría, aves migrantes a las lomas durante el invierno. Las especies más frecuentes y representativas son: la perdiz (*Nothoprocta pentlandii*), residente e incapaz de trasladarse a grandes distancias; el chorlito de campo (*Oreopholus ruficollis*) que visita las lomas en invierno y anida en las partes arenosas cubiertas con hierba, la lechuza de los arenales *Athene cunicularia* que construye galerías y anida en los arenales, el canastero de cactus (*Asthenes cactorum*) que construye su nido entre las espinas; tórtolas, palomas, periquitos cordilleranos, cinco especies de picaflores, turtupilines, gorriones, cernicalos, aguilucho grande (*Geranoaetus melanoleucus*) y aguilucho común (*Geranoaetus polyosoma*), gallinazo negro (*Coragyps atratus*), gallinazo de cabeza roja (*Cathartes aura*) y cóndor (Brack y Mendiola, 2010).

Con respecto a las movimientos locales de las aves, en 2016, Stutchbury y colaboradores definieron las migraciones intratropicales como migraciones estacionales de especies tropicales que ocurren dentro de

los límites tropicales. Otra definición que afina más este concepto es la de una migración anual de larga distancia ($\geq 100\text{km}$) de individuos que se ubican entre el trópico de Cáncer y el de Capricornio (Heckscher et al., 2015). Stutchbury y colaboradores sugirieron causas de la migración intratropical, proponiendo que esta evolucionó para permitir a las aves poder rastrear los cambios estacionales de los recursos alimenticios. También, mencionan que pudo haber evolucionado en respuesta a diferencias geográficas predecibles en cuanto a la calidad de hábitat y disponibilidad de recursos. Ellos tomaron como ejemplo al ictérico *Dolichonyx oryzivorous*, cuya migración intratropical dependería de los cambios estacionales en la productividad de los pastizales a grandes escalas espaciales. Adicionalmente, sugirieron que tanto los recursos disponibles y la etapa de muda serían factores que influenciarían en este tipo de migración. Es probable que este fenómeno también se ajuste para el caso de las aves que migran dentro y fuera de las lomas.

3.1. Aves de la Reserva Nacional de Lachay

Según el Plan Maestro de la Reserva de 1979, las riquezas de aves que fue registrada en ese entonces fue de 60 considerando especies residentes, visitantes y ocasionales, la mayoría visitando el área en época húmeda para nidificar o buscar alimento. Sin embargo, en el diagnóstico realizado del 2013-2018, el número de especies registradas aumentó a 97, considerando también aves residentes, visitantes y ocasionales. También, Castañeda (2018) realizó censos de aves y registró hasta 40 especies mientras que Pantigoso y colaboradores (2015) encontraron 17 solo en las áreas correspondientes a vegetación de cactus. Según el plan maestro (1979) y estos estudios, se encuentran registradas las siguientes familias: Anatidae, Apodidae, Trochilidae, Caprimulgidae, Burhinidae, Charadriidae, Scolopacidae, Thinocoridae, Columbidae, Cuculidae, Accipitridae, Cathartidae, Falconidae, Fringilidae, Passeridae, Psittacidae, Coerebidae, Emberizidae, Furnariidae, Hirundinidae, Mimidae, Motacillidae, Thraupidae, Trogloditidae, Turdidae, Icteridae, Parulidae, Tyrannidae, Strigidae y Tinamidae. Dentro de las especies más representativas están *Pyrocephalus rubinus*, *Zenaida auriculata*, *Pygochelidon cyanoleuca*, *Troglodytes aedon*, *Carduelis magellanica*, *Sicalis luteola*, *Zonotrichia capensis* y *Nothoprocta pentlandii* (SERNANP, 2017). A continuación, se incorpora una tabla de especies registradas según el diagnóstico del plan 2013-2018.

Tabla 1. Especies de aves registradas en el Diagnóstico del Plan Maestro 2013-2018 (2018)

Familia	Especie	Nombre común
Accipitridae	<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	Aguilucho grande
Accipitridae	<i>Geranoaetus polyosoma</i>	Aguilucho
Accipitridae	<i>Chondrohierax uncinatus</i>	Gavilán pico ganchudo
Accipitridae	<i>Parabuteo unicinctus</i>	Gavilán acanelado
Accipitridae	<i>Circus cinereus</i>	Gavilán de campo
Anatidae	<i>Sarkidiornis melanotos</i>	Pato arrocero
Apodidae	<i>Streptoprocne zonaris</i>	Vencejo collar blanco
Apodidae	<i>Chaetura pelagica</i>	Vencejo de chimenea

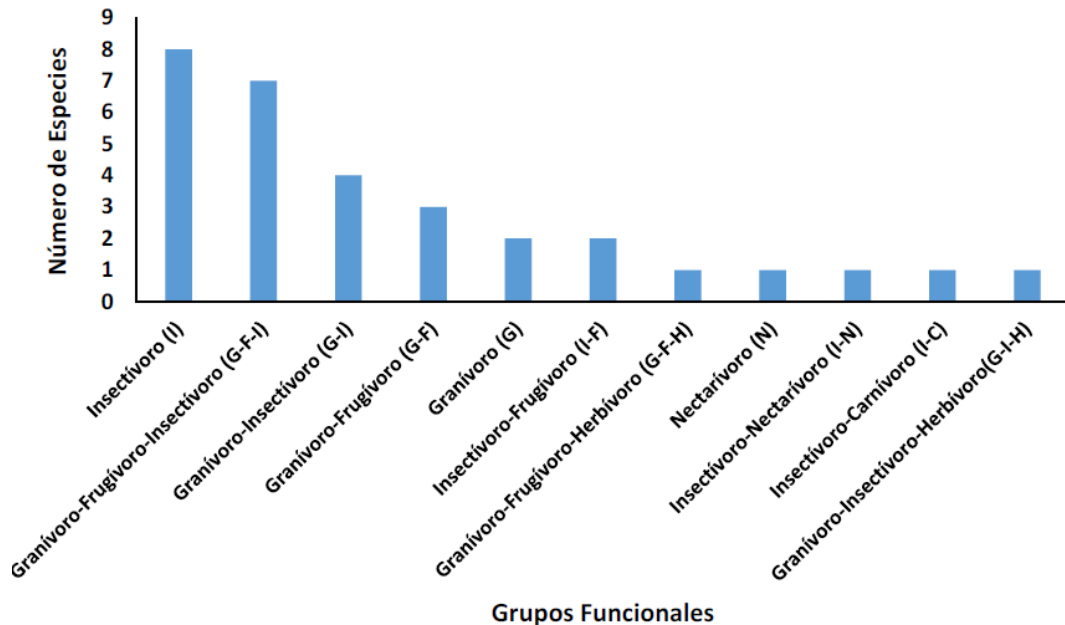
Familia	Especie	Nombre común
Apodidae	<i>Aeronautes andecolus</i>	Vencejo andino
Ardeidae	<i>Cosmerodius albus</i>	Garza grande
Ardeidae	<i>Egretta caerulea</i>	Garza azul
Ardeidae	<i>Bubulcus ibis</i>	Garza bueyera
Burhinidae	<i>Burhinus superciliaris</i>	Huerequeque
Caprimulgidae	<i>Caprimulgus longirostris</i>	Chotacabras barba larga
Caprimulgidae	<i>Chordeiles acutipennis</i>	Chotacabras trinador
Cathartidae	<i>Cathartes aura</i>	Gallinazo cabeza roja
Cathartidae	<i>Vultur gryphus</i>	Cóndor andino
Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>	Gallinazo cabeza negra
Charadriidae	<i>Charadrius vociferus</i>	Chorlo doble collar
Charadriidae	<i>Oreopholus ruficollis</i>	Chorlo de campo
Charadriidae	<i>Vanellus resplendes</i>	Lique
Columbidae	<i>Columbina cruziana</i>	Tortolita peruana
Columbidae	<i>Leptotila verreauxi</i>	Paloma vudú
Columbidae	<i>Metriopelia ceciliae</i>	Cascabelita
Columbidae	<i>Zenaida asiatica</i>	Paloma cuculí
Columbidae	<i>Zenaida auriculata</i>	Rabiblanca, tortola orejuda
Columbidae	<i>Columba livia</i>	Paloma doméstica
Coerebidae	<i>Coereba flaveola</i>	Mielero común
Cuculidae	<i>Coccyzus lansbergi</i>	Cuculillo de lansberg
Cuculidae	<i>Crotophaga sulcirostris</i>	Guardacaballo
Emberizidae	<i>Pheucticus chrysopeplus</i>	Pepitero amarillo
Emberizidae	<i>Sporophila telasco</i>	Espiguero corbatón
Emberizidae	<i>Sporophila simplex</i>	Espiguero simple
Emberizidae	<i>Sporophila obscura</i>	Espiguero pardo
Emberizidae	<i>Sporophila peruviana</i>	Pico grueso
Emberizidae	<i>Catamenia analis</i>	Corbatita pico de oro
Emberizidae	<i>Porphyrospiza alaudina</i>	Fringilo cola blanca
Emberizidae	<i>Volatinia jacarina</i>	Saltapalito
Emberizidae	<i>Poospiza hispaniolensis</i>	Dominiquí común
Emberizidae	<i>Zonotrichia capensis</i>	Gorrión americano
Emberizidae	<i>Carduelis magellanica</i>	Jilguero cabeza negra
Emberizidae	<i>Conirostrum cinereum</i>	Mielerito gris
Emberizidae	<i>Sicalis raimondii</i>	Chirigüe de raymondi
Emberizidae	<i>Sicalis luteola</i>	Chirigüe común
Falconidae	<i>Falco peregrinus</i>	Halcón peregrino
Falconidae	<i>Falco femoralis</i>	Halcón aplomado
Falconidae	<i>Falco sparverius</i>	Cernícalo americano
Falconidae	<i>Phalcobaenus megalopterus</i>	Guarahuau
Furnariidae	<i>Geositta cunicularia</i>	Pampero común, minero común
Furnariidae	<i>Geositta crassirostris</i>	Pampero pico grueso
Furnariidae	<i>Geositta maritima</i>	Pampero gris
Furnariidae	<i>Geositta peruviana</i>	Pampero peruano
Furnariidae	<i>Leptasthenura pileata</i>	Tijeral peruano
Furnariidae	<i>Leptasthenura striata</i>	Tijeral listado

Familia	Especie	Nombre común
Furnariidae	<i>Asthenes cactorum</i>	Canastero de los cactus
Hirundinidae	<i>Hirundo rustica</i>	Golondrina migratoria
Hirundinidae	<i>Pygochelidon cyanoleuca</i>	Santa rosita
Hirundinidae	<i>Riparia riparia</i>	Golondrina ribereña
Hirundinidae	<i>Petrochelidon rufocollaris</i>	Golondrina collar castaño
Icteridae	<i>Sturnella bellicosa</i>	Huanchaco
Icteridae	<i>Molothrus bonariensis</i>	Tordo parasito
Icteridae	<i>Dives warszewiczi</i>	Tordo grande
Mimidae	<i>Mimus longicaudatus</i>	Chisco, chaucato
Motacillidae	<i>Anthus lutescens</i>	Chichirre, cachirla amarillenta
Pandionidae	<i>Pandion halietus</i>	Águila pescadora
Parulidae	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	Reinita equinoccial
Passeridae	<i>Passer domesticus</i>	Gorrión europeo
Passeridae	<i>Incaspiza pulchra</i>	Pajaro del inca
Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax bougainvillii</i>	Guanay
Psittacidae	<i>Psilopsiagon aurifrons</i>	Perico cordillerano
Psittacidae	<i>Aratinga wagleri</i>	Cotorra de wagler
Scolopacidae	<i>Numenius phaeopus</i>	Zarapito trinador
Scolopacidae	<i>Calidris mauri</i>	Playerito occidental
Scolopacidae	<i>Calidris pusilla</i>	Playerito semipalmado
Silviidae	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	Reinita equinoccial
Strigidae	<i>Athene cunicularia</i>	Lechuza de los arenales
Strigidae	<i>Asio flammeus</i>	Lechuza de oreja corta
Thinocoridae	<i>Thinocorus rumicivorus</i>	Puco puco menor
Threskiornitidae	<i>Theresticus melanopis</i>	Bandurria
Tinamidae	<i>Nothoprocta pentlandii</i>	Perdiz serrana
Trochilidae	<i>Colibri coruscans</i>	Colibrí azul
Trochilidae	<i>Amazilia amazilia</i>	Amazilia costeña
Trochilidae	<i>Rhodopis vesper</i>	Picaflor cola ahorquillada
Trochilidae	<i>Thaumastura cora</i>	Picaflor de cora
Trochilidae	<i>Myrtis fanny</i>	Picaflor de fanny
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	Cucarachero
Turdidae	<i>Turdus chiguanco</i>	Chiguanco
Tyrannidae	<i>Camptostoma obsoletum</i>	Mosqueta silbadora
Tyrannidae	<i>Muscisaxicola macloviana</i>	Dormilona de cara oscura
Tyrannidae	<i>Tyranus tyrarus</i>	Tyranus norteño
Tyrannidae	<i>Tyranus melancholicus</i>	Tyranus tropical
Tyrannidae	<i>Ochthoeca oenanthoides</i>	Pitajo rojizo
Tyrannidae	<i>Muscigralla brevicauda</i>	Dormilona de cola corta
Tyrannidae	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	Turtupilin
Tytonidae	<i>Tyto alba</i>	Lechuza de campanario
Thraupidae	<i>Xenospingus concolor</i>	Fringilo apizarrado

En cuanto a grupos funcionales, Castañeda evaluó la riqueza de especies y abundancia en la comunidad de aves (2018) y encontró que el grupo con mayor riqueza fue el de los insectívoros y el de menor riqueza

fue el de los granívoros-insectívoros-herbívoros. Esto se puede apreciar en la Fig4. Así mismo, el grupo más abundante fue el de los granívoros-frugívoros-insectívoros y el menos abundante fue el grupo de granívoros-insectívoros-herbívoros.

Figura4. Riqueza de especies en grupos funcionales de aves de Lachay. Extraído de Castañeda (2018).



4. Parásitos de sangre en aves

El parasitismo se puede definir como una relación entre especies en la que un organismo, el parásito, vive dentro o encima de otro, el hospedero, el cual le genera un daño de cierto grado y está estructuralmente adaptado a su estilo de vida (Poulin, 2007). Los hemoparásitos son organismos que parasitan, al menos en una parte de su ciclo de vida, el medio intersticial de la sangre de un hospedero (intercelulares) o sus células sanguíneas, consumiendo las proteínas del citoplasma (intracelulares). Ejemplos de parásitos intercelulares que pueden infectar aves neotropicales son las microfilarias (Filo Nemátoda) y euglenas del género *Trypanosoma*, mientras que ejemplos de parásitos intracelulares que pueden infectarlas pertenecen a los géneros *Plasmodium*, y *Haemoproteus*, protistas del orden Haemosporida (Marzal et al., 2015; Rodríguez y Matta, 2001; White et al., 1979).

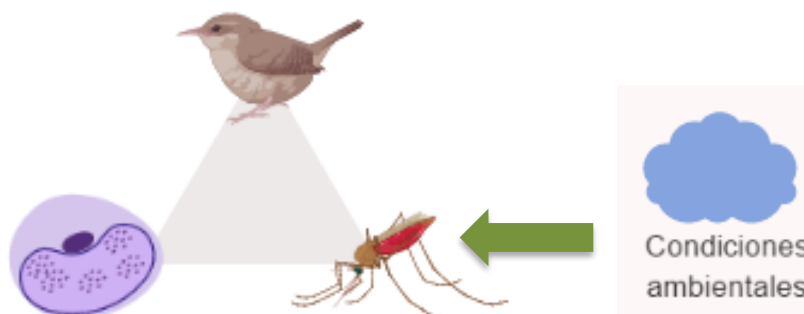
4.1. Tipos de hemoparasitismo intracelular

El presente trabajo se enfocó en parásitos intracelulares, específicamente en dos géneros de protistas del Phylum Apicomplexa, de la Clase Aconoidasida y del Orden Haemosporida. Este Orden presenta, hasta el momento, más de 500 especies. A continuación, se especifican mejor las cuatro familias que comprende este orden, sus géneros y subgéneros según Valkiunas (2005):

- Familia Haemoprotidae
 - Género *Haemoproteus*
 - Subgénero *Parahaemoproteus*
 - Subgénero *Haemoproteus*
- Familia Plasmodiidae
 - Género *Plasmodium*
 - Subgénero *Haemamoeba*
 - Subgénero *Giovannolaia*
 - Subgénero *Novyella*
 - Subgénero *Bennettinia*
 - Subgénero *Huffa*
- Familia Garniidae
 - Género *Fallisia*
 - Subgénero *Plasmodioides*
- Familia Leucocytozoidae
 - Género *Leucocytozoon*
 - Subgénero *Leucocytozoon*
 - Subgénero *Akiba*

Los hemoparásitos más frecuentes de encontrar en aves son de los géneros *Plasmodium* y *Haemoproteus*, por lo que la presente investigación se enfocó en estudiar solo estos. Estos parásitos contemplan un ciclo de vida heteroxeno: pasan por un periodo de reproducción asexual en hospederos aviares y tanto sexual como asexual en vectores (hospederos dípteros). La reproducción asexual en estos procesos es principalmente la merogonia, la cual es un tipo de esquizogonia (división múltiple del núcleo y la célula). Así, para que la infección tenga una prevalencia en la comunidad, el parásito depende tanto del vector como de las condiciones ambientales y la presencia del hospedero para poder trascender en una comunidad o en una población (Fig5).

Figura5. Relación entre vector, hospedero, parásito y condiciones ambientales.



Los vectores son generalmente insectos con capacidad de vuelo y desplazamiento local y pertenecen a diferentes géneros, dependiendo del parásito. Hasta el momento, se sabe que los vectores de parásitos de género *Haemoproteus* son dípteros de las familias Ceratopogonidae e Hippoboscidae, mejor conocidos como moscas chatas. En el caso del género *Plasmodium*, los vectores pertenecen a la familia Culicidae,

de los géneros *Culex*, *Aedes* y *Culiseta*. (Valkiunas, 2005). Los vectores se alimentan de la sangre del hospedero y en el acto se pueden transmitir hemoparásitos del vector al hospedero y viceversa. En 2013, Cornet y colaboradores publicaron un estudio experimental en el que hemoparásitos de *Plasmodium* que se encontraban infectando un hospedero aviar podrían manipular el nivel de atractividad del hospedero en relación a un vector. Se observó que mosquitos *Culex* no infectados fueron significativamente más atraídos a alimentarse de aves con infección crónica de *Plasmodium* que a las no infectadas. En consecuencia, esto puede promover la dispersión del hemoparásito en la población de aves. En un estudio previo del mismo año, Cornet y colaboradores monitorearon el comportamiento de mosquitos infectados y no infectados por *Plasmodium*, encontrándose que el comportamiento los dos tipos fue similar en cuanto a la alimentación, pues ambos fueron más atraídos por aves infectadas de forma crónica con *Plasmodium* que por las aves no infectadas. Se sugirió que el incremento de la atracción del hospedero en la etapa crónica de la infección sería beneficioso para promover la transmisión de la malaria y se sugirió que la atracción hacia el hospedero y, en consecuencia, el comportamiento del mosquito sería controlada por los hemoparásitos del ave infectada y no por los que se encuentran en el vector.

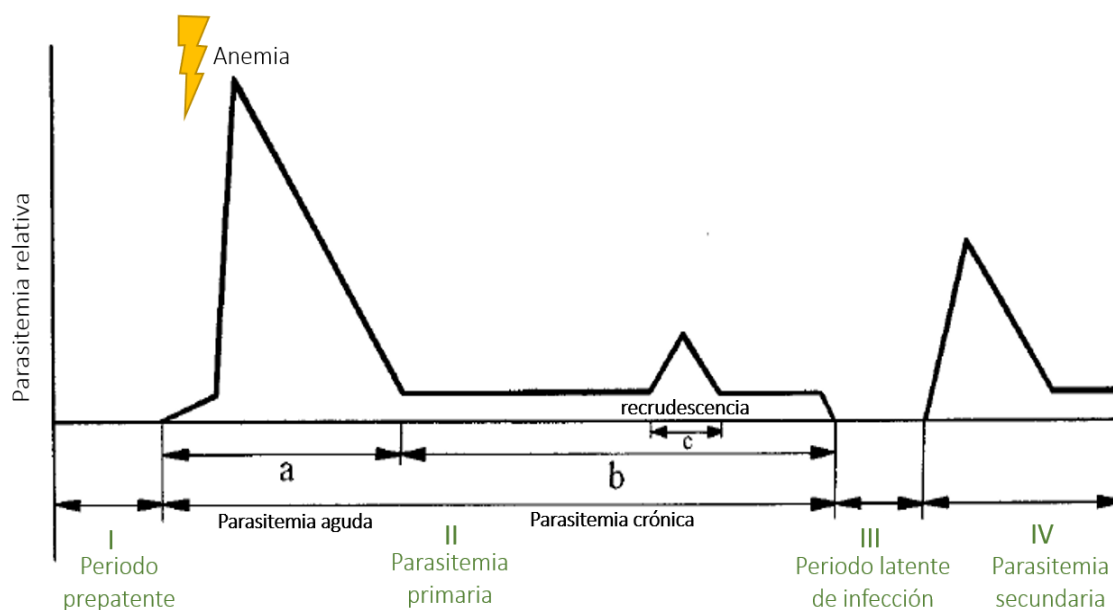
El ciclo de vida de los parásitos de *Plasmodium* y *Haemoproteus* es muy similar: Los parásitos que se encuentran en las glándulas salivales del vector se introducen al sistema circulatorio del ave, pudiendo infectar células de diferentes órganos como el endotelio de capilares, miofibroblastos en el músculo esquelético, reticulocitos de la piel y el bazo, entre otros. A su vez, estos parásitos pasan por varias generaciones de divisiones esquizogónicas, entrando y saliendo del torrente sanguíneo para volver a infectar órganos o para infectar eritrocitos. Dentro de los eritrocitos pueden volver a reproducirse asexualmente para luego infectar a otros órganos o pueden producir gametocitos masculinos y femeninos. Estos gametocitos inmaduros son absorbidos por un nuevo vector que se alimenta de la sangre del ave. En la membrana peritrófica del vector, los gametocitos maduran a macro y microgametos y se unen para formar el ooquiste, el cual madura a oocisto y luego se reproduce asexualmente para producir esporozoítos. Estos esporozoítos se ubican en las glándulas salivales del vector y están listos para ser transmitidos a otro hospedero una vez el vector se alimente de su sangre (Valkiunas, 2005).

4.2. Efectos del hemoparasitismo

En *Plasmodium*, las infecciones presentan cuatro periodos (Valkiunas, 2005). Primero, el periodo prepatente se da a entre la inoculación del esporozoíto por parte del vector y el desarrollo del parásito en órganos internos, por lo que no se observa manifestación del parásito en la sangre periférica. Este periodo no dura más de 120 horas en el caso de *Plasmodium relictum* y en especies de otros Haemosporida estudiados varía de 11 días a 3 semanas (Valkiunas, 2005). Luego, se desarrolla el periodo de parasitemia aguda, en el que el número de parásitos encontrado en sangre (intensidad) crece muy rápidamente y luego disminuye con una tasa menor. La duración de este puede variar de una semana a varias semanas y a veces meses, dependiendo de la especie o cepa de hemoparásito y la especie del hospedero, además de

otros factores (Valkiunas, 2005). Durante la fase aguda se promueve una respuesta inflamatoria principalmente innata (Cornet et al., 2014) y como consecuencia se genera mortalidad indirecta en la población de aves, pues la alta intensidad de parásitos produce anemia, afectando la capacidad de las aves para enfrentar la depredación, la hambruna o el estrés ambiental (Lapointe et al., 2012; Yorinks et al., 2000). Los organismos que sobreviven a la alta parasitemia desarrollan una fase crónica, cuya duración también es variable (Valkiunas, 2005). En esta etapa inicialmente se producen anticuerpos y respuestas mediadas por células, generando que disminuya la intensidad de parásitos en sangre a un nivel bajo y constante (Fig6). Esta baja intensidad de la fase perdura en muchos casos a lo largo de la vida del hospedero (Lapointe et al., 2012). Durante la parasitemia crónica pueden darse una fase temporal de recrudescencia, incrementando levemente el número de parásitos en sangre. Finalmente, se da una fase latente en la que los parásitos desaparecen de la sangre periférica, pero se mantienen en los órganos internos. Además, suelen presentarse recaídas que conducen a una parasitemia secundaria. Estas frecuentemente coinciden con épocas reproductivas en las aves. (Valkiunas, 2005). Generalmente, las especies de *Plasmodium* tienden a presentar una virulencia mayor que *Haemoproteus* (Asghar et al., 2011).

Figura6. Dinámica de la parasitemia de malaria en aves. Modificado de Valkiunas (2005)



Por otro lado, el efecto a nivel de órganos es observable en ambos géneros. En aves con *Plasmodium* se ha observado alargamiento y decoloración del bazo asociados a hiperplasia de células linfoides macrófagos, sangrado subcutáneo, hinchazón de párpados, y muerte aguda (Atkinson y Van riper, 1991; Tully et al., 2009). Además, en infecciones densas, la acumulación de pigmento producido por la malaria en macrófagos después de la fagocitosis puede tornar al bazo y al hígado negros (Atkinson & Van Riper III, 1991). Con respecto a infecciones densas de *Haemoproteus*, *H. columbae* pasa por procesos de merogonia en las células endoteliales de los pulmones causando congestión y síntomas de neumonía en

palomas, así como necrosis en el tejido muscular adyacente en aves experimentales (Atkinson & Van Riper III, 1991).

Es importante mencionar que diferentes especies de hospederos pueden diferir en inmunocompetencia, que es la capacidad de un huésped para prevenir o controlar la infección por patógenos y parásitos. Algunos hospederos pueden ser más resilientes que otros con respecto a un tipo de parásito. Esto depende de los mecanismos de defensa del hospedero y si existe un proceso de co-evolución en el cual la virulencia parasitaria y la inmunocompetencia del hospedero se contrarrestan mutuamente (Arriero y Møller, 2008). Las relaciones entre parásitos y hospederos son muy parecidas a carreras armamentistas (Poulin, 2007).

Infecciones de este tipo generan respuestas inmunes que involucran costos energéticos. Suele ocurrir un *trade-off*¹ entre la inmunocompetencia y otras funciones en el organismo como la muda, el forrajeo, estrategias antidepredatorias y *displays* reproductivos (Fig7). Se redistribuyen las proteínas, los nutrientes y fuentes energéticas que en primera instancia serían destinados a funciones reproductivas como cuidado parental y display reproductivo, o de mantenimiento como muda, forrajeo y estrategias antidepredatorias (Asghar et al., 2011).

Figura7. *Trade-off* entre Inmunocompetencia y otras funciones durante una infección.



Por ejemplo, en un estudio se confirmó que infecciones de *Plasmodium* afectan negativamente el crecimiento de plumas en *Passer domesticus* (Coon et al., 2016). También, se encontró que tangaras *Piranga olivacea* y *Piranga rubra* infectadas con *Haemoproteus* presentaron menores niveles de grasa que

¹ *Trade-off*: Situación en la que el *fitness* o aptitud no puede ser maximizado debido a demandas competitivas en el organismo. En este caso, ocurre cuando dos o más características (incluyendo componentes del *fitness*) que están bajo selección, comparten un recurso limitante (Agrawal et al., 2010).

los individuos sanos, así como picogrueros *Pheucticus ludovicianus* infectados por parásitos del mismo género que tuvieron una masa corporal menor que los no infectados (Garvin, Szell, & Moore, 2006).

Además, una respuesta inmune máxima podría generar inmunopatologías como reacciones hipersensitivas y autoinmunidad, debido a que el sistema inmune puede reconocer los antígenos propios como extraños, produciendo una respuesta en contra de las células del propio organismo (Hasselquist & Nilsson, 2012; Zuk & Stoehr, 2002). Por otro lado, en algunos casos los parásitos pueden reducir la habilidad migratoria de las aves, retrasar la migración o afectar la calidad de la descendencia debido a un efecto fisiológico en la condición del hospedero (Asghar et al., 2011; Hasselquist & Nilsson, 2012). Esto último se pudo apreciar en un estudio con pichones de *Parus major* infectados con *Haemoproteus*, *Plasmodium* y *Leucocytozoon*. Se encontró que los pichones sin hemoparásitos, a comparación de los hemoparasitados en la fase aguda, tuvieron mayores concentraciones de hemoglobina y tasas significativamente mayores de supervivencia durante la crianza inicial y las primeras semanas posteriores al abandono del nido (Krams et al., 2013). También, un estudio realizado en una especie de paserino eurásico (*Acrocephalus arundinaceus*) afirmó el efecto negativo generado por *Haemoproteus payevskyi* en el *fitness*² del ave en términos reproductivos como el arribo de la especie en primavera y el número de pichones que abandonaron el nido. Se sugirió que las infecciones crónicas generan presiones de selección (Asghar et al., 2011).

En el caso de humanos, las especies de *Plasmodium* digieren una gran parte de la hemoglobina del eritrocito (así como la isoleucina, el ácido pantoténico precursor de la coenzima A y otras sustancias) que usan para producir sus propias proteínas y prevenir que la célula explote (Dhangadamajhi, Kar, & Ranjit, 2010). En aves parasitadas con *Plasmodium relictum*, se ha encontrado que la anemia es una de las principales consecuencias de la infección (Cornet et al., 2014), generando que no se cubra la demanda de oxígeno de las aves, disminuyendo su metabolismo y afectando sus funciones. Se piensa también que la anemia se generaría como resultado de la destrucción de eritrocitos parasitados y no parasitados por la respuesta inmune agresiva (Cornet et al., 2014), apoyando la idea de autoinmunidad antes mencionada.

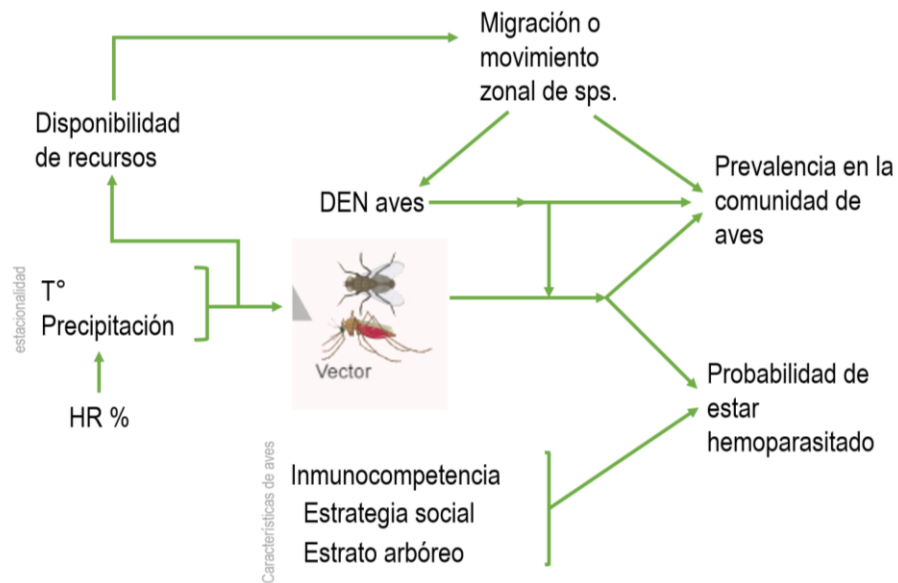
5. Relación entre estacionalidad y prevalencia de enfermedades

En varios estudios se ha confirmado que la humedad es un factor importante para incrementar la capacidad de desarrollo, infección y transmisión de parásitos de especies claves en el ecosistema (Altizer et al., 2006; Hoshen y Morse, 2004; Moyer et al., 2002). Asimismo, se ha comprobado que temperaturas alrededor de 24°C-25°C son necesarias para un óptimo desarrollo de vectores del género *Culex* (Arjunan et al., 2014; Ciota et al., 2014; Loetti et al., 2011). Un cambio drástico en condiciones de humedad y temperatura podría afectar la prevalencia de la infección en la comunidad de aves. Como ya se explicó anteriormente, las lomas sufren cambios estacionales importantes, afectando la biodisponibilidad de recursos para las aves. Debido

² *Fitness*: Aptitud para de sobrevivir y reproducirse de forma exitosa.

ello, la fauna suele migrar hacia las lomas en época húmeda (Fig8). Puede que migren aves con alta carga de parásitos, o de lo contrario, con baja carga, afectando la prevalencia en la comunidad. Por otro lado, la variación de recursos disponibles en las lomas ocasionada por la variación climática puede también afectar el *fitness* de las especies de aves más residentes. Una posible reducción de alimento asociada a la época seca podría obligar al organismo a redistribuir sus recursos entre diferentes funciones, generándose un *trade-off*. La escasez de recursos puede generar que se descuiden funciones de reproducción, muda, entre otros o que se debilite el sistema inmune, aumentando el riesgo de enfermarse. Se sabe que en humanos la desnutrición es probablemente la principal causa de inmunosupresión y riesgo de infección (Cornet et al., 2014). En aves, la gran mayoría de estudios en dieta y su efecto en la inmunocompetencia han sido en pollos. En su caso, se sabe que las grasas que ingieren afectan la inmunocompetencia al alterar la estructura de la membrana celular y al modular la síntesis de prostaglandinas, además de que los ácidos grasos insaturados que ingieren estimulan macrófagos. (Prakash, 2014). También, el déficit de aminoácidos genera una baja inmunocompetencia durante la etapa de crecimiento y el déficit en metionina genera que se agote el número de linfocitos. Asimismo, las vitaminas A y C promueven la inmunidad celular y humoral (Prakash, 2014) y la falta de estos recursos puede ser contraproducente. Latshaw anteriormente también mostró la importancia de los niveles de aminoácidos y minerales como el sodio y el cloro para una mantener una adecuada inmunocompetencia, así como la disminución de la respuesta inmune cuando hay una deficiencia en Vitamina A. Estos ejemplos indican que el sistema inmune requiere nutrientes como vitaminas y minerales específicos para un funcionamiento adecuado, por lo cual la dieta es sumamente importante. Considerando ello, la estacionalidad de recursos (alimentos biodisponibles) de las lomas podrían influenciar en la inmunocompetencia de las aves. En consecuencia, estas serían más o menos sensibles a infecciones, dependiendo de la estación, y ello se vería reflejado en la variación de la prevalencia de la comunidad, así como posiblemente en la variación de la probabilidad de infección y la intensidad hemoparasitaria de la misma. Las aves pueden cambiar su estado de salud de una época a otra por diversos factores, ya sea por una infección o por la variación en la disponibilidad de recursos que ya se mencionó. Dependiendo del hemoparásito y del tiempo transcurrido, las aves pueden manifestar la infección en semanas o meses, lo cual puede ser evaluado con recapturas.

Figura8. Relación de factores que pueden tener un efecto en la Prevalencia y probabilidad de la comunidad.



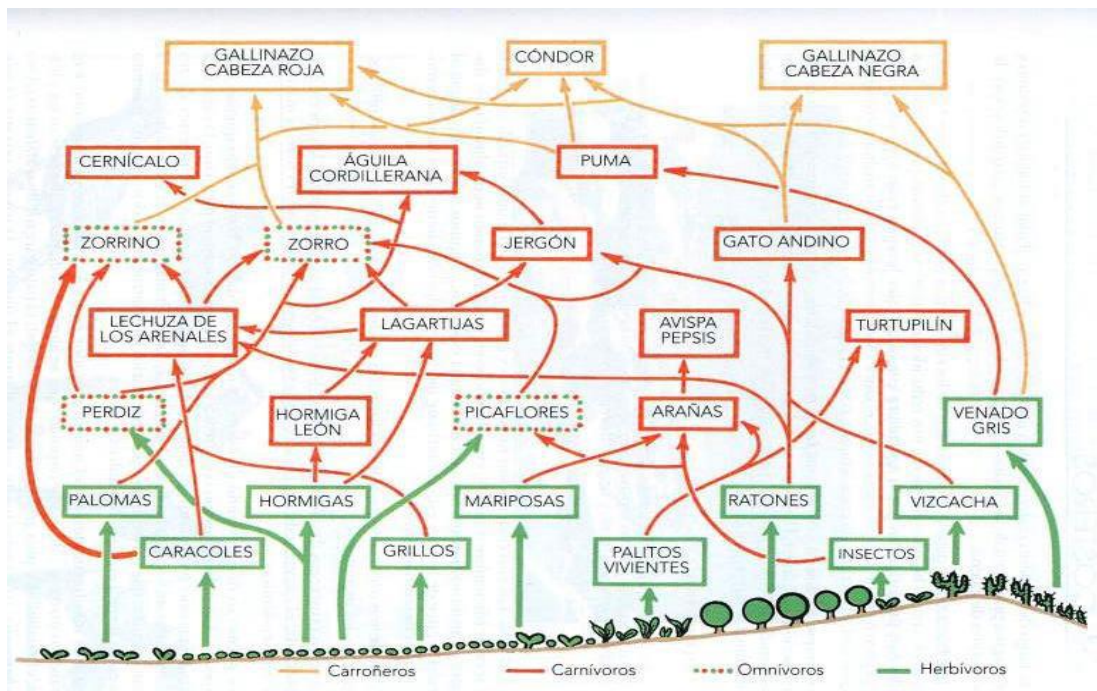
6. Justificación

Los parásitos son parte de un ecosistema y tienen participación en la regulación de las poblaciones de sus hospederos (Thomas y Renaud, 2007). A su vez, los hospederos forman parte del ecosistema y tienen funciones y comportamientos que afectan a otros organismos, ya sea por pertenecer a cadenas tróficas o ser especies sombrilla. En el peor de los casos para el hospedero, los parásitos pueden cambiar el comportamiento de este o pueden causar numerosas muertes (García-Longoria et al., 2015). Con estas modalidades, las funciones que usualmente se dan con cierta frecuencia e intensidad en el ecosistema escasean, generando que se altere su dinámica ecológica. Por ejemplo, se podría perturbar la historia natural de especies que tengan una función de ingeniero en el ecosistema, es decir, que se encarguen de la estructuración física del mismo (Thomas et al., 1999) y proporcionen hábitats para otras especies. Las aves son parte de las redes tróficas al ser consumidores primarios o secundarios de un ecosistema, dependiendo de su grupo funcional. Si bien los consumidores generalmente no representan la mayor biomasa en un ecosistema, son importantes para la complejidad de la dinámica del mismo, y, por ende, son responsables de su estabilidad. En las lomas, las aves se relacionan a través de la red trófica con carnívoros como el zorro costeño y el gato de pajonal; productores primarios como las fanerógamas (productoras de semillas), consumidores primarios invertebrados, entre otros. La complejidad de la red trófica se aprecia mejor en la Fig9. A su vez, los ecosistemas de lomas ofrecen servicios ecosistémicos de los cuales dependen las comunidades humanas aledañas, siendo el principal beneficio el agua de neblina que es atrapada por la vegetación. Los árboles y la vegetación vertical actúan como redes que retienen la humedad del ambiente y además las personas colocan redes para poder canalizar y usar esa agua. En caso los

parásitos tiendan a desestabilizar el ecosistema, los servicios ecosistémicos también se pueden ver afectados. Es por esto que la variación de parásitos en una comunidad es indicadora de la salud del ecosistema.

Por otro lado, más allá de que la presencia o ausencia de ciertas especies en las lomas, se sabe que amenazas como el cambio de uso de suelo, el ingreso de especies invasoras con carga parasitaria, el transporte humano y el cambio climático promueven la dispersión de vectores y sus enfermedades en diferentes ecosistemas a nivel mundial, es decir, esto ocurre en diferentes regiones geográficas (Crowl et al., 2008). La presencia y la variación de la prevalencia de hemoparásitos en la RNL podría estar relacionado a estas amenazas, que a su vez se encuentran presentes en la Reserva (Chang Jo, 1979; MINAM et al., 2018). Por ejemplo, el cambio climático puede generar que se expanda la distribución de enfermedades infecciosas como la malaria, pues sus vectores podrían migrar altitudinalmente por el aumento de temperatura (Lafferty, 2009; Vora, 2008). El Diagnóstico del Plan Maestro (2018) indicó que en los últimos años la temperatura promedio anual oscilaba de 23°C a 14°C, pero que al comparar con los valores medio mensuales de 1940-1960, se evidenció un incremento de temperaturas de 1°C a 2°C (anexo1), atribuyendo este alza de temperaturas a los cambios globales. Así, la presencia de parásitos también puede ser un indicador del estado de conservación. Hasta el momento, se conoce que las lomas son ecosistemas frágiles principalmente por la actividad humana, mas hay muy poca literatura del papel que toman los hemoparásitos en su vulnerabilidad.

Figura9. Red trófica de las lomas de Lachay. Extraído de Brack y Mendiola (2010)



Asimismo, conocer la prevalencia y los hospederos aviares infectados por Haemosporida en la RNL es importante para identificar y prevenir posibles o futuras causas de zoonosis o *spillover*. Éste último ocurre

cuando una población de reservorios con una alta prevalencia de patógenos entra en contacto con una nueva población de hospederos (nueva para el parásito), contagiándolos. El 60% de las enfermedades infecciosas emergentes en humanos son zoonóticas, es decir, son propagadas por animales que son reservorios naturales hacia el hombre (Marzal, 2016). Los parásitos de malaria y otros del orden Haemosporida han sido responsables de la muerte masiva en humanos y fauna silvestre. En muchos casos, la reducción de poblaciones y extinción de aves silvestres se ha debido al efecto de estas enfermedades infecciosas en poblaciones que anteriormente no habían estado expuestas naturalmente a ellas. Esto ocurre con la introducción de especies invasoras, que ingresan al ecosistema con una carga parasitaria y podrían dispersar la enfermedad (Marzal, 2016). Es importante mencionar que estos hemosporidios tienen el potencial de cambiar de hospedero, generando infecciones en especies que antes no las padecían (Galen y Witt, 2014; Ricklefs y Fallon, 2002). Podemos tomar como ejemplo el impacto de la colonización europea a las islas de Hawaii (finales del siglo XVIII y durante siglo XIX), en las cuales no habían registros de mosquitos e hipobóscidos, que son vectores de enfermedades como malaria aviar (*Plasmodium relictum*) o del virus pox aviar hasta ese suceso (Warner, 2016). La introducción de estos vectores extinguió más de la mitad de sus especies de aves y diezmaron poblaciones de muchas de ellas como el mielero hawaiano *Drepanis coccinea* (Fringilidae), el amakihi de Hawaii *Hemignathus (Chlorodrepanis) virens* y el apapane hawaiano *Himatione sanguinea* (McKnight et al., 2017; Warner, 2016; Woodworth et al., 2005). Paralelamente, un estudio en Nueva Zelanda estableció que especies no nativas presentaron un 14.1% de prevalencia mientras que las nativas, un 1.7%. Se demostró que las especies no nativas fueron huéspedes-reservorios de la enfermedad, incrementando la preocupación de que ocurra una situación similar a la de Hawaii (Niebuhr et al., 2016).

Paralelamente, la información sobre vectores de enfermedades y parásitos Haemosporida en la RNL es muy limitada. En un informe interno realizado durante la época húmeda en las lomas de Lachay, se encontraron vectores de los géneros *Lutzomyia* y *Psychoda*, responsables de transmitir enfermedades como leishmaniasis y bartonelosis, respectivamente. Sin embargo, no se encontraron vectores de las familias Ceratopogonidae e Hyppoboscidae, los que se encargarían de transmitir infecciones por *Haemoproteus* y tampoco se registraron vectores de *Plasmodium*. Además, en general se manifestó que en el Puquial hubo mayor abundancia de artrópodos que en Guayabito (Cardenas Molina, 2010), lo que podría sugerir que habría mayor cantidad de vectores de hemoparásitos, y posiblemente una mayor prevalencia. También, Chang realizó un estudio de hemoparasitemia con una población silvestre de gorrión de collar rufo, *Zonotrichia capensis*, en la RNL. Encontró que la estacionalidad presentó efectos marginalmente significativos y la interacción de esta con la presencia de ectoparásitos fue significativa para la prevalencia de *Plasmodium* sp. y *Haemoproteus* sp. (Chang van Oordt, 2016).

Trabajos de investigación que aporten conocimiento sobre la salud de las especies son necesarios para poder tomar decisiones acertadas con el objetivo de tener un adecuado manejo en conservación. En Perú se han realizado pocos estudios que integren el efecto del ambiente en los hospederos y el efecto causado

por parásitos. La presente investigación puede revelar información importante sobre la ecología de las aves y la presencia y variación estacional de hemoparásitos en áreas reservadas, así como generar indicios de la salud del ecosistema, lo cual es sumamente relevante para la conservación de la RNL.

III. Objetivos e hipótesis

Es posible que una diferencia en parámetros ambientales en las lomas genere una variación en la capacidad de contagio de parásitos. En consecuencia, la prevalencia de hemoparasitemia podría verse comprometida, así como la probabilidad de un ave de estar parasitada y la intensidad de hemoparásitos.

1. Objetivos

- Objetivo general: Evaluar la hemoparasitemia de la comunidad aves de la RNL entre las épocas húmeda y seca considerando la heterogeneidad de hábitat de dos zonas de evaluación.
- Objetivos específicos:
 - Evaluar la variación climática de la RNL durante el año 2017 con los datos registrados por la estación meteorológica.
 - Evaluar la variación local de parámetros ambientales entre dos hábitat y la estación meteorológica.
 - Determinar la comunidad de la avifauna en la RNL en dos hábitat.
 - Evaluar prevalencia e intensidad de hemoparásitos.
 - Comparar prevalencia, la probabilidad de hemoparasitismo y la intensidad de hemoparásitos entre épocas seca y húmeda.
 - Comparar la probabilidad de hemoparasitismo y la intensidad de hemoparásitos entre dos hábitat.
 - Analizar la relación entre parasitismo y la variación estacional de la comunidad de aves considerando la historia de vida de las especies según gremio trófico, gremio de estratos, estrategia social y densidad poblacional.

2. Hipótesis

Hipótesis general (*overarching hypothesis*): El hemoparasitismo de la comunidad de aves en dos hábitats de la Reserva Nacional de Lachay varía de forma importante entre épocas.

Hipótesis específicas:

- En época húmeda, la precipitación es mayor que en la época seca y la temperatura es menor.
- La temperatura y humedad relativa difieren entre dos hábitat.
- La diversidad de aves cambia entre épocas seca y húmeda y por hábitat.
- La prevalencia de infección por Haemosporida en la comunidad de aves varía según época.
- La probabilidad de que un ave se encuentre infectada por Haemosporida varía según condiciones climáticas (precipitación, temperatura ambiental, época) y según la densidad poblacional de cada especie, la estrategia social que usen y el gremio del estrato en que se encuentren.

- La intensidad hemoparasitaria de la comunidad de aves varía significativamente según condiciones climáticas (precipitación, temperatura ambiental, época) y especie.

VI. Métodos

1. Área de estudio

Los censos a explicar a lo largo de este capítulo se realizaron en la Reserva Nacional de Lachay, pues es la única Reserva de lomas protegidas por el Estado (Chang Jo, 1979). La RNL se encuentra en el desierto costero peruano, a 105km de la ciudad de Lima, en la provincia de Huaura (Fig10). Se evaluaron dos hábitat que tienen dos tipos de cobertura vegetal, cuyos nombres locales son la quebrada Guayabito y el Puquial. Ambos hábitat se caracterizan por lo siguiente (Chang Jo, 1979):

Tabla2. Variables que describen la heterogeneidad de hábitat de Guayabito y Puquial

Heterogeneidad de hábitat		Guayabito	Puquial
Topografía	Elevación	400- 500 msnm	350 - 400msnm
	Estructura geológica	Adamelita de Lachay	Adamelita de Lachay
	Química de suelo	-	-
	Temperatura	Se registró	Se registró
	Humedad	Se registró	Se registró
	Cobertura vegetal	Lomas de tipo parque y cactáceas (Fig10, Fig11)	lomas húmedas de tipo parque y lomas herbáceas (Fig10, Fig11)

A pesar de no haber encontrado estudios que comparen y discutan las variaciones de temperatura y humedad en ambas zonas, se sugeriría que la ubicación geográfica sería un factor importante para esperar variaciones climáticas entre las dos zonas. Una de las razones por las que se pensaría esto es que el Puquial se encuentra en una elevación menor que Guayabito y así estaría más expuesto a la humedad que proviene de la neblina del mar. Las diferencias ambientales y biológicas entre ambos hábitat podrían afectar la prevalencia de Haemosporida en la comunidad de aves, cuya diversidad a su vez depende de los diferentes recursos en ambos hábitat. En la presente investigación se tomó como variable cualitativa al hábitat, teniendo en cuenta que engloba las variables ya mencionadas.

Figura10. Mapa de la RNL. Modificado de Sistema Nacional de Información Ambiental (2013). En la parte inferior se observa la ubicación de la Estación meteorológica (EM), el hábitat de Guayabito (G) y del Puquial (P).

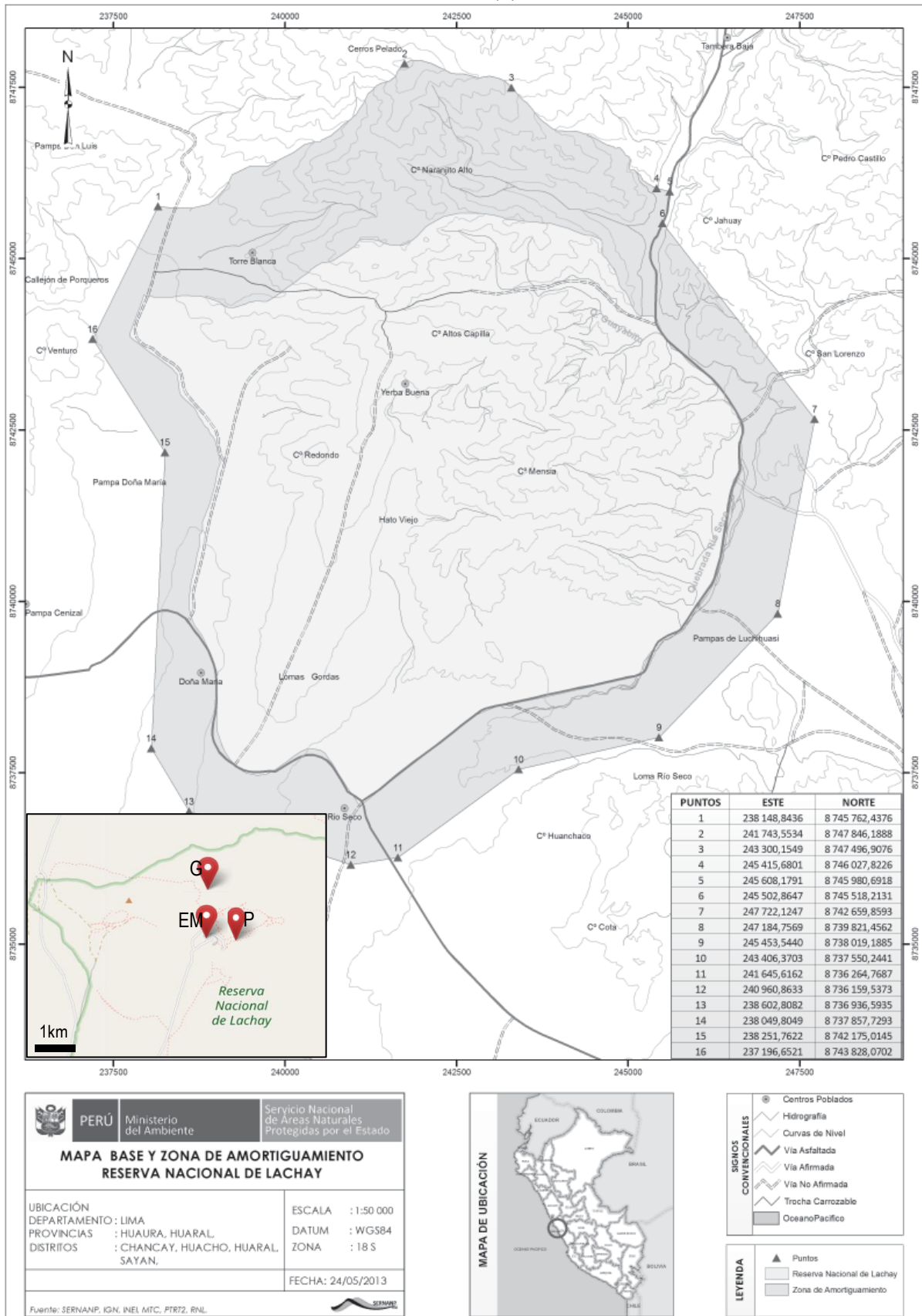
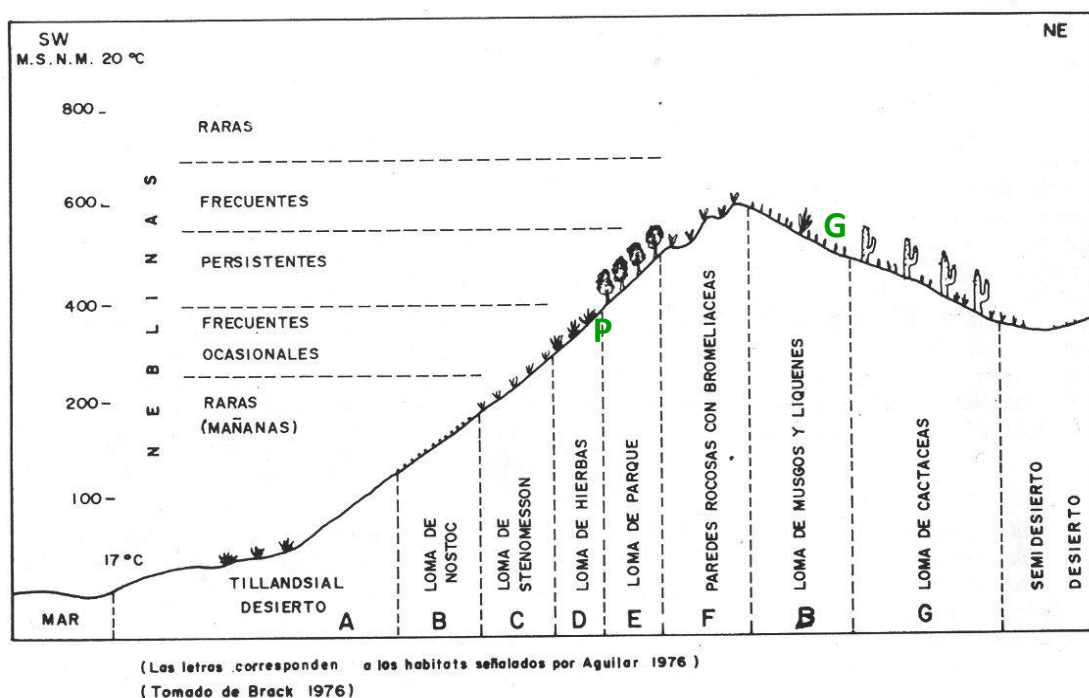


Figura11. Corte esquemático de las lomas de la costa central del Perú. Modificado de MINAM et al. (2018). La ubicación del hábitat Puquial se indica con una P verde, mientras que la de Guayabito, con una G verde.



2. Diseño del estudio

Se realizaron cinco evaluaciones de campo de una semana cada una en los meses de febrero, abril, mayo, julio-agosto y septiembre-octubre de 2017. Es importante mencionar que en marzo no se realizó un muestreo debido a complicaciones logísticas relacionadas a los desastres naturales causados por el evento del Niño costero ocurrido en ese año.

Tabla3. Cronograma de evaluaciones en campo durante 2017

Época seca						Época húmeda				Época seca	
Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic
-	1	NIÑO	2	3	-	4		5		-	

2.1. Estacionalidad climática

Se decidió evaluar en estos meses para poder observar el cambio gradual del clima. En particular, datos del SENAEMI han mostrado que, durante el 2014, el 2015 y el 2016, la mayor temperatura promedio mensual se presentó en febrero y la más baja en agosto. Así mismo, durante esos años, la precipitación promedio mensual había sido mayor en julio y menor en enero y febrero (ver anexo2).

Para evaluar la estacionalidad se utilizó la variable cualitativa época, que a su vez es descrita por las siguientes variables cuantitativas:

- Temperatura
- Humedad relativa³
- Precipitación
- Radiación UV

En esta investigación, solo se pudo contar con datos de todo el año de temperatura y precipitación ambiental, pues la RNL tiene una estación meteorológica (EM) que se encarga de registrar esta información de forma diaria (Fig10). La temperatura se mide tres veces al día: a las 7:00, 13:00 y 19:00 hrs, mientras que la de precipitación solo dos veces al día: 7:00 y 19:00 hrs. Se solicitaron los datos de estas variables a la EM y se calcularon promedios diarios para utilizarlos en la evaluación de las hipótesis. Además de ello, se utilizó la información de la EM para evaluar si existía una diferencia estadística significativa de temperatura y precipitación entre doce los meses del 2017. Para ello, se promedió la información tomada tres y dos veces al día, respectivamente, para obtener valores diarios y evaluar su normalidad con la prueba de *shapiro-wilk* y su homocedasticidad con la prueba de Bartlett. Debido que los datos no cumplieron con ambos supuestos ($p < 0.05$), se evaluó si habían diferencias entre meses con la prueba de *Kruskall-Wallis*. También, se agruparon los meses en cuatro grupos: 1: ene, feb, mar; 2: abr, may, jun; 3: jul, ago, sep; 4: oct, nov, dic. y se evaluó si hubieron diferencias significativas entre ellos usando la prueba de *Kruskall-Wallis*. Luego, se hicieron post pruebas de Dunn con corrección de Bonferroni para ver qué grupos eran diferentes.

2.1.1. Variación de parámetros ambientales a nivel local

Por otro lado, para evaluar la posible variación local de estos parámetros se utilizaron dos *dataloggers*⁴ marca onset HOBOS, medidores de parámetros ambientales, en los hábitats de Guayabito y el Puquial (Fig11). Los parámetros utilizados fueron temperatura y humedad relativa (%) y se registraron datos cada 10 minutos de forma automática. Los *dataloggers* se colocaron en los dos hábitat durante las evaluaciones 3, 4 y 5 correspondientes a mayo, julio-agosto y septiembre-octubre respectivamente. En casa salida de campo, los *dataloggers* se colocaron durante los tres primeros días en Guayabito y los cuatro últimos en Puquial (tabla3).

Sin embargo, las horas inicial y final de muestreo no coincidieron en algunos casos por razones logísticas. Debido a esto y a que los *datalogger* solo estuvieron presentes en solo tres de cinco evaluaciones de

³ Humedad relativa: es la relación porcentual entre la cantidad de vapor de agua que contiene el aire y la máxima que puede contener (saturación) a idéntica temperatura.

⁴*Datalogger*: Registrador de datos.

campo, la información que estos recolectaron referente a temperatura y humedad relativa (HR) no se consideró suficiente ni adecuada para relacionarla con la variación de la hemoparasitemia. No obstante, los datos de los *datalogger* se usaron para examinar la variación de los datos ambientales según hábitat y evaluación. Para ello, se realizaron pruebas de normalidad en ambas variables ambientales con shapiro-wilk, encontrando que su distribución no era normal. También, se encontró que los datos de temperatura y humedad relativa no presentaron homocedasticidad al agrupar los datos por evaluación (las de mayo, julio-agosto y septiembre-octubre). Luego, para evaluar los datos según hábitat, se realizaron pruebas no paramétricas de Wilcoxon, y para hacerlo según evaluación (las 3 últimas salidas de campo), se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis (KW) y después se hizo un post test de Dunn con corrección de Bonferroni para ver las diferencias entre salidas. No se usaron promedios diarios de la información de los *dataloggers* debido a que la información hubiera sido muy escasa para realizar análisis. Empero, se utilizaron los datos tal cual se registraron cada 10 minutos.

Además, para evaluar si Guayabito, Puquial y la EM covariaban en sus los parámetros ambientales a lo largo del tiempo, se utilizaron los promedios diarios de temperatura, humedad relativa y precipitación de los días en los que tanto los *dataloggers* como la EM registraron datos. No obstante, los *dataloggers* midieron humedad relativa y no precipitación, mientras que la EM midió precipitación y no HR, lo cual dificultó la comparación de la variación de parámetros ambientales en el tiempo entre Guayabito, Puquial y la EM. Se evaluó la correlación de variables ambientales entre Guayabito-EM y Puquial-EM utilizando datos de cada lugar en fechas coincidentes. No se realizó esto entre Guayabito y Puquial debido a que solo hubo dos días en los que se tomaron datos simultáneamente.

2.2. Captura de aves y esfuerzo de muestreo

En cada una de las cinco evaluaciones se capturaron aves con diez redes de neblina de 12m en los hábitats de Guayabito y de Puquial. Cada evaluación duró siete días y las diez redes se colocaban durante los tres primeros días en Guayabito, luego estas se cerraban, se movían y se abrían en el hábitat del Puquial (Tabla4). Así, el esfuerzo de muestreo fue de 2.7 horas/red en Guayabito mientras que en Puquial fue ligeramente mayor, de 3.8 horas/red. Por evaluación se trabajaron las redes en Guayabito por 27 horas en total, mientras que, en Puquial, 38.

Tabla4. Horas de trabajo con redes para la captura de aves. En negro se observan las actividades realizadas en Guayabito y en gris, las que se realizaron en Puquial.

Horas/Día	Día1	Día2	Día3	Día4	Día5	Día6
05:30-08:00	-	A, T	A, T	A, T	A, T	A, T
08:00-11:00	A,T	T	T	T	T	T
11:00-14:00	T	T	Ce, Ca	T	T	T
14:00-16:00	T	T	A, T	T	T	T,Ce
16:00-17:30	T, Ce	T, Ce	T,Ce	T,Ce	T,Ce	-

*A: abrir redes, T: trabajar redes, Ce: cerrar redes, Ca: cambio de ubicación de redes.

Con respecto a las aves que fueron recapturadas, se comparó su estado de salud entre las diferentes capturas considerando si presentaron hemoparásitos en sangre o no.

2.3. Análisis comunitario de la diversidad de aves

La hemoparasitemia de una comunidad puede verse influenciada por migración de hospederos aviares o cambios de comportamiento, así como eventos reproductivos en cierta época del año. Por ello, se evaluó la diversidad de aves entre épocas en dos hábitat de la RNL.

Primero, se calculó la abundancia de aves y la riqueza de especies de la comunidad por cada época y cada hábitat evaluado. Luego, se realizaron comparaciones estadísticas de abundancia y riqueza para ver si estas diferían significativamente según época y hábitat. Para ello, se organizaron los datos de forma que haya un registro de abundancia y riqueza por cada día evaluado. Luego, se evaluaron supuestos de normalidad y homocedasticidad de cada uno de estos parámetros de biodiversidad, considerando los factores de hábitat y época para evaluar la homocedasticidad. Así, se evaluó normalidad con la prueba shapiro-wilk y la homocedasticidad, con pruebas de Bartlett y de Fligner. La prueba de Bartlett es más sensible a valores *outliers*, por lo que también se optó por usar la de Fligner, que es más robusta. Ni la abundancia ni el número de especies presentaron una distribución normal, por lo que se usó el test no paramétrico de Wilcoxon-Mann-Whitney (relativo al t-student) para evaluar si existían diferencias estadísticamente significativas en el número de especies dependiendo del hábitat y de la estación. En el caso de la abundancia, los datos no presentaron una distribución normal, por lo que se realizó una transformación logarítmica. Una vez hecho esto, los datos transformados presentaron distribución normal y se sometieron a la prueba paramétrica t-student para evaluar si existían diferencias significativamente estadísticas de la abundancia entre los hábitats y entre las épocas.

Adicionalmente, considerando que el estudio abarca la comunidad de aves de la RNL, se evaluó la representatividad de los registros de riqueza obtenidos. Con esta finalidad, se realizó una estimación de la riqueza total a partir de curvas de especies acumuladas con ayuda del programa EstimateS (Colwell, 2013). Se empleó el índice de Jackknife 2 para estimar la riqueza total por hábitat y época y establecer si el esfuerzo de muestreo realizado proporcionó estimados representativos de la riqueza de aves en cada hábitat y época. A diferencia de otros métodos o índices para medir riqueza, el Jackknife 2 considera especies raras que se encuentran en exactamente 1 o 2 unidades de muestreo (días). Esto se hizo para explorar el incremento de especies raras registradas en la comunidad a lo largo del muestreo. La representatividad se calculó dividiendo el número de especies capturadas acumuladas entre el valor del Jackknife 2 de la última unidad de muestreo. A continuación, se presenta la ecuación para determinar el estimador Jackknife 2, el cual tiene en cuenta el número de especies observadas, el número de Singletons o **Q1** (especies que ocurren en una sola muestra) y Doubletons o **Q2** (especies que ocurren en dos

muestras), así como el número total de muestras o m . También, se calculó el índice de Diversidad de Simpson, el cual es un índice que considera la dominancia de especies, para todo el muestreo, ambas épocas y ambos hábitat.

$$S_{jack2} = S_{obs} + \left[\frac{Q_1(2m-3)}{m} - \frac{Q_2(m-2)^2}{m(m-1)} \right]$$

Por otro lado, se realizó una comparación entre hábitat y épocas de la comunidad de aves de la RNL considerando todas las capturas para evaluar cómo variaba la biodiversidad entre épocas y entre hábitat. Se generaron *clusters* para poder evaluar la similaridad de la comunidad de aves en diferentes épocas y ambos hábitat. También, se comparó esto entre las evaluaciones para entender mejor la variación de la biodiversidad a través del tiempo. Los *clusters* se realizaron en el programa Past (Hammer et al., 2001) utilizando las especies con sus respectivas abundancias. Para el algoritmo de agrupamiento se usó el método de UPGMA y a Bray-Curtis como medida de similaridad.

2.4. Análisis de la variación estacional y local del hemoparasitismo

Se comparó la prevalencia de Haemosporida (sumando casos de infección de *Plasmodium* y *Haemoproteus*) entre épocas y entre hábitats. También, se comparó la intensidad hemoparasitaria (IH) entre épocas y se evaluó el efecto de la época y el hábitat sobre la probabilidad de un ave de estar parasitado. Por otro lado, se tomaron en cuenta las recapturas para ver si el estado de salud del ave variaba en cuanto a hemoparásitos a través del tiempo (específicamente, entre épocas).

En general, la IH se define como el número de parásitos co-específicos encontrados en un hospedero infectado. En este estudio no se encontraron parásitos intercelulares (como del género *Trypanosoma* y microfilarias), solo intracelulares. Debido a que el objetivo de esta investigación se relaciona a la probable variación estacionalidad y local de los hemoparásitos de la comunidad de aves y no a su taxonomía, se identificaron los parásitos solo hasta el nivel de género. Cabe mencionar que las técnicas estándares para identificación de hemoparásitos a nivel específico son métodos de biología molecular y estuvieron fuera de los objetivos de esta investigación. Por lo tanto, para corroborar las hipótesis planteadas se definió a la IH como el número de hemoparásitos intracelulares promedio, en conjunto, sin distinguir si pertenecen a los géneros *Plasmodium* o *Haemoproteus*.

Se evaluó si habían diferencias significativas de la probabilidad de parasitismo entre época húmeda y época seca, así como entre los hábitats de Guayabito y de Puquial. La probable estacionalidad de la hemoparasitemia fue evaluada mediante modelos lineales generalizados: En el caso de presencia o ausencia de hemoparasitismo, al ser una variable de carácter binomial, se evaluó si la probabilidad de que

un ave esté parasitada es influenciada por temperatura, precipitación, hábitat y especie de ave. Para ello, los modelos consideraron la función de enlace *logit*. En otros modelos se usó la variable cualitativa “época” para evaluar si estos generaban resultados similares a los modelos que usaron temperatura y precipitación.

Por otro lado, para conocer si la intensidad de hemoparásitos fue significativamente diferente entre épocas y hábitat, se evaluaron modelos lineales generalizados, considerando a *Poisson* como la distribución de la intensidad hemoparasitaria (por ser una variable de conteo) y la función de enlace *log*. El análisis de modelos se realizó usando Rstudio (2015).

2.4.1. Modelos

Al evaluar los modelos lineales generalizados, se consideraron como significantes a las variables predictoras cuyo $p < 0.05$. Para modelar la intensidad de hemoparásitos se consideraron solo los casos con parasitismo ($IH > 0$). Es importante mencionar que los promedios de esta variable se redondearon a enteros, sin embargo, en los casos en los cuales la IH promedio de un individuo era menor a 1, automáticamente se lo redondeaba a 1.

Los modelos que predijeron la probabilidad de estar parasitado (P_p) e IH incluyeron como variables predictoras la época (seca o húmeda), la temperatura y precipitación promedio de los días correspondientes a las evaluaciones de campo; el hábitat de muestreo (Guayabito o Puquial), la especie y algunos factores que son características de la historia natural de la especie de ave, que, al ser más específicos, pueden explicar mejor el efecto de la especie en la probabilidad de estar parasitado:

- Estrategia social (SC): gregario, en parejas, solitario
- Densidad poblacional (DEN): es la abundancia de la especie por salida de campo. No se consideró relativizar la abundancia con el área, pues todas las aves capturadas pertenecieron a un mismo área de estudio.
- Gremio según estrato arbóreo (GRE): estrato bajo (0-1m), estrato medio (1-2.5m), estrato de dosel (>2.5m)
- Inmunocompetencia.

La inmunocompetencia hubiese sido un factor importante a considerar en los modelos que determinan la intensidad hemoparasitaria y la probabilidad de que un individuo se encuentre parasitado, pero no se usó porque es un factor que puede medirse solo con parámetros fisiológicos relacionados a la respuesta inmune; como linfocitos, monocitos, eosinófilos, heterófilos, basófilos, trombocitos y anticuerpos (Ricklefs y Sheldon, 2007). No se pudo disponer de datos confiables de estos parámetros, ya que todas las muestras de sangre fueron solo de sangre periférica.

Es importante mencionar que, para la evaluación de modelos, la temperatura se usó en grados kelvin, pues es una escala absoluta que no presenta valores negativos, lo que evita que haya interferencia con los cálculos matemáticos que realizó el programa que corrió los modelos. En la Tabla 5 se observan las variables respuestas modeladas por variables predictores en diferentes modelos. Todos los modelos generaron un índice de Akaike (AIC) para poder priorizar los resultados de unos con respecto a otros, lo cual fue relevante para la discusión. Los modelos se corrieron utilizando Rstudio.

- Modelos evaluados a nivel de comunidad

Se analizaron modelos de probabilidad de parasitismo e intensidad hemoparasitaria y solo se consideraron observaciones de especies con un n específico mayor a 5.

Para representar la estacionalidad se utilizó una variable predictora cualitativa, época (húmeda o seca), como en los modelos 1a, 2a, 1b y 2b mientras que, en otros, se utilizaron variables predictoras cuantitativas como temperatura y precipitación: modelos 3a, 4a, 5a, 3b, 4b y 5b. Los modelos que se analizaron a nivel de comunidad incluyeron, en algunos casos, a la especie como variable predictora (modelos 2a, 4a, 2b, 4b) para evaluar si la probabilidad de estar parasitado y la intensidad hemoparasitaria diferían significativamente por especie. Luego, se evaluaron modelos dejando de lado la especie como variable predictora y reemplazándola por variables más específicas como la estrategia social, la densidad poblacional y el gremio según estrato (modelos 5a, 5b).

- Modelos evaluados a nivel de especie

Se analizaron modelos de probabilidad de parasitismo e intensidad hemoparasitaria para evaluar si se observaba una tendencia en cada caso. Solo se evaluaron modelos en especies cuyo n específico fue mayor a 15. Esto se hizo porque muchas especies tenían un n pequeño y las especies que tenían un $n > 30$ eran muy escasas para poder analizar con ellas los modelos e interpretar los resultados como representativos de la comunidad de aves. Por ejemplo, si una especie de ave hubiese sido representada solo por dos individuos en la muestra, el modelo no se hubiese podido correr.

Los modelos que determinaban la probabilidad de parasitismo y modelos que determinaban intensidad hemoparasitaria usaron variables predictoras que representaban estacionalidad (Tabla 5): época (modelos 6a y 6b) o temperatura y precipitación (modelos 7a, 8a, 7b y 8b). En otros modelos, se usó solo la densidad poblacional como variable predictora de todas las variables relacionadas a la historia de vida de las especies, pues era la única que variaba a nivel de especie (modelos 8a y 8b).

Tabla5. Modelos construidos para explicar la variación estacional de la hemoparasitemia.

	Probabilidad de parasitismo (Pp)	Intensidad hemoparasitaria (IH)
Modelos a nivel de comunidad	1a. $Pp = \text{época} * \text{hábitat}$	1b. $IH \text{ en la comunidad} = \text{época} * \text{hábitat}$
	2a. $Pp = \text{época} * \text{hábitat} + sp$	2b. $IH \text{ en la comunidad} = \text{época} * \text{hábitat} + sp$
	3a. $Pp = T * \text{precipitación} * \text{hábitat}$	3b. $IH \text{ en la comunidad} = T * \text{precipitación} * \text{hábitat}$
	4a. $Pp = T * \text{precipitación} * \text{hábitat} + sp$	4b. $IH \text{ en la comunidad} = T * \text{precipitación} * \text{hábitat} + sp$
	5a. $Pp = T * \text{precipitación} * \text{hábitat} + SC * DEN * GRE$	5b. $IH = T * \text{precipitación} * \text{hábitat} + SC * DEN * GRE$
Modelos a nivel de especie	6a. $Pp = \text{época} * \text{hábitat}$	6b. $IH = \text{época} * \text{hábitat}$
	7a. $Pp = T * \text{precipitación} * \text{hábitat}$	7b. $IH = T * \text{precipitación} * \text{hábitat}$
	8a. $Pp = T * \text{precipitación} * \text{hábitat} + DEN$	8b. $IH = T * \text{precipitación} * \text{hábitat} + DEN$

sp: especie, SC: estrategia social, DEN: densidad poblacional, GRE: gremio según estrato arbóreo

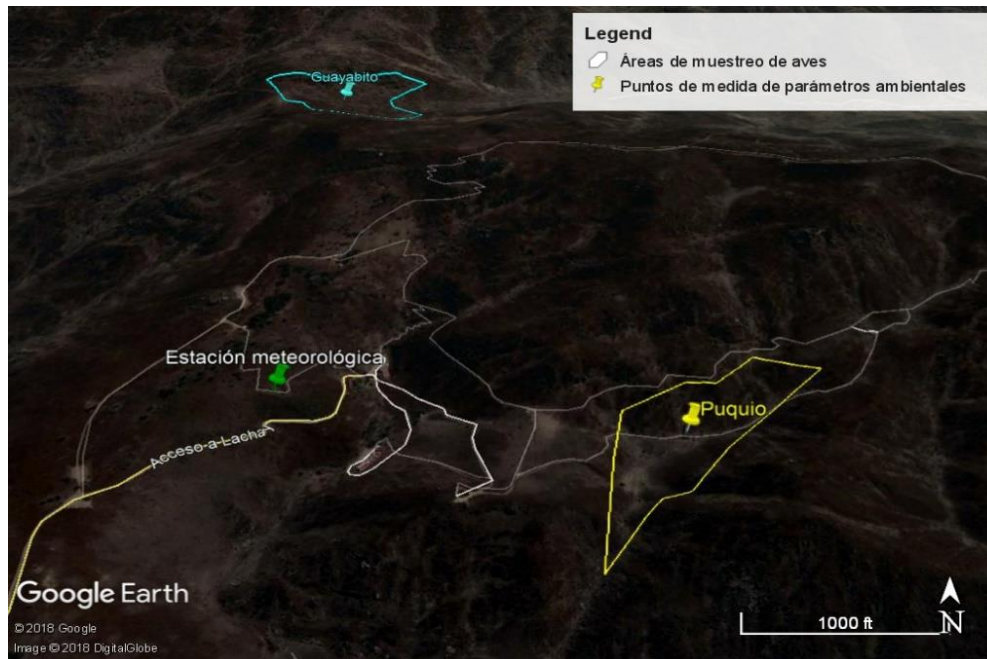
3. Colecta de datos

3.1. Captura de aves con redes de neblina

Las redes se colocaron en distintos puntos dentro de Guayabito y el Puquial, formando una zona de muestreo aproximada a la que se observa en la Figura 12. Las redes estuvieron abiertas desde las 5:30am hasta las 5:30pm y se revisaron cada 30 minutos.

Las aves capturadas se colocaron en bolsas de tela limpias, en lugares seguros y bajo sombra hasta su procesamiento. Las bolsas fueron de tela para permitir el intercambio de gases, de tal forma que las aves pudiesen respirar sin dificultad; y blancas, para disminuir el efecto de la temperatura ambiental. Se usó una bolsa por ave.

Figura12. Zonas de captura de aves. En celeste se aprecia la zona usada al muestrear en el hábitat Guayabito y en amarillo, la del hábitat Puquial.



*1000ft (pies)= 304.8m

3.2. Identificación del ave y extracción de sangre

Luego de sacar al ave de la bolsa, se le identificó observando detalles como patrones de coloración en las plumas, patas y pico, así como su distribución usando el libro de aves de Perú (Schulenberg et al., 2007).

A continuación, para la extracción de sangre, primero se colocó su cuerpo en la palma de la mano izquierda, mientras los dedos índices y medio rodearon su cuello y los demás dedos rodearon su cuerpo (Fig13). La presión aplicada al sostener al ave debe ser la suficiente para poder procesarla sin lastimarla u obstruir su respiración (Whitworth et al., 2007). Conjuntamente, con la mano derecha se realizó la extracción de sangre de la vena braquial y se consideraron observaciones necesarias, como, por ejemplo, la presencia de moscas hipobóscidas (vector de *Haemoproteus*) que suelen esconderse en el plumaje.

Figura13. Forma de sostener al ave mientras se la procesa.



Por último, se extrajo en total 12-50uL de sangre de la vena braquial del ala para los análisis posteriores (Fig14). Para ello, primero se desinfectó la zona con un algodón con alcohol 70°, de tal manera que permaneció libre de plumas o impurezas durante la extracción. Luego, se realizó la punción en un ángulo de 40° a la vena braquial (Owen, 2011) usando agujas hipodérmicas estériles de tuberculina (25G x 5/8"). Se empleó una hipodérmica para cada ave, la cual solo fue empleada para la punción, y la sangre fue recolectada mediante capilares heparinizados con sodio (80 iu/ml), cuya longitud fue de 75 mm \pm 0,5 mm y el espesor de la pared de aprox. 0,2 75 \pm 0,025 mm. Los capilares empleados estaban heparinizados para evitar la coagulación de la sangre. Es importante mencionar que el volumen de sangre extraído debe ser reducido para minimizar cualquier efecto adverso sobre el individuo procesado. Owen (2011) sugirió que el volumen de sangre extraído de un ave no supere el 1% de su masa corporal. También, para determinar el volumen aceptable, indicó multiplicar por 10 la masa del ave en gramos y el número que resulte indicaría el volumen en microlitros que puede ser colectado.

Posterior a la extracción, se procedió a colocar inmediatamente un algodón seco en la zona de punción mientras se aplicaba una presión leve, y se esperó que se produjera la coagulación para prevenir posibles infecciones. Inmediatamente a la toma de la muestra de sangre, se realizaron frotis con la sangre del capilar de la siguiente forma: se situó una gota de sangre del capilar en el extremo de una lámina, acto seguido, se colocó el borde de una segunda lámina sobre la gota para que la sangre se esparciera a lo largo de este. En seguida, la sangre se esparció transversalmente sobre la primera lámina en un ángulo de 30°- 45° (Fig15).

Así mismo, se esperó 2 minutos para que la sangre seque sobre la lámina y se impregnó con alcohol etílico de 96° mediante aspersion como método de fijación del tejido para su preservación (Adewoyin et al., 2014; Cheesbrough, 2006). Es importante que el alcohol no se evapore y que fije la lámina durante 10 minutos (Adewoyin et al., 2014). En total, se realizaron 2-3 réplicas de frotis por individuo, dependiendo del tamaño del ave y de la cantidad de sangre obtenida. Si el ave era pequeña, la extracción de sangre solía ser mínima

para limitarse a 1 o 2 frotis y así se evitaría perjudicar su supervivencia. Luego, se aseguró la coagulación de la vena.

Figura14. Forma adecuada de manipular a un ave durante la punción (abajo) y extracción de sangre con un capilar por la vena braquial (arriba). Figura extraída del artículo de Owen (2011).

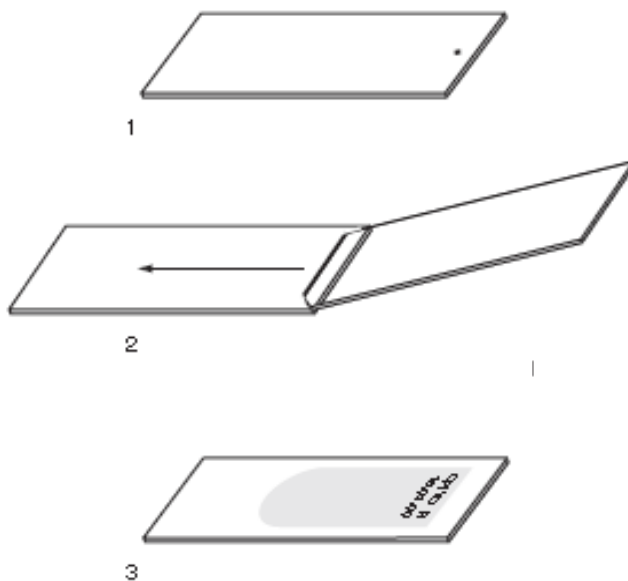
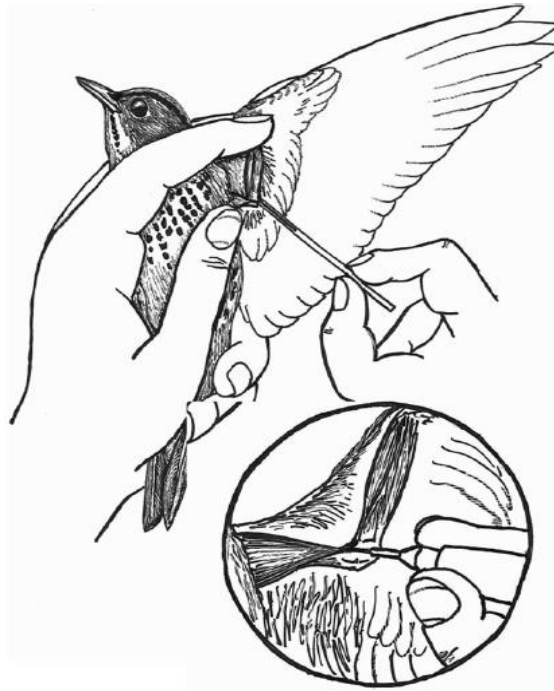


Figura15. Realización de un frotis. (1) Se coloca una gota de sangre con un capilar al extremo de una lámina, (2) Se coloca una segunda lámina sobre la gota y se espera que se esparza a lo largo del borde, luego se la desliza sobre la primera lámina, (3) Dejar secar el frotis y etiquetar/rotular la lámina en un extremo. Figura modificada de la página 320 del texto de Cheesbrough (2006).

3.3. Anillamiento de aves

Luego de la extracción de sangre, el ave se anilló y fue puesta en libertad. Las aves se anillaron para comparar el posible estado de infección de la primera captura de un individuo y las siguientes recapturas. Se analizó la presencia o ausencia de hemoparásitos y la variación de intensidad de los individuos de una captura a otra.

Para el anillamiento, se usaron anillos plásticos de colores que presentan una abertura lateral, asimismo, pueden tener diferentes tamaños, según el grosor del tarso del ave.

Se marcaron los anillos con códigos para poder identificar individuos en las posibles recapturas. En general, el radio del anillo debe ser ligeramente mayor al radio máximo que pueda tener el tarso del ave (Whitworth et al., 2007), esto para permitir su libre movimiento y evitar posibles heridas en la extremidad. En cada ave anillada, el anillo se abrió ligeramente desde la abertura hacia afuera y se colocó alrededor de la parte más fina del tarso del ave, para luego cerrar el anillo lenta y delicadamente con unos alicates. Se verificó que el anillo se encuentre ligeramente suelto de tal forma que pueda moverse unos milímetros de arriba a abajo y viceversa a lo largo del tarso.

Por último, la liberación de las aves se realizó colocando al individuo sobre la palma de la mano de forma delicada y se esperó a que este emprenda vuelo sin asustarlo, empujarlo o lanzarlo.

3.4. Tinción del tejido sanguíneo

Posteriormente, en el Laboratorio de Estudios en Biodiversidad (LEB), las láminas fijadas se tiñeron con una solución de Giemsa Madre que fue diluida al 40% con agua destilada (pH: 7.1-7.2) y se dejaron reposando 40-60 minutos (Cheesbrough, 2006; Garvin et al., 2006; Matta et al., 2004). Luego, se enjuagaron con agua sin dejar que se desprenda la muestra y se dejaron secar al ambiente. Este procedimiento se realizó con el objetivo de poder identificar adecuadamente los eritrocitos y hemoparásitos con la ayuda del microscopio.

3.5. Conteo de hemoparásitos en eritrocitos

Posterior a la tinción de frotis, estos se observaron en el microscopio primero a 400x para verificar la presencia de posibles microfilarias y tripanosomas y luego se observaron los frotis a 1000x (usando aceite de inmersión), para poder detectar posibles hemoparásitos intracelulares (32-35). Para conocer la intensidad de la muestra, se revisaron 10 campos de 1000X (estimando 2000 eritrocitos) y se contaron parásitos intracelulares (como *Plasmodium*, *Haemoproteus*). Este número de campos a contar fue sugerido por Cheesbrough (2006), quien aproximó a 2000 la cantidad de células encontradas en 8 campos. Además, mencionó que debían contarse de 10-50 campos para determinar el número de hemoparásitos, dependiendo de la carga parasitaria. En el presente estudio, hubo casos en los cuales se revisaron 10

campos, como se había propuesto en un principio, mas no se registró ningún hemoparásito, por lo que se siguió contando hasta 23 campos (aproximadamente 5000 eritrocitos) para asegurar su ausencia. Por otro lado, Cheesbrough propuso estimar el número de hemoparásitos por microlitro de sangre, sin embargo, debido a que en este estudio no se contó con calcular estos volúmenes de forma precisa, se optó por usar el número de hemoparásitos encontrados en 2000 eritrocitos. Por cada ave procesada, se realizaron 1-3 frotis réplica, dependiendo del volumen total de sangre extraído. El número de hemoparásitos encontrado por frotis réplica se promedió para cada ave, obteniendo la IH promedio en 2000 eritrocitos. Estos promedios fueron utilizados para el análisis de hemoparasitismo de la comunidad de aves.

4. Aspectos éticos y medidas de bioseguridad

Es importante mencionar que para cada ave se utilizaron bolsas de tela diferentes, es decir, cada bolsa se usó una sola vez. Esta medida tuvo como fin evitar la transmisión cruzada de enfermedades o parásitos entre aves. Por otro lado, la persona procesando a las aves se desinfectó adecuadamente las manos con alcohol de 96° después del manejo de cada ejemplar. Esta medida se tomó para evitar la transmisión de enfermedades y asegurar la bioseguridad de la persona. Además, es importante mencionar que la experiencia previa de cada investigador que manipuló las aves en estas evaluaciones fue fundamental para asegurar el bienestar del ejemplar evaluado.

Asimismo, se utilizó un tacho de residuos peligrosos para arrojar materiales usados como algodones y capilares con sangre (residuos biológicos), así como pedazos de vidrio de estos últimos, pues las aves u otros organismos podrían ingerirlos y así generar cortes en sus órganos internos. Estos desechos generados fueron llevados al LEB para desecharlos adecuadamente.

Así mismo, es sumamente importante mencionar que en el proyecto no se sedaron animales y no se realizaron procedimientos de eutanasia. Por último, el proyecto fue aprobado por Comité Institucional de Ética para el Uso de Animales o CIEA (Constancia 033-04-17) de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (anexo3a).

Finalmente, la investigación se realizó luego de obtener el permiso de Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SERNANP). El número del permiso es **002-2017** y el documento se encuentra adjunto como anexo3b.

VII. Resultados

1. Estacionalidad climática

Primero, se evaluaron los datos climáticos registrados por la estación meteorológica (EM) de la RNL y la información de los *dataloggers* para identificar las probables variaciones de parámetros ambientales por épocas y hábitat evaluados.

Se analizaron los datos de temperatura y precipitación promedio diarias de todo el año 2017 recopilados por la EM, encontrando que la temperatura fue más elevada durante enero-mayo y noviembre-diciembre, mientras durante junio-octubre fue más baja (Fig16a). También, durante junio-octubre la precipitación alcanzó valores elevados, mientras que el resto del año se mantuvo más baja o cercana a 0 (Fig16b). Adicionalmente, se hicieron pruebas estadísticas no paramétricas para evaluar diferencias significativas de temperatura y precipitación entre meses, encontrando que, entre varios de estos, ambos parámetros fueron significativamente distintos (para temperatura KW: $\chi^2: 332.66$, $p < 0.05$, para precipitación KW: $\chi^2: 172.95$, $p < 0.05$, (ver valores de significancia de las post pruebas con corrección de Bonferroni en anexo4). Por ejemplo, la temperatura y precipitación difirieron significativamente entre enero y julio, entre enero y agosto, entre enero y septiembre, entre febrero y julio, entre febrero y agosto, entre febrero y septiembre, entre marzo y julio, entre marzo y agosto y entre marzo y septiembre. También se hizo un análisis usando cuatro grupos de tres meses cada uno, encontrando diferencias significativas de temperatura y precipitación entre los cuatro grupos (para temperatura KW: $\chi^2: 291.21$, $p < 0.05$, para precipitación KW: $\chi^2: 143.08$, $p < 0.05$, ver valores de significancia de las post pruebas con corrección de Bonferroni en anexo 5).

Además, durante las tres primeras evaluaciones, se pudo observar que la RNL estuvo predominantemente árida y seca mientras que durante las dos últimas estuvo mucho más húmeda y con vegetación abundante (Fig17). Es importante mencionar que en marzo de 2017 se manifestó un evento Niño. Según la web del SENAMHI, El periodo de diciembre 2016 a mayo del 2017 calificó formalmente como el “El Niño Costero” de magnitud moderada, con condiciones frías neutras en el Pacífico Central (Infraestructura de Datos Especiales del SENAMHI).

Figura16. Variación diaria de temperatura (a) y precipitación (b) diarias promedio durante 2017. En (a) la línea gris representa la temperatura medida por bulbo seco y la línea negra, por bulbo húmedo.

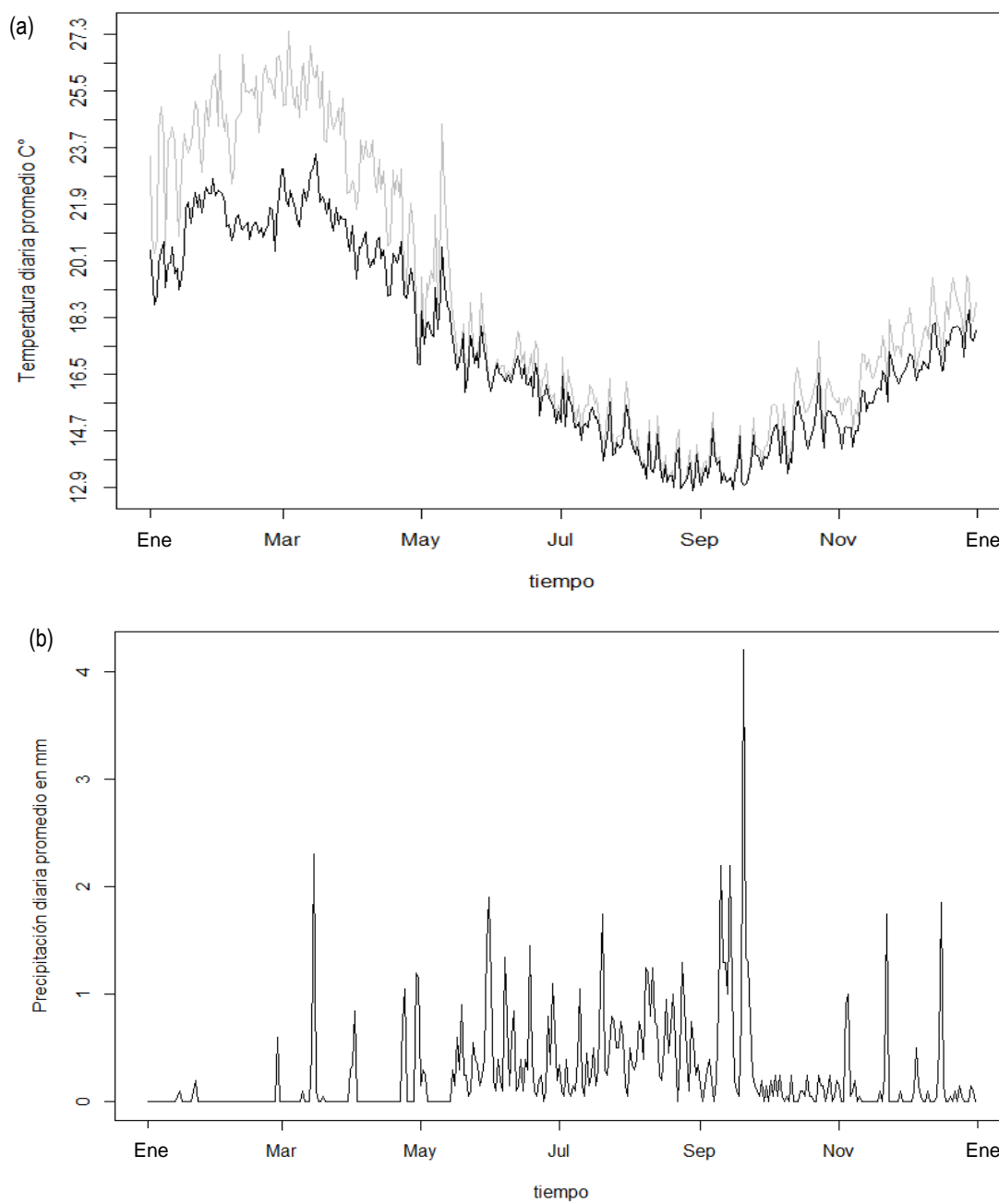


Figura17. Lomas de Lachay en épocas seca (a, c) y húmeda (b, d) en ambos hábitat evaluados. Las fotos de Guayabito (a,b) fueron tomadas casi en el mismo punto, pero las del Puquial (c, d), en diferentes ubicaciones. Créditos de las fotos: Romina Najarro (a,c,d) y Ana Peralta (b).



1.1. Variación local de parámetros ambientales

A partir del análisis de datos de los *dataloggers* se observó que durante las tres últimas evaluaciones Guayabito presentó una temperatura significativamente diferente a la del Puquial (Wilcoxon: $W= 477090$, $p=0.019$), lo cual también sucedió con la humedad relativa (Wilcoxon: $W=142500$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$). Esto también se puede apreciar en la Figura18, en la cual la mediana de la temperatura en Guayabito es mayor que la del Puquial; y la humedad relativa tiende a ser mayor en Puquial que en Guayabito.

Por otro lado, al evaluar la variación de variables climáticas por evaluación (salidas de campo de mayo, julio-agosto y septiembre-octubre), se observó que la temperatura fue significativamente diferente entre estas tres últimas evaluaciones (KW: $\chi^2=1258.9$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$, ver significancias de post pruebas con corrección de Bonferroni en anexo6). La mediana de los datos de temperatura fue cada vez menor en el tiempo (Fig19), ($T^{\circ}_{\text{evaluación \#3}} > T^{\circ}_{\text{evaluación \#4}} > T^{\circ}_{\text{evaluación \#5}}$). Con respecto a la humedad relativa, esta también fue significativamente diferente en al menos dos evaluaciones (KW $\chi^2=1097.3$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$): la de mayo difirió significativamente de la de julio-agosto y de la de septiembre-octubre, mientras que la evaluación de julio-agosto y la de septiembre-octubre no fueron significativamente distintas en humedad relativa (ver valores de significancia de las post pruebas con corrección de Bonferroni en anexo6). La tercera evaluación fue la que presentó una menor humedad relativa (Fig19).

Figura18. Temperatura (°C) y Humedad relativa (%) por hábitat registradas por los *dataloggers*.

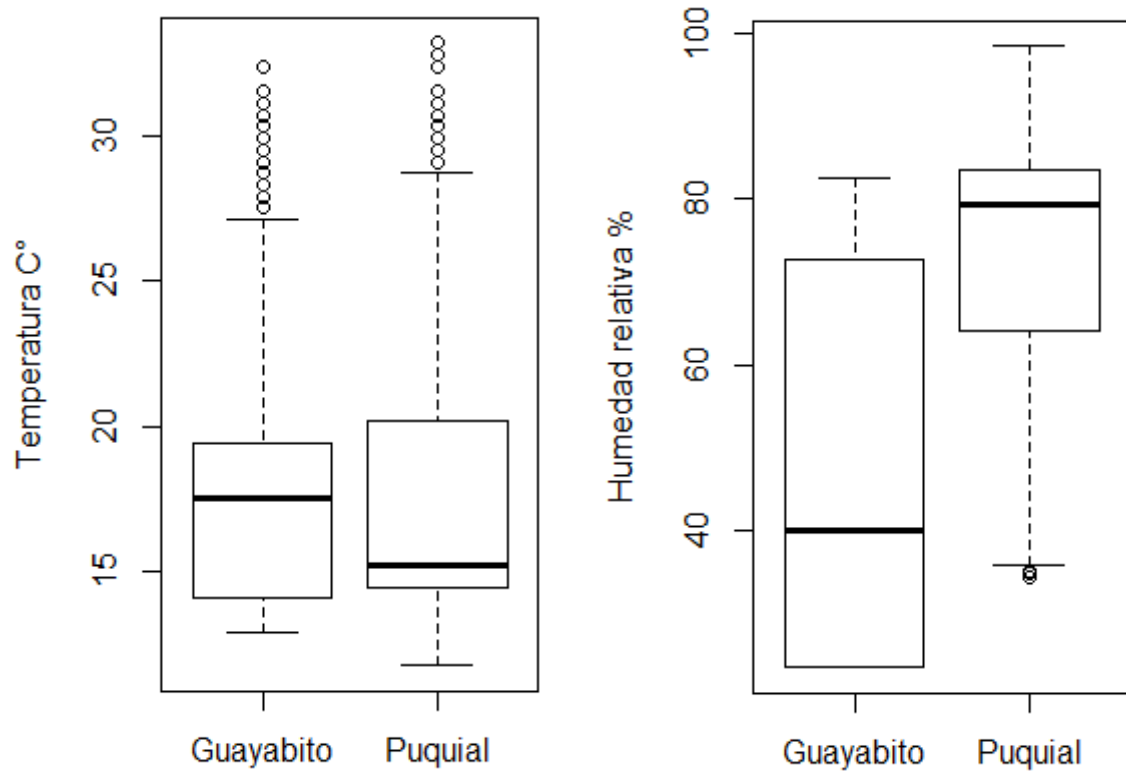
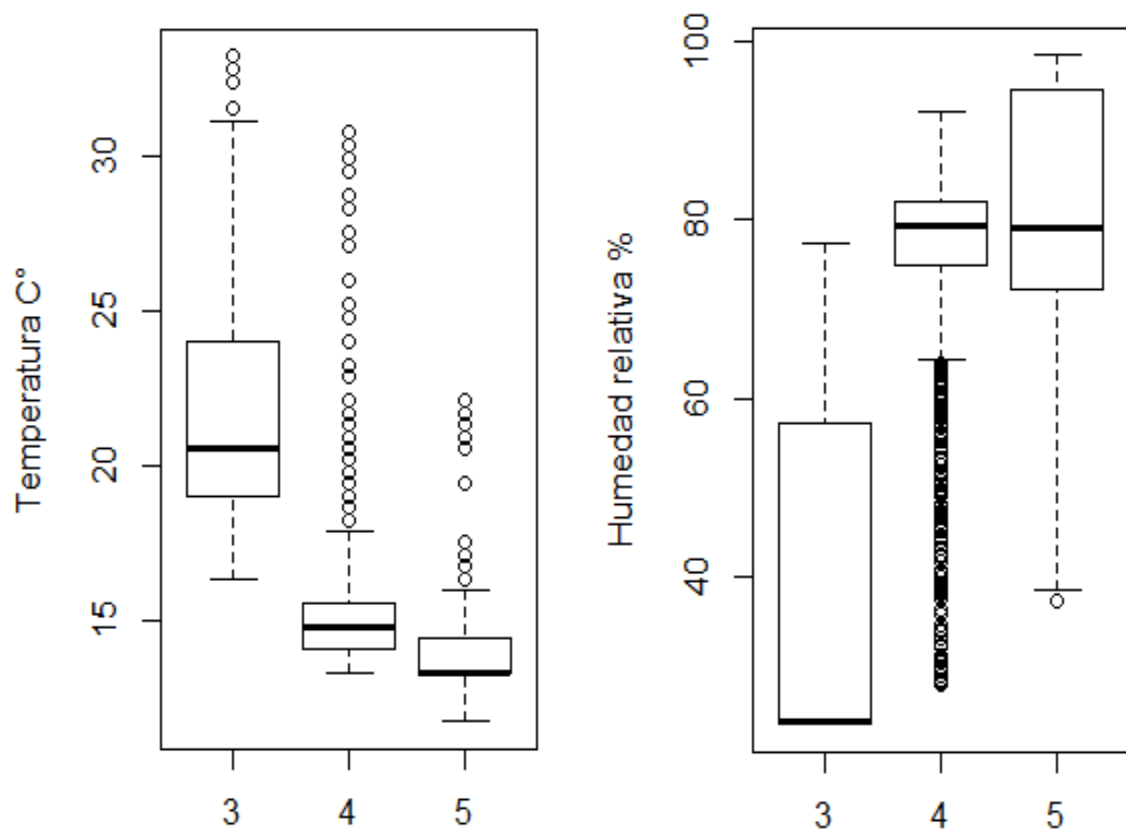


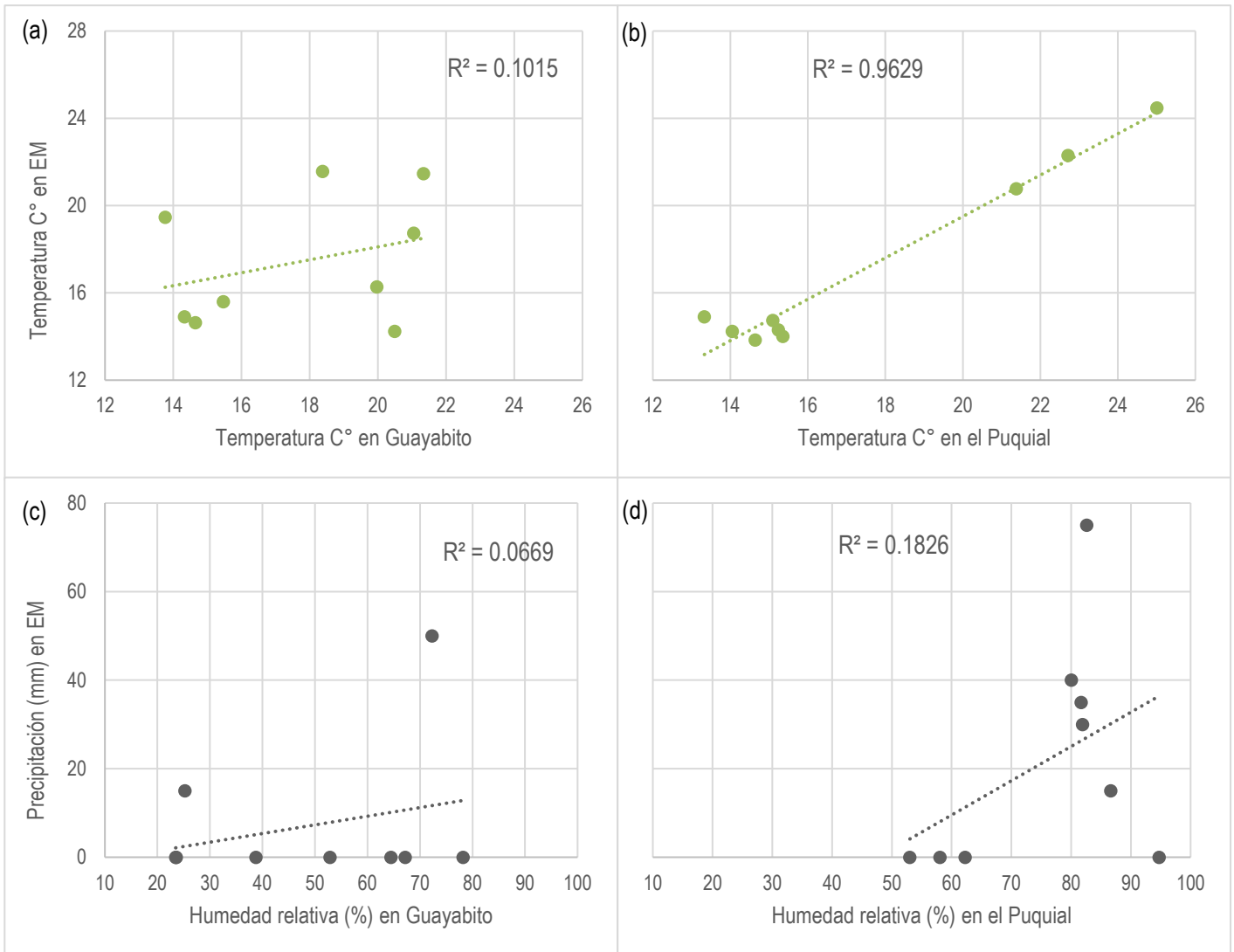
Figura19. Temperatura (°C) y Humedad relativa (%) por evaluación registradas por los *dataloggers*.

Códigos de las evaluaciones: 3: mayor, 4: julio-agosto, 5: septiembre-octubre.



También, se evaluó la correlación de datos de temperatura y humedad relativa de Guayabito y Puquial con datos de temperatura y precipitación de la EM utilizando datos de las fechas coincidentes de muestreo de aves de las tres últimas evaluaciones (días de mayo, julio-agosto y septiembre-octubre). Así, las temperaturas de Guayabito y la EM no estuvieron correlacionadas de forma significativa (Pearson=0.3186, $p=0.403$), mientras que las del Puquial y la EM sí mostraron significancia en la correlación (ρ de Spearman=0.8167, $p=0.01$), (Fig20a y b). Además, al relacionar la precipitación de la EM con la humedad relativa tanto de Guayabito como de Puquial, no se encontraron correlaciones significativas en ningún caso (ρ de Spearman=0.1598, $p=0.681$ y ρ de Spearman=0.3222, $p=0.398$, respectivamente), (Fig20c y d).

Figura20. Correlación de temperatura y humedad relativa de Guayabito y Puquial (*datta loggers*) con la temperatura y precipitación de la estación meteorológica.



2. Análisis comunitario de la biodiversidad de aves

Se capturó un total de 282 aves, sin embargo, solo se obtuvo muestras de sangre de 270 aves, esfuerzo que se utilizó para responder las preguntas relacionadas a hemoparasitismo. Se capturaron 19 especies diferentes de aves pertenecientes a 12 familias (Tabla6). Durante la época húmeda se registraron más especies que la seca (14 vs. 11) y en Guayabito se capturaron más especies que en el Puquial (18 vs. 14). Empero, la riqueza de especies no fue significativamente diferente entre estaciones (Wilcoxon: $W=143$, $p=0.084$) ni entre ambos hábitat (Wilcoxon: $W=83.5$, $p=0.369$). El índice de Simpson de todo el muestreo fue de 0.765, en época húmeda fue de 0.695 y en época seca fue de 0.856, mientras que en el hábitat de Guayabito fue de 0.789 y en el de Puquial, 0.744.

Adicionalmente, solo 6 especies fueron capturadas tanto en época seca como en época húmeda: *Columbina cruziana*, *Zenaida auriculata*, *Zonotrichia capensis*, *Geositta crassirostris*, *Troglodytes aedon* y *Pyrocephalus rubinus*. De entre todas las especies, la mayor abundancia la presentaron *Zonotrichia capensis* (44.68%) y *Conirostrum cinereum* (14.89%). Entre familias, Emberizidae y Thraupidae tuvieron la mayor cantidad de individuos (48.94% y 17.01% respectivamente). La época que presentó mayor abundancia de aves fue la húmeda y en el caso del hábitat, fue el del Puquial (Fig21). Estadísticamente, la abundancia de aves fue significativamente diferente entre estaciones ($t=3.1887$, $gl=17.69$, $p=0.00517$), mas no entre ambos hábitat ($t=-1.7564$, $gl=23.463$, $p=0.092$)

A su vez, se evaluó qué tan similar fue la comunidad de aves en época seca y en época húmeda, y en el hábitat de Guayabito y la del Puquial. Al considerar las especies por evaluación (salidas de campo), se formaron dos grandes *clusters* en el análisis de agrupamiento: un primer *cluster* que incluye las tres primeras evaluaciones y un segundo *cluster* que incluye las últimas dos evaluaciones, cada uno correspondiente a época seca y húmeda respectivamente (Fig22a). Los grupos de las dos últimas evaluaciones fueron más similares entre ellas que las de las tres primeras evaluaciones (40% vs 20% aproximadamente, ver Fig22a). La similaridad de la comunidad entre diferentes hábitat fue mayor durante las dos últimas evaluaciones (5P, 5G, 4P, 4G), correspondientes a época húmeda, que, durante las tres primeras, en las cuales los grupos individuales formaron grupos pequeños con los que compartieron el mismo hábitat (1P, 2P, 3P y luego 1G, 3G, 2G).

Al considerar solo la época y los hábitats (Fig22b), se observó mejor que la comunidad se diferenció más entre estaciones que entre los hábitats, ya que en el análisis muestra dos grupos HP-HG y SP-SG correspondientes a (1) época húmeda y puquial, época húmeda y guayabito y (2) en otro grupo a la época seca y puquial, época seca y Guayabito. Los dos hábitat fueron más similares entre sí en época húmeda que en época seca (Fig22b), lo que se puede observar al comparar la similaridad de los dos grupos formados en la Fig22b, la cual es de 0.35 entre Guayabito y Puquial en época seca y de 0.55 en época

húmeda, aproximadamente. Considerando solo las épocas, las comunidad de la época seca fue similar a la de la época húmeda en solo un 20% aproximadamente (Fig22b).

Tabla6. Abundancia de las especies de la comunidad de aves. ES: Época seca, EH: Época húmeda, G: guayabito, P: Puquial.

Familia	Especies	ES		EH		Distribución de la especie en Perú (Schulenberg et al., 2007)	Migración o movimiento local	Gremio trófico principal	Gremio según estrato arbóreo
		G	P	G	P				
Columbidae	<i>Columbina cruziana</i>	1	13	2	1	Vertiente oeste de los Andes hasta 2800 msnm y en valles intermontanos secos. Común en hábitats abiertos como matorrales y parques.	-	Granívoro	Bajo
	<i>Metriopelia ceciliae</i>	0	1	0	0	Vertiente oeste de los Andes y valles intermontanos en 1700-4100 msnm. También, presente a 500-1000 msnm en la vertiente oeste del sur de los Andes y en el valle del Marañón. Suele ocurrir en matorral montano, en áreas semiáridas y pueblos. No está presente en la más húmeda vertiente este de los Andes.	-	Granívoro	Bajo
	<i>Zenaida auriculata</i>	1	8	1	0	Vertiente oeste de los Andes, valles intermontanos hasta 4000 msnm, valle del Huallaga. Típica en áreas abiertas semiáridas, campos de cultivo, matorrales y pueblos.	-	Granívoro	Medio
Emberizidae	<i>Poospiza hispaniolensis</i>	0	0	2	10	Común en la costa y en las pendientes bajas de los Andes del oeste hasta los 2900 msnm. Escaso y local en Arequipa. Ocurre en matorral desértico, bosque seco, bosque ribereño y al borde de campos de cultivo.	En Ecuador, se mueve según la temporada de lluvias, incrementando su número en el suroeste.**	Insectívoro (Jaramillo, 2019)	Medio (Schulenberg et al., 2007)
	<i>Zonotrichia capensis</i>	4	13	39	70	Común y ampliamente distribuido en la costa y los Andes de 0-4500 msnm. También ocurre hasta los 350 msnm en la vertiente este del valle del Mayo y Huallaga central. Se presenta en jardines, campos agrícolas y hábitats abiertos.	-	Granívoro	Bajo
Fringillidae	<i>Carduelis magellanica</i>	0	0	6	7	Ampliamente distribuido desde 0-4200 msnm de la vertiente occidental de los Andes y en valles intermontanos. Poco común en vertientes húmedas de los Andes que miran hacia el este, raro por debajo de 2000 msnm en la vertiente este de los Andes del norte, pero en el sur desciende hasta 400 msnm.	-	Granívoro	Medio

Familia	Especies	ES		EH		Distribución de la especie en Perú (Schulenberg et al., 2007)	Migración o movimiento local	Gremio trófico principal	Gremio según estrato arbóreo
		G	P	G	P				
Furnariidae	<i>Geositta crassirostris</i>	1	0	0	1	En lomas costeras ocurre de 300-800 msnm y en vertientes de los Andes ocurre de 1875-3500 msnm. Se encuentra en laderas con rocas desparramadas, arbustos dispersos y cactus columnares.	No migra, endémico	Insectívoro (Schulenberg y Johnson, 2017)	Bajo, se posa en rocas
	<i>Leptasthenura striata</i>	1	0	0	0	Laderas áridas con vegetación dispersa al oeste de los Andes, valles intermontanos secos al sur del centro del Perú. Ocurre de 2000-4200 msnm .	Puede descender hasta 900m localmente*	Insectívoro	Medio (Remsen, 2019)
Parulidae	<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	0	0	3	1	Ocurre en el noroeste, siguiendo por la costa hacia el sur hasta Ica y en el medio y alto valle del Marañón, hasta 2700 msnm y en el sur de la Amazonía y en valles intermontanos localmente hasta 2200msnm. Se encuentra a poca altura en sotobosque herbáceo en bordes de bosque y en matorrales a orillas de ríos en Amazonía.	Posible emigrante austral en la Amazonía*	Insectívoro	Bajo
Psittacidae	<i>Psilopsiagon aurifrons</i>	0	0	13	0	Ocurre en la vertiente oeste de los Andes, hasta 3100 msnm en matorrales montanos y hábitats abiertos, también en valles intermontanos y en la cuenca del Titicaca a 3450-4200msnm.	Migración altitudinal: se mueve a menor altura en invierno (Collar et al., 2019)	Frugívoro	Alto
Thraupidae	<i>Conirostrum cinereum</i>	0	0	9	33	Ocurre desde la costa hasta 4200 msnm al oeste de los Andes y en valles intermontanos, localmente hasta 2150 msnm en la vertiente este de los Andes, en bosques abiertos, jardines, arbustos en áreas agrícolas, matorral montano y bordes de bosque.	Mayormente residente pero presenta algunos movimientos locales o estacionales, especialmente en zonas secas de árboles (Hilty y Kirwan, 2019).	Insectívoro (Hilty y Kirwan, 2019).	Medio (Chavez, 2018)
	<i>Porphyrospiza alaudina</i> (antes <i>Phrygilus alaudinus</i>)	1	6	0	0	Ocurre en matorral montano, bordes de campos agrícolas y en matorral seco. Se presenta localmente cerca de la costa en el norte de Perú, pero más comúnmente en altitudes bajas en el centro y sur del Perú, también sube hasta 4100msnm en los Andes.	No migra	Granívoro (Jaramillo, 2019a)	Medio

Familia	Especies	ES		EH		Distribución de la especie en Perú (Schulenberg et al., 2007)	Migración o movimiento local	Gremio trófico principal	Gremio según estrato arbóreo
		G	P	G	P				
	<i>Sicalis raimondii</i>	0	0	1	0	Ocurre en la vertiente oeste de los andes de 200-2500 msnm en colinas áridas y rocosas.	Cambios en abundancia dependiendo de patrones locales de neblina y lluvia (Jaramillo, 2019c)	Granívoro	Bajo
Tinamidae	<i>Nothoprocta pentlandii</i>	1	0	0	0	Común en la vertiente occidental de los Andes y en valles intermontanos, de 2000-3600 msnm, donde se encuentra el matorral montano y bosques de <i>Polylepis</i> y pastizales. También en matorral y sotobosque ralo de bosques secos al pie de los Andes y en las lomas, 200-900 msnm.	No migra	Granívoro (Cabot et al., 2019)	Bajo
Trochilidae	<i>Rhodopis vesper</i>	0	0	1	0	Ampliamente distribuido al oeste de los Andes, hasta 3800 msnm en matorrales, bordes de bosque, áreas agrícolas y jardines.	Principalmente sedentario pero se han reportado movimientos altitudinales locales para <i>atacamensis</i> (subespecie chilena) (Schuchmann et al., 2019).	Nectarívoro	Medio
Troglodytidae	<i>Troglodytes aedon</i>	5	1	1	7	Ampliamente distribuido y común en prácticamente todo el Perú, hasta 4600 msnm, aunque es muy local en la Amazonía y en vertientes húmedas de los Andes. En hábitats abiertos con arbustos bajos y malezas dispersas, como en bordes de bosque y vegetación secundaria joven, matorral montano y zonas agrícolas, también presente en jardines y áreas cerca de poblados.	En Perú es residente	Insectívoro (Kroodsmma et al., 2019)	Bajo (Begazo, 2019b)
Turdidae	<i>Turdus chiguanco</i>	0	0	1	1	Común y extendido en los Andes por encima de 1600 msnm en la vertiente oeste y de 2400-4300 msnm en la vertiente este. Ocurre en los bordes de bosque, áreas agrícolas con setos o árboles dispersos, pueblos, jardines y prefiere ambientes áridos.	En el lado oeste de los andes, baja hasta las lomas, casi a nivel del mar y hasta 1300 msnm en los Andes del este (Begazo, 2019a; Schulenberg et al., 2007)	Insectívoro (Collar et al., 2019)	Bajo

Familia	Especies	ES		EH		Distribución de la especie en Perú (Schulenberg et al., 2007)	Migración o movimiento local	Gremio trófico principal	Gremio según estrato arbóreo
		G	P	G	P				
Tyrannidae	<i>Muscigralla brevicauda</i>	3	2	0	0	Común en la costa y en el valle seco del Marañón, hasta 1200 msnm. Prefiere áreas abiertas o arenosas, es inconspicua en matorral árido y campos desolados.	Residente (Fitzpatrick, 2019)	Insectívoro (Fitzpatrick, 2019)	Bajo (Fitzpatrick, 2019)
	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	3	2	1	4	Común y ampliamente distribuida en campos abiertos, pastizales, bosques abiertos y matorrales ribereños bajos. Residente en la vertiente oeste y en el valle del Marañón por debajo de 2800 msnm.	Emigrante austral poco a bastante común (abril-oct o nov) en la Amazonía por debajo de 1000 msnm.	Insectívoro	Alto
Abundancia por época		67		215					
Riqueza de especies por época		Seca: 11		Húmeda: 14					
Riqueza de especies por hábitat		Guayabito: 18		Puquial: 14					

Figura 21. Abundancia de cada especie representada por el número de individuos capturados según épocas (húmeda y seca) y hábitat evaluado (Guayabito y Puquial). Encima de cada columna se indica la abundancia relativa (%), que se entiende como la proporción del total de individuos capturados por especie en relación al número total de individuos capturados de la comunidad (n=282). Además, el número de individuos capturados en cada época y hábitat se muestra en diferentes colores.

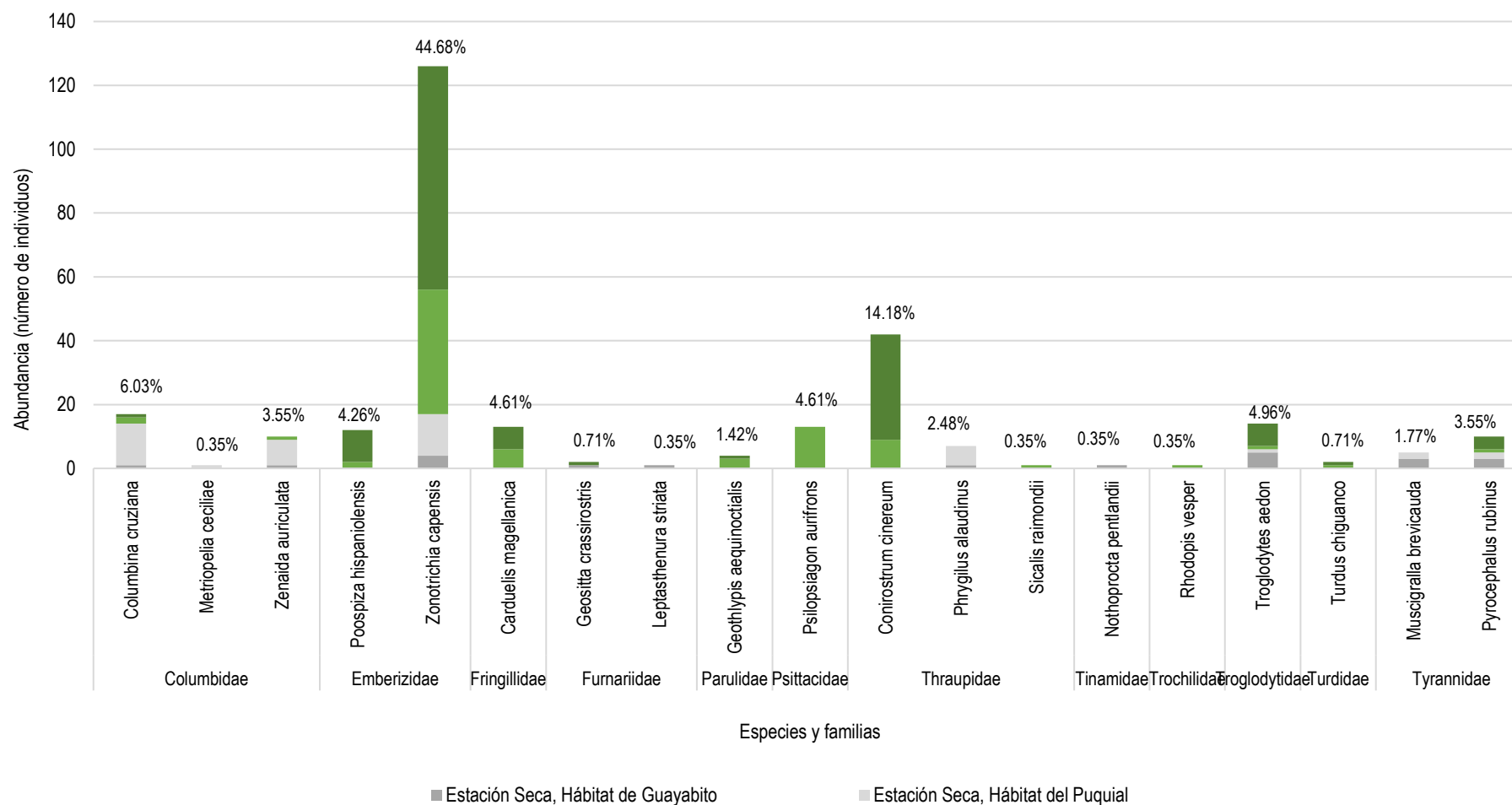
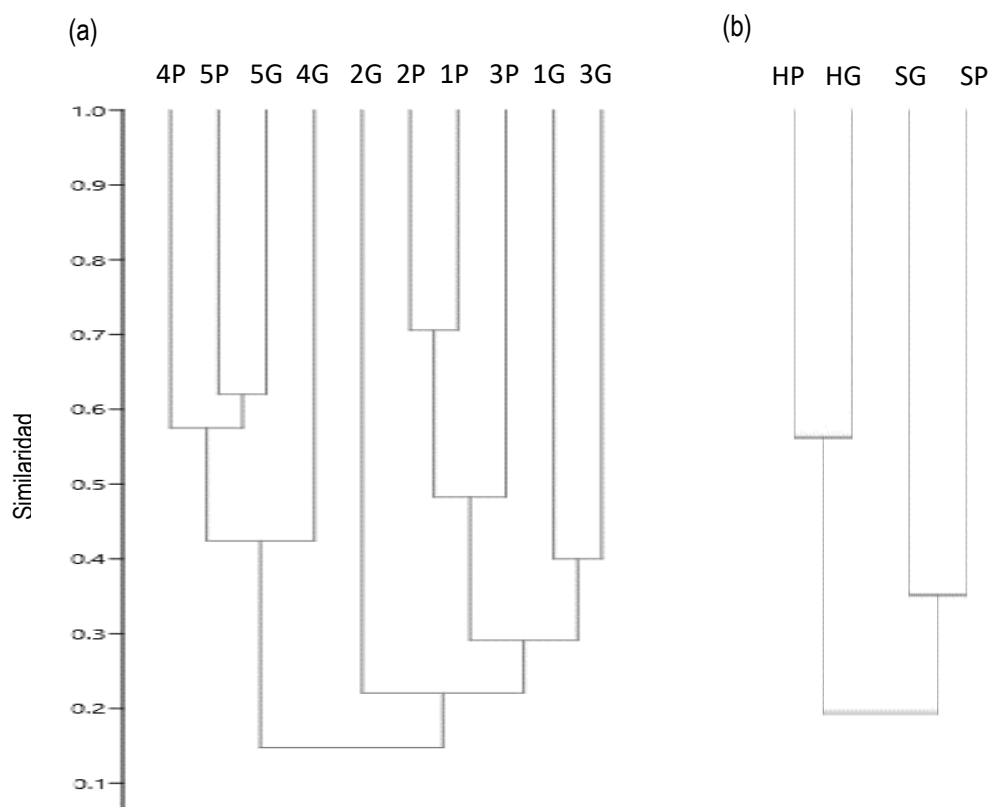


Figura22. Dendogramas de similitud de la comunidad de aves realizados por el método de distancia de Bray-Curtis y el método de enlace UPGMA. El primer dendograma (a) las aves se agrupan según hábitat (G: Guayabito, P: Puquial) y evaluaciones de campo (1-5) y en el segundo dendograma (b) se agrupan según dos hábitat y épocas (S: seca, H: húmeda).



2.1. Estimación de la Riqueza de aves

Se generaron curvas de acumulación de especies y Jackknife 2 que describieron la diversidad de la comunidad a lo largo de todo el muestreo (Fig23a). Se observó que la tasa de acumulación de especies disminuyó rápidamente a partir del octavo día de muestreo (durante las evaluaciones de campo de abril). Es decir, se siguieron encontrando nuevas especies para el estudio después de esta fecha, pero con menor frecuencia. Además, a partir del día 4 el Jackknife dejó de aumentar con la misma tasa, lo que indica que fue menos probable encontrar especies raras en las redes después de esta fecha (Fig23a). La representatividad de la comunidad por las especies encontradas fue de 78.64%, porcentaje mayor al que la bibliografía sugiere (70%) para considerar que la evaluación de la comunidad fue suficientemente representativa (Jiménez-Valverde & Hortal, 2003).

Por otro lado, se extrapó la curva del número de especies acumuladas estimadas al duplicar el esfuerzo de muestreo (de 29 a 58 días), con el objetivo de estimar cuantas especies se añadirían si se hubiese invertido más tiempo muestreando. Se observó que solo se hubiesen añadido aproximadamente 2 especies

más (Fig23b). Este dato refuerza la afirmación anterior, indicando que el muestreo realizado es representativo de la comunidad de aves evaluada.

Con respecto a las zonas, Guayabito presentó un mayor número de especies que el Puquial. El Jackknife2 disminuyó su crecimiento aproximadamente en el día 10 en Guayabito y en el día 4 para el Puquial (Fig24a vs. 24b). El porcentaje de representatividad fue de 66.77% para Guayabito y 77.38% para el Puquial, por lo que se extrapoló la cantidad de días en cada caso y se observó que al duplicar el esfuerzo de muestreo se habrían registrado 3 o 4 especies más para Guayabito y 1 o 2 para el Puquial.

Además, en la época húmeda se registraron más especies y la tasa de acumulación de las mismas fue mayor que en la época seca. También, en la época húmeda, la tasa del Jackknife 2 dejó de crecer exponencialmente aproximadamente en el día 7 y en la época seca, en el día 5 (Fig24c vs. 24d). El porcentaje de representatividad en la época húmeda fue 74.67% y en la seca fue de 64.77%. Cuando se estimó la curva de acumulación de especies al duplicar el esfuerzo de muestreo, se encontró que en la época húmeda se habrían registrado 2 especies más y en la seca, también.

Figura23. Riqueza de especies acumuladas de la comunidad de aves en la RNL, mostrando (a) especies capturadas acumuladas y Jackknife 2 y (b) especies estimadas acumuladas en una curva extrapolada y sus intervalos de confianza.

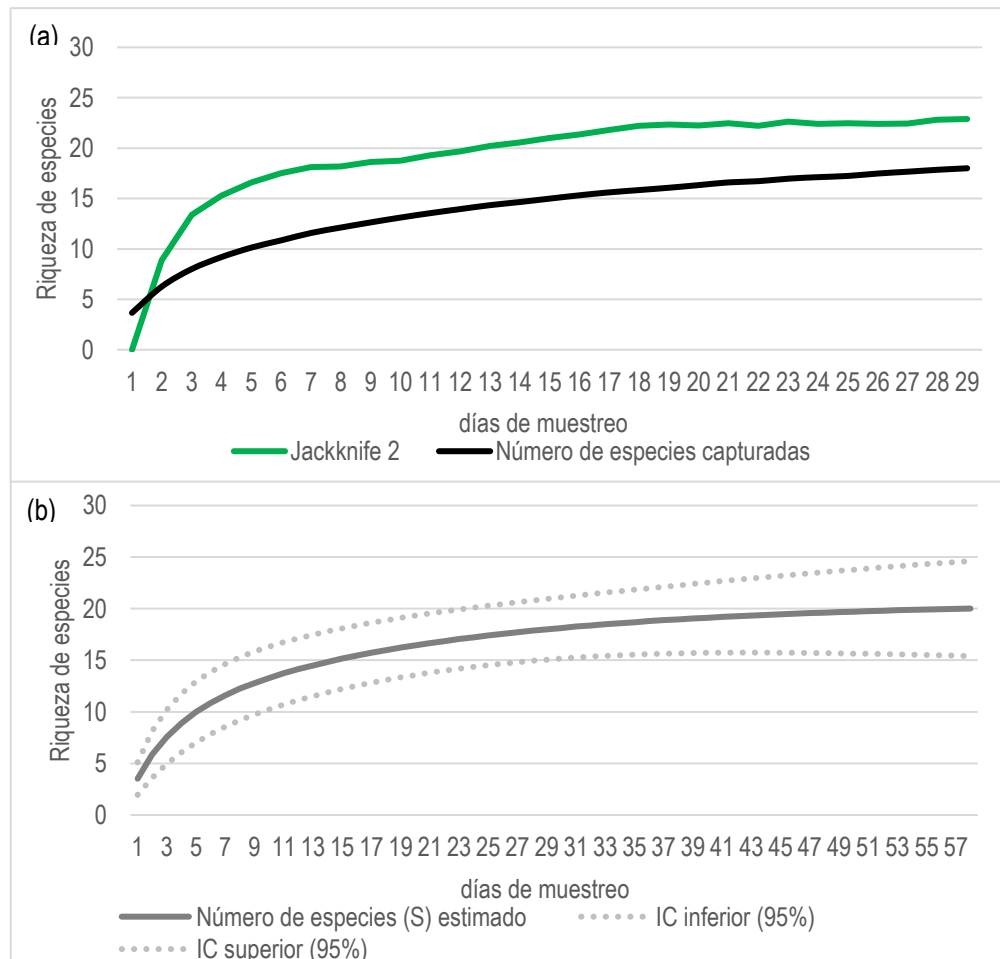
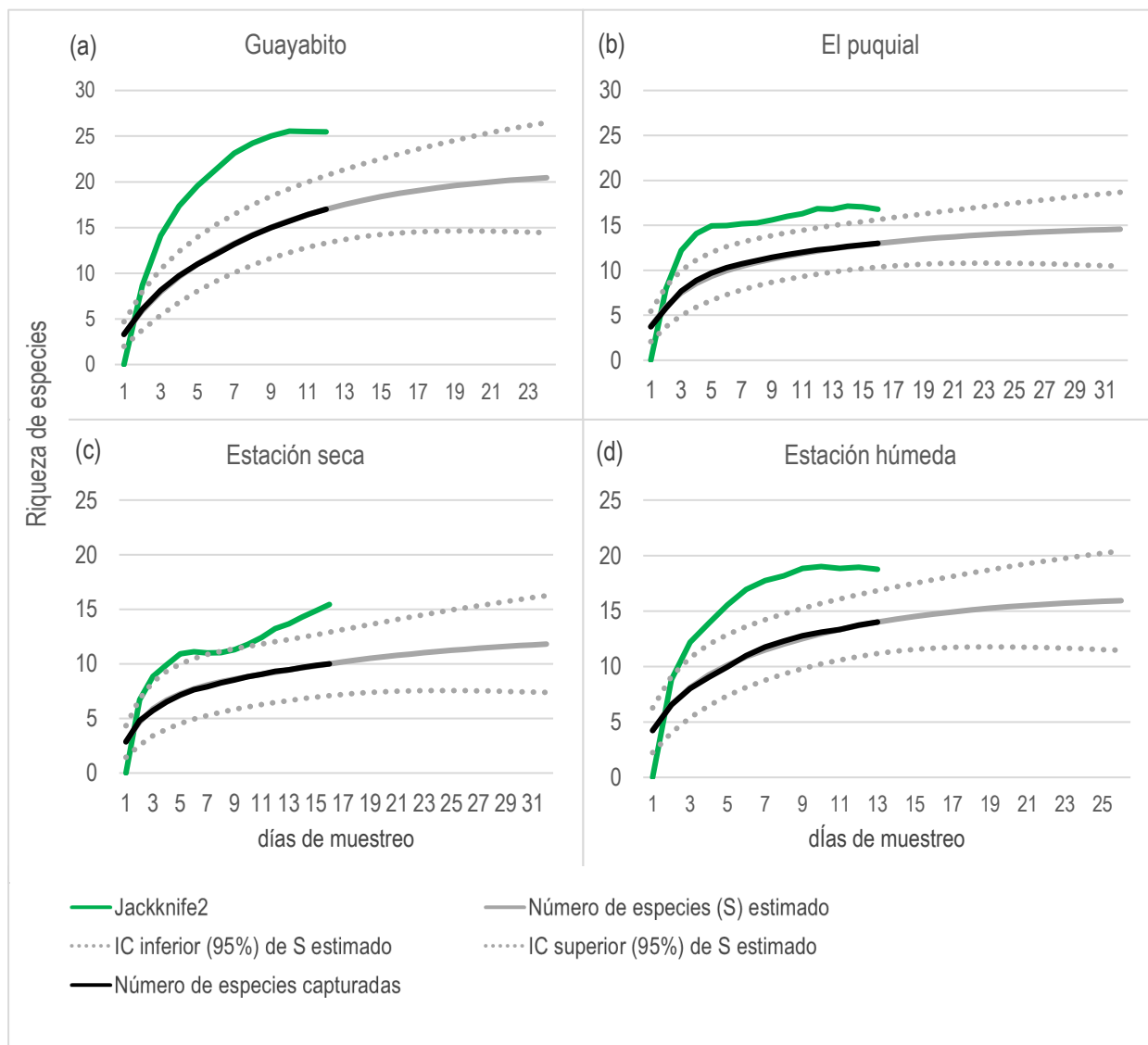


Figura24. Riqueza de especies representada en curvas de acumulación y Jackknife2 según hábitat (a,b) y época (c,d). Se grafican curvas extrapolando el esfuerzo de muestreo al doble: Guayabito con 12 y 24 días, Puquial con 16 y 32 días, época húmeda con 13 y 26 días y época seca con 16 y 32 días.



3. Prevalencia de infección por Haemosporida

La prevalencia de la comunidad de aves infectadas por hemoparásitos fue de 24.82% (n =67). Sin embargo, en época seca fue mayor que en época húmeda, siendo las prevalencias de 27.69% vs 23.9% respectivamente (anexo7). La prevalencia en el hábitat de Guayabito fue de 19.35% y en Puquial fue de 27.68%. De las 19 especies de las que se obtuvo una muestra de sangre, solo 8 presentaron al menos un individuo infectado con Haemosporida: *Zenaida auriculata*, *Poospiza hispaniolensis*, *Porphyrospiza alaudina*, *Columbina cruziana*, *Metriopelia ceciliae*, *Zonotrichia capensis*, *Geothlypis aequinoctialis* y *Conirostrum cinereum*. Considerando solo las especies que presentaron un número de individuos capturados mayor a 5, se observa que las que tuvieron mayor prevalencia de malaria fueron *Zenaida auriculata*, *Poospiza hispaniolensis* y *Porphyrospiza alaudina* (Fig25). La prevalencia de *Zonotrichia capensis* fue de 25% en época seca y de 38% en época húmeda (anexo7). *Columbina cruziana* solo presentó un individuo parasitado, el cual fue capturado en época seca. *Conirostrum cinereum* también presentó solo un caso con hemoparasitismo, pero esta especie cayó en las redes solo en época húmeda.

Así mismo, de los 270 individuos muestreados para hemoparásitos, 55 fueron infectados con *Haemoproteus* (20.37%) y 21 con *Plasmodium* (7.78%). Además, 10 individuos presentaron coinfección de *Plasmodium* y *Haemoproteus* (3.7%), siendo *Zonotrichia capensis* la única especie que presentó estos casos. Un único individuo infectado mostró hemoparásitos que no pudieron ser identificados. La especie que presentó una mayor prevalencia de *Haemoproteus* fue *Zonotrichia capensis*, mientras que la especie que presentó mayor prevalencia de *Plasmodium* fue *Zonotrichia capensis* (Tabla7).

Figura25. Prevalencia de hemoparasitismo por especie en la comunidad de aves.

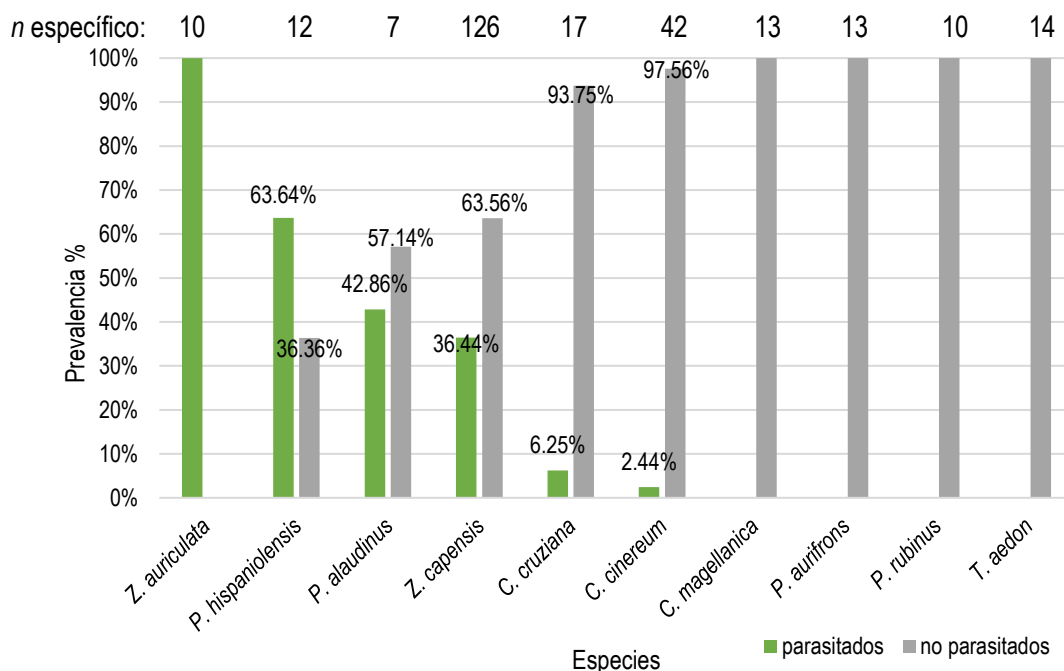


Tabla7. Abundancia de individuos parasitados según los géneros *Haemoproteus* (H) y *Plasmodium* (P) en la comunidad de aves.

Especie	H,P	H	P	Número* de individuos analizados por especie
<i>Columbina cruziana</i>	0	0	1	16
<i>Conirostrum cinereum</i>	0	1	0	41
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	0	0	1	4
<i>Metriopelia ceciliae</i>	0	1	0	1
<i>Porphyrospiza alaudina</i>	0	2	1	7
<i>Poospiza hispaniolensis</i>	0	7	0	11
<i>Zenaida auriculata</i>	0	8	2	10
<i>Zonotrichia capensis</i>	10	26	6	118
*se refiere tanto a individuos parasitados y no parasitados				

Adicionalmente, es importante mencionar que se registraron recapturas de tres individuos. Una de estas fue una *Muscigralla brevicauda* que fue capturada en las tres primeras evaluaciones (época seca) y no presentó hemoparasitismo en ninguna de las muestras. Otra recaptura fue un *Pyrocephalus rubinus*, el cual se capturó dos veces durante la época seca y en ninguna de las muestras tomadas de esas dos evaluaciones de campo se registraron hemoparásitos. Por último, una recaptura de *Zonotrichia capensis* se registró en época húmeda y la muestra de la recaptura presentó hemoparasitismo. Sin embargo, el número del anillo de esta ave se había borrado y no se pudo identificar el individuo, lo cual impidió que se compare el estado de infección de la recaptura con la de la primera captura.

4. Probabilidad de Parasitismo en la comunidad

Se emplearon modelos para evaluar la variación estacional de la probabilidad de que un individuo esté hemoparasitado en la comunidad de aves según parámetros ambientales, de tal forma que se determine si estos influyen o no en la probabilidad. En este análisis no se consideraron datos de especies que fueron representadas por menos de cinco individuos en la comunidad, sin importar que hayan presentado hemoparasitismo o no.

Para el primer modelo, se predijo que tanto la época, el hábitat y la interacción de ambos determinarían la probabilidad de parasitismo, sin embargo, ninguno de estos factores influyó en ella significativamente (Tabla8). En un segundo modelo, se utilizaron los mismos factores, pero, además, se adicionó a la especie como un posible influenciador en la probabilidad de estar parasitado (Tabla9.) Nuevamente, los factores antes mencionados no fueron significativos, sin embargo, la probabilidad de parasitismo fue significativamente mayor para *Porphyrospiza alaudina*, *Poospiza hispaniolensis* y *Zonotrichia capensis* que para el resto de la comunidad de aves.

Además, en un tercer modelo, se predijo que tanto la temperatura ambiental, la precipitación, el hábitat y la interacción de estos factores influenciarían en la probabilidad de parasitismo; sin embargo, ninguno de estos factores fue significativo (Tabla10). También, se evaluó un cuarto modelo con los mismos factores del tercero, donde se adicionó la especie como un factor que podría influenciar en la probabilidad (Tabla11). Igualmente, se encontró que ninguno de los factores mencionados fue significativo, pero las especies *Porphyrospiza alaudina*, *Poospiza hispaniolensis* y *Zonotrichia capensis* presentaron probabilidades significativamente mayores de estar parasitadas que las otras especies.

Tabla8. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en las aves muestreadas de la RNL considerando el hábitat y la época como factores determinantes. La distribución utilizada fue binomial. En negrita se indican valores significativos.

AIC=294.74	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto	-1.243	0.293	-4.242	2.22·10⁻⁶
Época (seca)	-0.772	0.808	-0.955	0.339
Hábitat (puquial)	0.175	0.356	0.493	0.622
Época (seca) x Hábitat (puquial)	1.180	0.891	1.324	0.185

Tabla9. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en las aves muestreadas de la RNL considerando el hábitat y la época y la especie como factores determinantes. La distribución utilizada fue binomial. En negrita se indican valores significativos.

AIC=224.33	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto	-3.645	1.066	-3.420	0.001
Época (seca)	-1.117	1.197	-0.933	0.351
Hábitat (puquial)	-0.023	0.417	-0.056	0.955
Época (seca) x Hábitat (puquial)	0.724	1.290	0.561	0.575
<i>Conirostrum cinereum</i>	-15.921	10754.013	-0.001	0.999
<i>Columbina cruziana</i>	1.326	1.537	0.863	0.388
<i>Carduelis magellanica</i>	-15.909	2982.561	-0.005	0.996
<i>Muscigralla brevicauda</i>	-15.128	4768.930	-0.003	0.997
<i>Porphyrospiza alaudina</i>	3.867	1.406	2.750	0.006
<i>Psilopsiagon aurifrons</i>	-15.921	2982.627	-0.005	0.996
<i>Poospiza hispaniolensis</i>	4.226	1.192	3.545	0.0003
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	-15.565	3351.700	-0.005	0.996
<i>Troglodytes aedon</i>	-15.609	2938.080	-0.005	0.996
<i>Zenaida auriculata</i>	23.681	3380.760	0.007	0.994
<i>Zonotrichia capensis</i>	3.174	1.034	3.068	0.002

Tabla10. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en aves muestreadas considerando la temperatura en kelvins (T), la precipitación (P), el hábitat y las interacciones de estas. La distribución utilizada fue binomial.

	AIC=301.82	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto		-49.620	119.800	-0.414	0.679
T		0.161	0.404	0.398	0.691
P		10450.000	16580.000	0.630	0.529
Hábitat (puquial)		20.870	132.300	0.158	0.875
T x P		-36.260	57.550	-0.630	0.529
T x Hábitat (puquial)		-0.066	0.446	-0.148	0.882
P x Hábitat (puquial)		-8952.000	18420.000	-0.486	0.627
T x P x Hábitat (puquial)		31.080	63.930	0.486	0.627

Tabla11. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en las aves muestreadas considerando la temperatura en kelvins (T), la precipitación (P), el hábitat y especie. La distribución utilizada fue binomial. En negrita se indican valores significativos.

	AIC=224.91	Coefficientes	Error estándar	Valor z	P(> z)
Intercepto		2560.000	221600	0.012	0.991
T		-8.724	751.900	-0.012	0.991
P		-26880.000	2.361·10 ⁷	-0.011	0.991
Hábitat (puquial)		-2622.000	221600	-0.012	0.991
T x P		932.900	81960	0.011	0.991
T x Hábitat (puquial)		8.895	751.9	0.012	0.991
P x Hábitat (puquial)		281000.000	2.361·10 ⁷	0.012	0.991
T x P x Hábitat (puquial)		-975.300	81960	-0.012	0.991
<i>Conirostrum cinereum</i>		-14.670	10750	-0.001	0.999
<i>Columbina cruziana</i>		1.789	1.571	1.139	0.255
<i>Carduelis magellanica</i>		-15.850	2936	-0.005	0.996
<i>Muscigralla brevicauda</i>		-14.430	4382	-0.003	0.997
<i>Porphyrospiza alaudina</i>		5.030	1.426	2.826	0.004
<i>Psilopsiagon aurifrons</i>		-15.950	2983	-0.005	0.996
<i>Poospiza hispaniolensis</i>		4.900	1.244	3.940	8.15·10⁻⁵
<i>Pyrocephalus rubinus</i>		-15.180	3260.000	-0.005	0.996
<i>Troglodytes aedon</i>		-15.200	2879.000	-0.005	0.996
<i>Zenaida auriculata</i>		58.180	4083	0.014	0.989
<i>Zonotrichia capensis</i>		3.557	1.054	3.373	0.0007

Por otro lado, se evaluó un modelo que consideró la temperatura, la precipitación, el hábitat y características de la historia de vida de la especie como la estrategia social, la densidad poblacional y el gremio al que pertenecen según estrato arbóreo. Todos los factores y muchas interacciones entre ellos resultaron significativos para determinar la probabilidad de hemoparasitismo (Tabla12) Según los resultados, las especies que tienden a ser solitarias como estrategia social tienen menos probabilidades de estar parasitadas que las que andan en parejas y estas, a su vez, menor probabilidad que las gregarias. La

densidad también resultó tener una relación positiva con la probabilidad de estar parasitado: mientras mayor la densidad de aves de la especie de un individuo en particular, mayor su probabilidad de estar parasitado. Con respecto al gremio según estrato arbóreo, las aves del estrato medio tienen mayores probabilidades de estar parasitadas que las de estrato alto y bajo. En este modelo, tanto la temperatura y la precipitación determinaron y significativamente a la probabilidad de estar parasitado, siendo que si la ambos parámetros aumentan, la probabilidad también. También, según este modelo, las aves del hábitat del Puquial presentaron mayor probabilidad de ser parasitado que las aves del hábitat de Guayabito. Interacciones entre temperatura, precipitación y el hábitat también fueron significativas para determinar la probabilidad. Asimismo, el efecto de la interacción de la estrategia social y la densidad es significativo para la probabilidad, manteniendo el mismo patrón anterior en el que las aves solitarias tienen menor probabilidad de estar parasitadas que las que andan en parejas. Adicionalmente, la interacción entre el estrato arbóreo bajo y las aves solitarias determinaron una probabilidad bastante menor de encontrarse parasitadas. Por último, el estrato arbóreo medio y bajo interaccionando con la densidad de aves presentaron un efecto negativo significativo en la probabilidad de estar parasitado (Tabla12).

Tabla12. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en las aves muestreadas considerando la temperatura en kelvins (T), la precipitación (P), el hábitat, la estrategia social (SC), la densidad poblacional (DEN) y el gremio según estrato arbóreo (GRE). La distribución utilizada fue binomial. En negrita se indican valores significativos.

AIC=4145	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto	$-1.54 \cdot 10^{17}$	$3.07 \cdot 10^9$	-50169194	<2·10⁻¹⁶
T	$5.04 \cdot 10^{14}$	$9.53 \cdot 10^6$	52904763	<2·10⁻¹⁶
P	$9.45 \cdot 10^{18}$	$3.91 \cdot 10^{11}$	24142575	<2·10⁻¹⁶
Hábitat (puquial)	$8.89 \cdot 10^{16}$	$3.33 \cdot 10^9$	26727949	<2·10⁻¹⁶
SC (parejas)	$-2.02 \cdot 10^{15}$	$3.88 \cdot 10^7$	-51985579	<2·10⁻¹⁶
SC (solitario)	$-3.33 \cdot 10^{15}$	$5.25 \cdot 10^5$	-6333203	<2·10⁻¹⁶
DEN	$2.26 \cdot 10^{14}$	$4.88 \cdot 10^7$	4627377	<2·10⁻¹⁶
GRE (bajo)	$1.75 \cdot 10^{15}$	$6.36 \cdot 10^8$	2755883	<2·10⁻¹⁶
GRE (medio)	$5.94 \cdot 10^{15}$	$6.35 \cdot 10^8$	9350021	<2·10⁻¹⁶
T x P	$-3.28 \cdot 10^{16}$	$1.36 \cdot 10^9$	-24153132	<2·10⁻¹⁶
T x Hábitat (puquial)	$-3 \cdot 10^{14}$	$1.12 \cdot 10^7$	-26730513	<2·10⁻¹⁶
P x Hábitat (puquial)	$-3.82 \cdot 10^{18}$	$4.57 \cdot 10^{11}$	-8369596	<2·10⁻¹⁶
T x P x Hábitat (puquial)	$1.327 \cdot 10^{16}$	$1.59 \cdot 10^9$	8364699	<2·10⁻¹⁶
SC (parejas) x DEN	$3.58 \cdot 10^{14}$	$4.79 \cdot 10^6$	74786568	<2·10⁻¹⁶
SC (solitario) x DEN	$1.58 \cdot 10^{15}$	$1.56 \cdot 10^7$	101195089	<2·10⁻¹⁶
SC (parejas) x GRE (bajo)	NA	NA	NA	NA
SC (solitario) x GRE (bajo)	$-9.88 \cdot 10^{14}$	$5.06 \cdot 10^8$	-1954664	<2·10⁻¹⁶
SC (parejas) x GRE (medio)	NA	NA	NA	NA
SC (solitario) x GRE (medio)	NA	NA	NA	NA
DEN x GRE (bajo)	$-1.33 \cdot 10^{14}$	$4.88 \cdot 10^7$	-2715281	<2·10⁻¹⁶
DEN x GRE (medio)	$-3.18 \cdot 10^{14}$	$4.88 \cdot 10^7$	-6516648	<2·10⁻¹⁶

AIC=4145	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
SC (parejas) x DEN x GRE (bajo)	NA	NA	NA	NA
SC (solitario) x DEN x GRE (bajo)	NA	NA	NA	NA
SC (parejas) x DEN x GRE (medio)	NA	NA	NA	NA
SC (solitario) x DEN x GRE (medio)	NA	NA	NA	NA

4.1. Probabilidad de parasitismo a nivel de especie

De la misma forma, se evaluó la probabilidad de parasitismo a nivel específico para las especies que tuvieron un número de individuos procesados mayor a 15: *Zonotrichia capensis*, *Columbina cruziana* y *Conirostrum cinereum*. Debido a la marcada diferencia de abundancia de individuos por época, los modelos evaluados consideraron como factores predictores a la temperatura, la precipitación, el hábitat y la interacción entre estos, mas no consideraron a la variable cualitativa época. Otros modelos consideraron estas mismas variables y la densidad poblacional.

En el caso de *Zonotrichia capensis*, un primer modelo la temperatura, la precipitación, el hábitat y la interacción entre estos no mostraron influencia significativa en la variación de la probabilidad de parasitismo (Tabla13). En un segundo modelo, estas variables ni la densidad poblacional se mostraron significativas para determinar la probabilidad de parasitismo (Tabla14).

Para *Columbina cruziana*, se evaluaron dos modelos en los que no se consideraron las interacciones entre factores debido a la falta de datos por grupo. En el primero, se usó la temperatura, la precipitación y los hábitats como predictores de la probabilidad de parasitismo, sin embargo, no fueron factores significativos (Tabla15). En el segundo modelo, se utilizaron los mismos datos y factores que en el primero a excepción de hábitat, debido a la marcada diferencia del número de individuos de la especie entre las dos localidades. En este modelo ninguno de los factores resultó significativo para explicar la probabilidad de parasitismo (Tabla16). Además, en un último modelo para la especie, se agregó como variable predictora a la densidad poblacional, mas esta tampoco fue significativa para determinar la probabilidad de parasitismo (Tabla17).

Por último, para *Conirostrum cinereum* se evaluó dos modelos que usaron la temperatura, el hábitat y la interacción entre ambas como factores que influenciarían la probabilidad de parasitismo (Tabla18, 19). Uno de los modelos incluyó también a la densidad poblacional como variable predictora (Tabla19). Ninguno de los factores fue significativo. Es importante mencionar que no se incorporó al modelo la precipitación por falta de casos para comparar entre grupos.

Tabla13. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en *Zonotrichia capensis* considerando la temperatura en kelvins (T), la precipitación (P), el hábitat y la interacción entre estos. La distribución utilizada fue binomial.

	AIC=158	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto		-1.658·10	2.044·10 ⁵	0.000	1.000
T		5.890·10 ⁻⁵	6.901·10 ²	0.000	1.000
P		7.151·10 ⁴	2.642·10 ⁷	0.003	0.998
Hábitat (puquial)		-1.699·10 ²	2.044·10 ⁵	-0.001	0.999
T x P		-2.482·10 ²	9.169·10 ⁴	-0.003	0.998
T x Hábitat (puquial)		6.238·10 ⁻¹	6.901·10 ²	0.001	0.999
P x Hábitat (puquial)		-3.915·10 ⁴	2.642·10 ⁷	-0.001	0.999
T x P x Hábitat (puquial)		1.359·10 ²	9.169·10 ⁴	0.001	0.999

Tabla14. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en *Zonotrichia capensis* considerando la temperatura en kelvins (T), la precipitación (P), el hábitat, la interacción entre estos y la densidad poblacional (DEN). La distribución utilizada fue binomial.

	AIC=160	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto		-16.52	491700	0	1
T		0.00	1675	0	1
P		71480.00	273100000	0	1
Hábitat (puquial)		-170.00	391500	0	1
DEN		0.00	1050	0	1
T x P		-248.10	947900	0	1
T x Hábitat (puquial)		0.62	1315	0	1
P x Hábitat (puquial)		-39140.00	57990000	-0.001	0.999
T x P x Hábitat (puquial)		135.80	201300	0.001	0.999

Tabla15. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en *Columbina cruziana* considerando la temperatura en kelvins (T), la precipitación (P) y el hábitat. La distribución utilizada fue binomial.

	AIC=14.985	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto		-69.369	6944.400	-0.010	0.992
T		0.171	0.653	0.262	0.793
P		-158.335	74756.836	-0.002	0.998
Hábitat (puquial)		-16.242	6941.704	-0.002	0.998

Tabla16. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en *Columbina cruziana* considerando la temperatura en kelvins (T) y la precipitación (P). La distribución utilizada fue binomial.

	AIC=13.144	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto		-52.858	200.221	-0.264	0.792
T		0.170	0.676	0.251	0.802
P		-156.214	49669.912	-0.003	0.997

Tabla17. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en *Columbina cruziana* considerando la temperatura en kelvins (T), la precipitación (P), el hábitat, la interacción entre estos y la densidad poblacional (DEN). La distribución utilizada fue binomial.

AIC=15.004	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto	-3678.94	2145869	-0.002	0.999
T	12.08	7146.16	0.002	0.999
P	1378.37	881079	0.002	0.999
Hábitat (puquial)	19.28	18625.16	0.001	0.999
DEN	12.84	6924.57	0.002	0.999

Tabla18. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en *Conirostrum cinereum* considerando la temperatura en kelvins (T), el hábitat y la interacción entre ambas. La distribución utilizada fue binomial.

AIC=16.554	Coefficientes	Error estándar	Z	P(> z)
Intercepto	-20.57	$7.431 \cdot 10^6$	0.000	1.000
T	$-6.053 \cdot 10^{-8}$	$2.585 \cdot 10^4$	0.000	1.000
Hábitat (puquial)	9061	$8.508 \cdot 10^6$	0.001	0.999
T x Hábitat (puquial)	-31.47	$2.960 \cdot 10^4$	-0.001	0.999

Tabla19. Modelo que predice la probabilidad de parasitismo en *Conirostrum cinereum* considerando la temperatura en kelvins (T), el hábitat, la interacción entre ambas y la densidad poblacional (DEN). La distribución utilizada fue binomial.

AIC=16.554	Coefficientes	Error estándar	Z	P(> z)
Intercepto	-20.57	$7.431 \cdot 10^6$	0.000	1.000
T	$-6.053 \cdot 10^{-8}$	$2.585 \cdot 10^4$	0.000	1.000
Hábitat (puquial)	9061	$8.508 \cdot 10^6$	0.001	0.999
T x Hábitat (puquial)	-31.47	$2.960 \cdot 10^4$	-0.001	0.999
DEN	NA	NA	NA	NA

5. Intensidad de hemoparásitos

Los resultados de Intensidad de hemoparásitos se basan en 67 individuos parasitados pertenecientes a 8 especies. Al observar la distribución de los datos de intensidad, esta presentó una forma cercana a la de *Poisson*. La media de la intensidad de la comunidad fue de 6.615 por 2000 eritrocitos. Así mismo, la varianza de la muestra fue de 57.64 y la desviación estándar fue 7.59. En la época seca, la intensidad promedio fue de 6.57 y en la húmeda, 6.25. Además, en Guayabito la intensidad promedio fue de 3.98 mientras que en puquial fue de 7.21.

Se evaluaron modelos para explicar la variación de la intensidad hemoparasitaria considerando como factores predictores la época, la temperatura, la precipitación, el hábitat y las especies. Al usar solo la época y el hábitat como factores predictores observamos que tanto estos como su interacción resultaron significativos para determinar la intensidad de hemoparásitos (Tabla20). En el caso de la época seca, la intensidad es significativamente mayor que en la húmeda, lo cual también se puede apreciar en la Figura26.

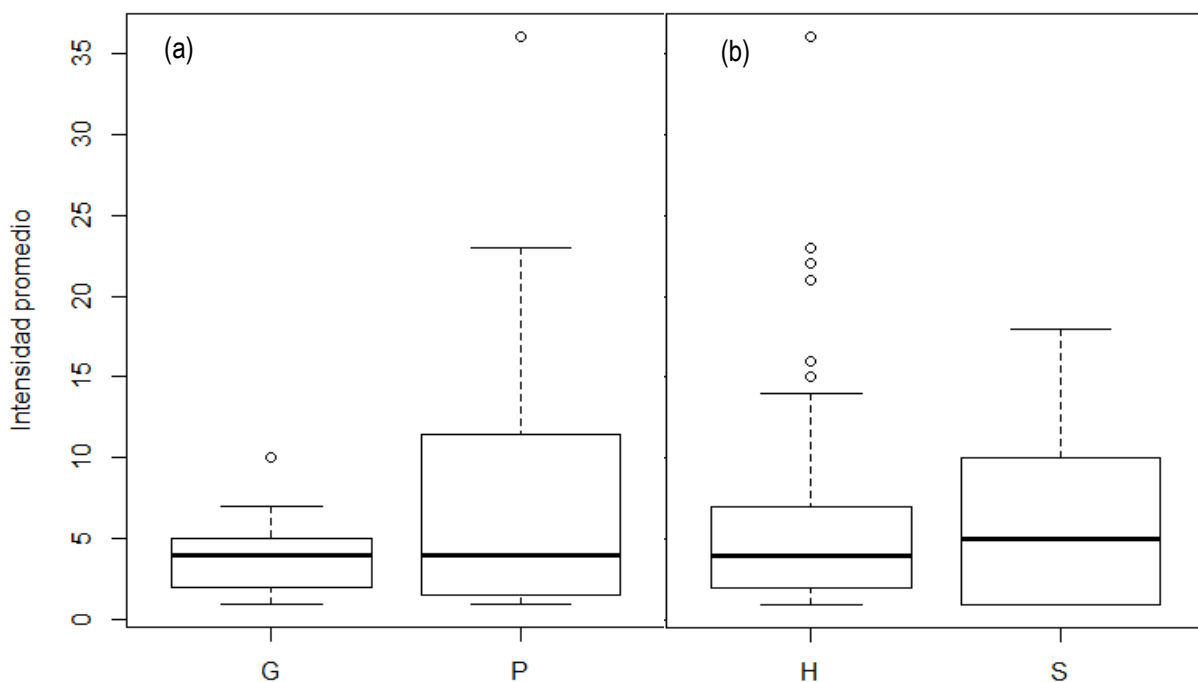
Con respecto al hábitat, se observa que Puquial tiende a tener aves con una intensidad hemoparasitaria significativamente mayor a las de Guayabito. Además, la interacción entre los dos tipos de hábitat y estaciones generaron cuatro condiciones: Puquial x época húmeda, Puquial x época seca, Guayabito x época húmeda y Guayabito x época seca. Se observó que Puquial en la época seca presenta aves con menor intensidad de forma significativa en comparación de las otras 3 condiciones (Tabla20).

Tabla20. Modelo que predice la intensidad hemoparasitaria de la comunidad de aves considerando la época, el hábitat y la interacción entre ambas. La distribución utilizada fue de *Poisson*. En negrita se indican valores significativos.

	AIC=588.62	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto		1.243	0.139	8.965	<2·10⁻¹⁶
Época (seca)		1.059	0.263	4.026	5.67·10⁻⁵
Hábitat (puquial)		0.809	0.152	5.323	1.02·10⁻⁷
Época (seca) x Hábitat (puquial)		-1.205	0.288	-4.182	2.89·10⁻⁵

Figura26. Intensidad hemoparasitaria de las aves capturadas por (a) época y (b) Hábitat de evaluación.

G:Guayabito, P:Puquial, H: época húmeda, G: época seca.



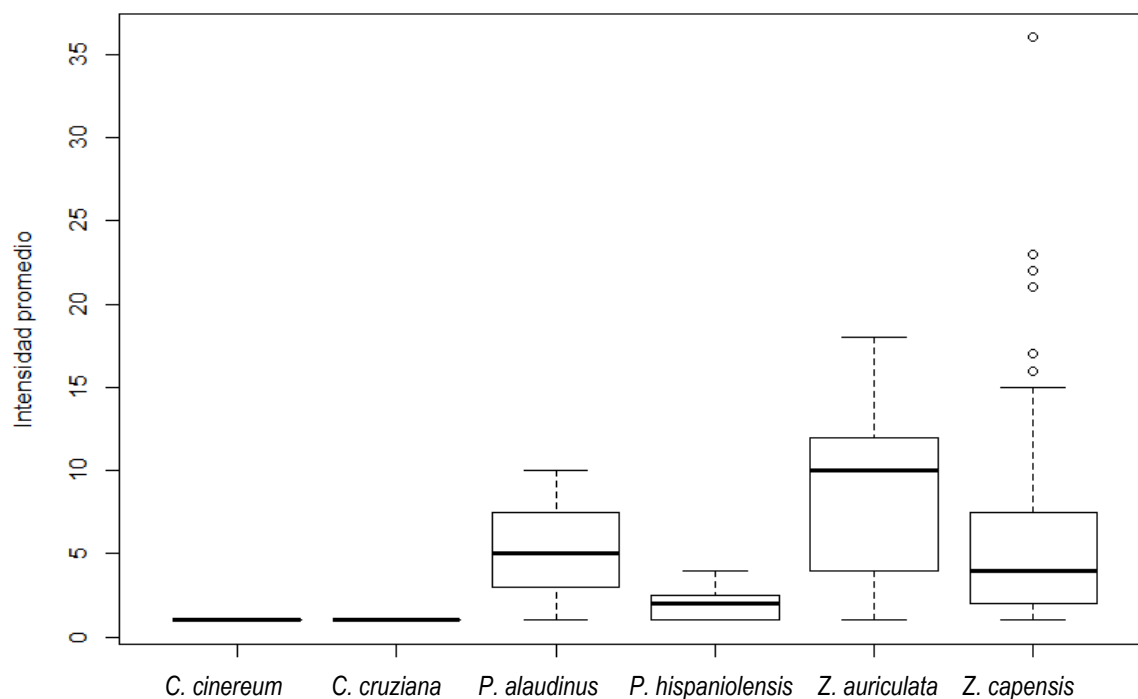
Adicionalmente, al considerar la especie dentro del modelo, la significancia y sentido de los factores y de su interacción se mantuvieron (Tabla21). Las especies *Porphyrospiza alaudina*, *Zenaida auriculata* y *Zonotrichia capensis* presentaron una intensidad significativamente mayor que las otras especies. *Porphyrospiza alaudina* y *Zonotrichia capensis* presentaron casi el doble de intensidad que el resto y *Zenaida auriculata* casi el triple de intensidad. Esto también se puede apreciar en la Figura27. *Conirostrum cinereum*, *Geothlypis aequinoctialis*, *Metropelia ceciliae* y *Columbina cruziana* presentaron solo un caso de

hemoparasitismo cada uno, los cuales mostraron una intensidad de 1 hemoparásito por 2000 eritrocitos. *Porphyrospiza alaudina* presentó tres casos de parasitismo, en los cuales las intensidades fueron de 1, 5 y 10 cada uno (promedio 5), *Poospiza hispaniolensis* presentó 7 casos con una intensidad promedio de 2 y un rango de 1 a 4 parásitos por 2000 eritrocitos. *Zenaida auriculata* presentó 10 casos con una intensidad promedio de 9 y un rango de 1 a 18 y *Zonotrichia capensis* presentó 44 casos con una intensidad media de 7 y un rango de 1 a 36.

Tabla21. Modelo que predice la intensidad hemoparasitaria de las aves muestreadas considerando la época, el hábitat, la interacción entre ambas y la especie. La distribución utilizada fue *Poisson*. En negrita se indican valores significativos.

	AIC=525.37	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto		-0.991	1.012	-0.979	0.328
Época (seca)		0.770	0.333	2.308	0.021
Hábitat (Puquial)		0.991	0.155	6.411	1.45·10⁻¹⁰
Época (seca) x Hábitat (puquial)		-1.389	0.297	-4.677	2.9·10⁻⁶
<i>Columbina cruziana</i>		0.620	1.430	0.433	0.665
<i>Porphyrospiza alaudina</i>		2.143	1.057	2.028	0.043
<i>Poospiza hispaniolensis</i>		0.787	1.035	0.761	0.447
<i>Zenaida auriculata</i>		2.799	1.003	2.730	0.006
<i>Zonotrichia capensis</i>		2.234	1.002	2.230	0.026

Figura27. Intensidad hemoparasitaria por especie.



También, se realizaron modelos que evaluaron de forma cuantitativa la estacionalidad, utilizando parámetros ambientales como temperatura y precipitación. Observamos que la temperatura, la precipitación y el hábitat no afectaron de forma significativa a la intensidad por su cuenta, sin embargo, la interacción de la precipitación con el hábitat fue significativa, así como la interacción de precipitación, hábitat y temperatura (Tabla22).

Tabla22. Modelo que predice la intensidad hemoparasitaria considerando la temperatura en kelvins (T), la precipitación (P), el hábitat y la interacción entre estos. La distribución utilizada fue *Poisson*.

AIC=580.84	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto	2.303	$3.275 \cdot 10$	0.070	0.944
T	$2.858 \cdot 10^{-12}$	$1.103 \cdot 10^{-1}$	0.000	1.000
P	$-6.694 \cdot 10^3$	$1.003 \cdot 10^4$	-0.667	0.505
Hábitat (puquial)	$-6.142 \cdot 10$	$3.747 \cdot 10$	-1.639	0.101
T x P	$2.324 \cdot 10$	$3.486 \cdot 10$	0.667	0.505
T x Hábitat (puquial)	$2.053 \cdot 10^{-1}$	$1.261 \cdot 10^{-1}$	1.628	0.104
P x Hábitat (puquial)	$2.676 \cdot 10^4$	$1.162 \cdot 10^4$	2.303	0.021
T x P x Hábitat (puquial)	$-9.295 \cdot 10$	$4.036 \cdot 10$	-2.303	0.021

Por otro lado, se añadió a la especie como factor en el modelo anterior, teniendo como resultado que todos los factores y sus interacciones fueron significativos para predecir la intensidad de hemoparásitos. Las especies *Zenaida auriculata* y *Zonotrichia capensis* presentaron una intensidad significativamente mayor que la de las demás especies, siendo hasta el triple y el doble respectivamente (Tabla23).

Tabla23. Modelo que predice la intensidad hemoparasitaria de las aves muestreadas considerando la temperatura, la presión, el hábitat, la interacción entre estos factores y la especie como variables predictoras. La distribución utilizada fue *Poisson*. En negrita se indican valores significativos.

AIC=504.95	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto	$1.022 \cdot 10^2$	$4.541 \cdot 10$	2.251	0.024
T	$-3.447 \cdot 10^{-1}$	$1.525 \cdot 10^{-1}$	-2.260	0.024
P	$-3.665 \cdot 10^4$	$1.491 \cdot 10^4$	-2.458	0.014
Hábitat (puquial)	$-1.911 \cdot 10^2$	$5.047 \cdot 10$	-3.786	0.0002
T x P	$1.273 \cdot 10^2$	$5.180 \cdot 10$	2.458	0.014
T x Hábitat (puquial)	$6.410 \cdot 10^{-1}$	$1.695 \cdot 10^{-1}$	3.781	0.0002
P x Hábitat (puquial)	$7.026 \cdot 10^4$	$1.646 \cdot 10^4$	4.269	$1.970 \cdot 10^{-5}$
T x P x Hábitat (puquial)	$-2.441 \cdot 10^2$	$5.718 \cdot 10$	-4.268	$1.970 \cdot 10^{-5}$
<i>Columbina cruziana</i>	1.126	1.436	0.784	0.433
<i>Porphyrospiza alaudina</i>	1.712	1.099	1.557	0.120
<i>Poospiza hispaniolensis</i>	$7.039 \cdot 10^{-1}$	1.041	0.676	0.499
<i>Zenaida auriculata</i>	3.109	1.026	3.030	0.002
<i>Zonotrichia capensis</i>	2.173	1.004	2.164	0.030

Asimismo, se evaluó un modelo que incorporó temperatura, precipitación, hábitat y factores que describen mejor a las especies como estrategia social, estrato según gremio arbóreo y la densidad poblacional (Tabla24). Podemos rescatar que, según el modelo, la temperatura, la precipitación, el hábitat y sus interacciones fueron significativas para determinar la intensidad hemoparasitaria (IH). El hábitat de puquial indicó menor IH en la comunidad que aves que en Guayabito. La estrategia social y el estrato arbóreo fueron significativos para determinar la IH, pero la densidad poblacional no. La interacción entre la densidad poblacional y la estrato arbóreo medio también fue significativa en el modelo.

Tabla24. Modelo que predice la intensidad hemoparasitaria en las aves muestreadas considerando la temperatura en kelvins (T), la precipitación (P), el hábitat, la estrategia social (SC), la densidad poblacional (DEN) y el gremio según estrato arbóreo (GRE) como variable predictoras. La distribución utilizada fue binomial. En negrita se indican valores significativos.

	AIC=512.05	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto		127.7	48.4700	2.635	0.008423
T		-0.4236	0.1627	-2.603	0.009232
P		-47330	15900	-2.977	0.002914
Hábitat (puquial)		-222.5	52.7300	-4.22	2.44·10⁻⁵
DEN		0.0109	0.0083	1.302	0.192919
SC (parejas)		-1.8770	0.5497	-3.416	0.000636
GRE(medio)		1.4270	0.3027	4.714	2.43·10⁻⁶
T x P		164.4	55.2400	2.977	0.002915
T x Hábitat (puquial)		0.7470	0.1771	4.218	2.46·10⁻⁵
P x Hábitat (puquial)		79170	17450	4.536	5.73·10⁻⁶
T x P x Hábitat (puquial)		-275.00	60.63	-4.536	5.74·10⁻⁶
DEN x SC (parejas)		0.0279	0.0721	0.387	0.698828
DEN x GRE (medio)		-0.0770	0.0221	-3.485	0.000492
SC (parejas) x GRE (medio)		NA	NA	NA	NA
DEN x SC (parejas) x GRE (medio)		NA	NA	NA	NA

5.1. Intensidad de hemoparásitos por especie

Debido a que la intensidad hemoparasitaria fue significativamente mayor en *Zenaida auriculata* y *Zonotrichia capensis* tanto en el modelo de la Tabla14 como en la Tabla16, se evaluaron modelos similares para estas dos especies de forma individual. La intensidad de *Porphyrospiza alaudina* también fue significativamente mayor en el modelo de la Tabla14, sin embargo, no presentó suficientes casos para realizar un análisis individual. En el caso de *Zonotrichia capensis*, en un primer modelo se consideró la época y el hábitat mas no la interacción de estas debido a la falta de casos. Se encontró que, a diferencia de los modelos de las Tablas 13 y 14 en las cuales la comunidad tiende a presentar una mayor intensidad hemoparasitaria en el Puquial y en la época seca, *Zonotrichia capensis* presentó una menor intensidad en la época seca y una mayor intensidad en el Puquial (Tabla25; Fig28a y Fig28b respectivamente). Sin

embargo, al utilizar variables ambientales cuantitativas como temperatura y precipitación en vez del factor época, ni estos factores ni el hábitat resultó significativa para el predecir la intensidad hemoparasitaria de *Zonotrichia capensis* (Tabla26).

Por otro lado, se evaluó un modelo para *Zonotrichia capensis* que incluyó como variables predictoras la temperatura, la precipitación, el hábitat y la densidad poblacional, encontrando que ninguna de estas fue significativa para determinar la IH (Tabla27).

Tabla25. Modelo que predice la intensidad hemoparasitaria de *Zonotrichia capensis* considerando la época y el hábitat. La distribución utilizada fue de *Poisson*. En negrita se indican valores significativos.

AIC=391.89	Coefficientes	Error estándar	z	P(> z)
Intercepto	1.149	0.156	7.355	1.91·10⁻¹³
Época (seca)	-0.443	0.214	-2.071	0.038
Hábitat (puquial)	1.086	0.169	6.434	1.24·10⁻¹⁰

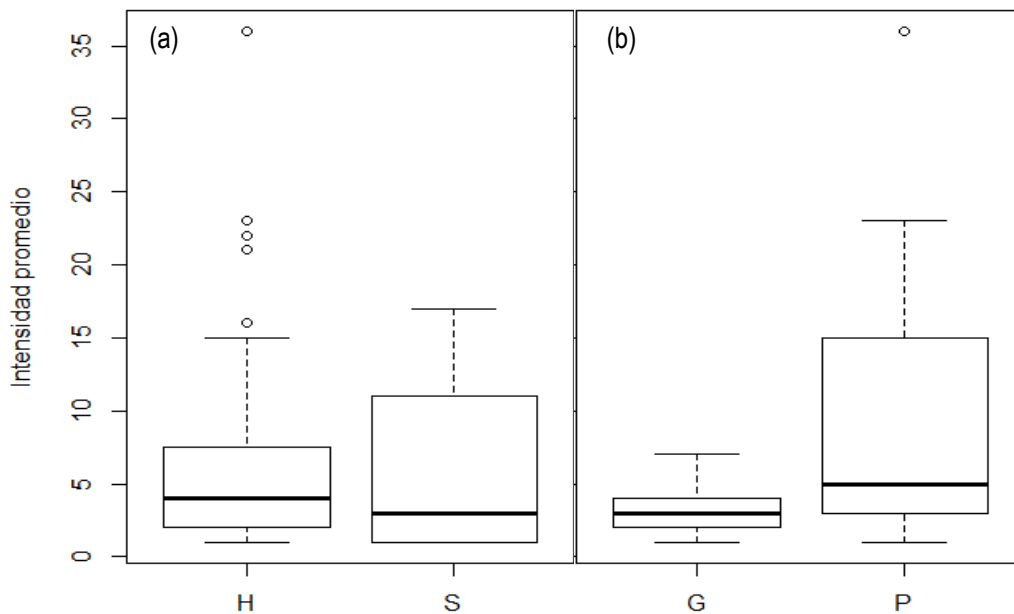
Tabla26. Modelo que predice la intensidad hemoparasitaria de *Zonotrichia capensis* considerando la temperatura, la presión, el hábitat y la interacción entre algunos de estos factores como variables predictoras. La distribución utilizada fue *Poisson*.

AIC=395.76	Coefficientes	Error estándar	Valor z	P(> z)
Intercepto	507.954	458.200	1.109	0.268
T	-1.767	1.593	-1.109	0.267
P	11541.834	17710.542	0.652	0.515
Hábitat (puquial)	-530.729	455.212	-1.166	0.244
T x P	-40.095	61.526	-0.652	0.515
T x Hábitat (puquial)	1.850	1.583	1.168	0.243

Tabla27. Modelo que predice la intensidad hemoparasitaria de *Zonotrichia capensis* considerando la temperatura, la presión, el hábitat, la interacción entre algunos de estos factores y la densidad poblacional como variables predictoras. La distribución utilizada fue *Poisson*.

AIC=395.76	Coefficientes	Error estándar	Valor z	P(> z)
Intercepto	465.46033	442.92623	1.051	0.293
T	-1.62172	1.54113	-1.052	0.293
Hábitat (puquial)	-497.07965	446.96436	-1.112	0.266
DEN	0.03495	0.03124	1.119	0.263
T x Hábitat (puquial)	1.73281	1.55482	1.114	0.265

Figura28. Intensidad hemoparasitaria *Z.capensis* por (a) época y (b) hábitat de G:Guayabito, P:Puquial, H: época húmeda, G: época seca.



Por otro lado, en el caso de *Zenaida auriculata* solo se contaron con 10 casos para evaluar modelos y no presentaron una distribución conocida, por lo que se realizaron pruebas de suma-rango de Wilcoxon. Una primera prueba indicó que el Puquial y Guayabito no fueron significativamente diferentes ($p=0.791$). También, se realizó una segunda prueba considerando solo a la época, encontrando que no hubo diferencias significativas entre las estaciones seca y la húmeda ($p=0.860$).

VIII. Discusión

Los resultados de este estudio sugieren que la estacionalidad de las lomas puede influir en la intensidad y prevalencia de hemoparásitos en las aves de la RNL. Sin embargo, todavía no se puede concluir que la estacionalidad influya significativamente sobre la probabilidad de que las aves se encuentren o no parasitadas.

1. Estacionalidad climática

Los datos de temperatura y precipitación registrados todo el año por la EM mostraron cambios drásticos de temperatura, siendo marzo el mes más cálido y septiembre el más frío (Fig16a). Así mismo, la precipitación fue más baja en enero y más alta en septiembre (Fig16b). La variación de temperatura y precipitación a lo largo del año coincide con la información generada por los *dataloggers*, que muestran a la última evaluación (septiembre) como la más húmeda y con menor temperatura que las dos anteriores de forma significativa (Fig19). La variación observada de estos parámetros ambientales a lo largo del año fue como se esperó. Según la literatura que explica el ENSO, en invierno, el ambiente frío generado por el anticiclón enfría el agua que tiende a evaporarse de la superficie del mar y esta se mantiene en forma de nubes y neblina, contribuyendo con la formación de la capa de inversión térmica. Al contrario, en verano, el anticiclón se aleja y la costa se vuelve más cálida por el incremento de radiación solar, lo que genera que más agua termine de evaporarse y el ambiente de las lomas sea más seco (Laity, 2008).

A pesar de los pocos datos ambientales recopilados con los *dataloggers* durante las tres últimas evaluaciones, los resultados mostraron una correlación significativamente positiva de la variación de temperatura entre el Puquial y la estación meteorológica (EM), mas no entre el hábitat de Guayabito y la EM a pesar de mostrar cierta tendencia a correlacionarse de forma positiva (Fig20). También, hubo diferencias significativas entre las temperaturas de Puquial y Guayabito. Por otro lado, la humedad relativa (HR) de las dos hábitat evaluados no correlacionó con la precipitación de EM (Fig20). Además, HR fue significativamente diferente entre Guayabito y Puquial. Se esperaba que los parámetros ambientales, los dos hábitat y la estación meteorológica varíen de forma simultánea. Por ejemplo, si se observaba aumento de temperatura en Puquial, se esperaría que en Guayabito y la EM también pase lo mismo. Si se observaba una disminución en la humedad presente en Puquial, se esperaba que la precipitación registrada en la EM también disminuyera. Los resultados sugieren que las condiciones ambientales del Puquial serían más similares a las de la EM y un poco más diferentes a las de Guayabito. Esto puede deberse a la ubicación de cada uno, ya que la EM y el Puquial se encuentran en las faldas de una loma que encara al mar de una forma más directa que Guayabito. Contrariamente, Guayabito se ubica en una quebrada con una evaluación al mar más alejada e indirecta, a las espaldas de una loma que colinda con la loma de Puquial y la EM (Fig10 y Fig11). Adicionalmente, Guayabito presenta una elevación mayor que el hábitat del Puquial. Al

ubicarse el Puquial y la EM más cercanos al mar, la neblina que se genera subiría a sus lomas rápidamente y se mantendría durante más tiempo en comparación a Guayabito.

La similitud en la variación de los parámetros ambientales entre los hábitats evaluados y la EM aseguró que el uso de datos de la EM (temperatura y precipitación) sería suficiente para correr modelos con diferentes variables relacionadas a infecciones por hemoparásitos, sin la necesidad de usar información de cada hábitat recopilada por los *dataloggers*. Sin embargo, debido a que los *dataloggers* midieron información de solo las tres últimas salidas y no todo el año, se recomienda seguir monitoreando parámetros ambientales para llegar a conclusiones más contundentes con respecto a la diferencia local de condiciones ambientales.

2. Prevalencia y probabilidad de parasitismo

La prevalencia puede estar influenciada por varios factores: la exposición y abundancia de vectores, así como la abundancia de hospederos, la variedad de su capacidad inmune y su historia de vida. En este estudio no se realizaron medidas relacionadas a la abundancia y a los tipos de vectores, más bien, los resultados estuvieron enfocados en los hospederos.

La comunidad de aves capturadas en Lachay mostró una prevalencia de 24.82%, comparable con la que fue encontrada en un estudio realizado en un bosque inundable amazónico en Ecuador. Allí, se muestrearon principalmente Passerinos Suboscines y la prevalencia fue de 21.7% (Svensson-coelho et al., 2013). En otros estudios de la región neotropical también se han encontrado prevalencias relativamente bajas o medias: de 15.8% en otra región de Brasil (Sebaio et al., 2012) y de 41% en una zona árida del norte de Venezuela (Belo et al., 2012). Es interesante notar que, en diversos estudios a nivel de comunidad, frecuentemente la prevalencia se mantiene alrededor de 25%. Este porcentaje podría ser importante para permitir que el ecosistema se autorregule para ser funcional y trate de mantener un equilibrio entre parásitos, hospederos y vectores. Así, una parte de la comunidad que se encuentre parasitada tiende a disminuir su *fitness*, lo cual probablemente afecte su capacidad de ser funcional para el ecosistema. Consecuentemente, el porcentaje que no se encuentre parasitado puede realizar funciones de forma más completa o efectiva y, a su vez, es representado por suficientes organismos para que el ecosistema persista y se autorregule. Si la prevalencia de la infección fuese mayor, es probable que el número de organismos en adecuado funcionamiento sea insuficiente para permitir que el ecosistema sea resiliente. Por otro lado, si la prevalencia fuese menor, los hospederos tendrían una menor presión de selección natural, volviéndose más capaces de sobrevivir al parasitismo. En consecuencia, esto probablemente generaría que aumente fuertemente la competencia entre hospederos, pues su *performance* ya no estaría tan limitado, lo cual afectaría la estabilidad del ecosistema. Los parásitos ejercen un control en las poblaciones de hospederos, dando como resultado ciertos valores de prevalencia (Collinge y Ray, 2006). Si la mortalidad de los hospederos fuese muy alta, la permanencia y transcendencia de los parásitos también se encontrarían en

riesgo, lo cual no sería beneficioso para estos. Adicionalmente, la prevalencia encontrada presenta un leve sesgo por el uso de redes de neblina, lo que implica que solo se capturaron aves que podían volar y no se encontraban moribundas.

2.1. Relación de la diversidad de aves, la variación estacional de la prevalencia y la probabilidad de parasitismo

Las diferencias de prevalencia entre épocas pueden ser, en parte, explicadas por las diferencias en la diversidad de la comunidad de aves y el movimiento zonal de especies, que en muchos casos depende de la disponibilidad de recursos. Hay especies que tienden a presentar infecciones por hemoparásitos y otras que no, dependiendo de la especificidad del vector y del parásito y de su inmunocompetencia. El movimiento de estas especies puede afectar la prevalencia de la comunidad. En época húmeda se capturaron más especies y más aves (abundancia) que en época seca, sin embargo, la mayoría de las de época húmeda no presentaron parasitismo (Tabla6 y Fig25). Adicionalmente, según los *clusters*, la comunidad se diferenció más entre épocas que entre ambos hábitat evaluados y solo seis de las diecinueve especies se encontraron siempre en ambas temporadas (Fig22). Estos resultados sugieren y concuerdan con la literatura que indica que en época húmeda las condiciones ambientales generan que los recursos para las aves sean más abundantes o se encuentren más disponibles, debido al florecimiento y germinación de plantas que estaban en estado latente en época seca (Beresford-Jones et al., 2015; Castañeda Córdova, 2018; Dillon et al., 2003).

Además, la prevalencia de Puquial fue mayor que la de Guayabito porque en Guayabito habían más especies raras que no tienden a estar hemoparasitadas. Esto también concuerda con la mayor dominancia de especies de Puquial con respecto a Guayabito (ver índices de Simpson). Los *clusters* indicaron que los dos hábitat fueron más similares entre sí en época húmeda que en época seca (Fig22). Eso podría deberse a que en época seca la presencia del puquio en uno de los hábitats evaluados es una fuente de agua casi única en la RNL, siendo un recurso necesario para muchas aves y para los recursos de los que ellas dependen. En época húmeda el ecosistema no dependería solo del agua del puquio si no principalmente del agua proveniente de la humedad ambiental, la cual no se vería limitada en ninguno de los dos hábitat. Esto generaría que los recursos como plantas y sus respectivas flores, semillas, frutos, así como los microhábitats que promueven, pudiesen ser más similares entre hábitat durante esta época, atrayendo casi las mismas especies de aves en ambos hábitat. Sin embargo, no hay estudios que comparen en detalle la biodisponibilidad de recursos entre Guayabito y Puquial en relación a la comunidad de aves de la RNL. En general, se registraron más especies en Guayabito que en Puquial pero menos abundancia de aves, lo cual se vio reflejado al utilizar el índice de Jackknife 2, siendo este mayor en Guayabito que en Puquial debido a las especies “raras”, las cuales estarían representadas en la muestra por uno o dos individuos (Fig24). Es esperable que en Guayabito se encuentre especies raras, ya que su hábitat presenta coberturas vegetales más áridas, dando lugar a que ocurran aves raras o endémicas que prefieran áreas de este tipo

como *Asthenes cactorum*, *Leptasthenura striata*, *Sicalis raimondii*, *Geothlypis aequinoctialis* (en la Tabla6 se describe mejor la preferencia de hábitat de estas especies y su distribución). Estas especies necesitarían recursos específicos de la zona y por ello es muy probable que no se muevan a otras áreas. Asimismo, estas especies no presentaron hemoparasitemia. También, hubo mayor abundancia de aves de las familias Emberizidae, Columbidae y Thraupidae en Puquial con respecto a Guayabito (Fig21), las cuales incluyeron especies parasitadas con una prevalencia específica importante como *Zonotrichia capensis* (Emberizidae), y *Zenaida auriculata*, las cuales puede que tengan preferencia por una localidad con una fuente de agua directa como es el caso del puquial, lo que explicaría su gran abundancia en comparación con Guayabito.

Sin embargo, es importante mencionar que aves de la RNL pueden migrar de forma local y no ser estrictamente territoriales. Se debe considerar la capacidad de desplazamiento de las aves entre Guayabito y Puquial, pues algunas especies cosmopolitas pueden volar de una loma a otra como de Guayabito a Puquial sin mayor problema, ya que la distancia entre ambos hábitat es relativamente corta (en una línea recta sobre el mapa la distancia entre ambas zonas es de aproximadamente 1.42km). Algunas especies también podrían migrar en búsqueda de recursos a otras lomas como de Iguanil y de Ancón, ubicadas al sureste de las de Lachay.

La abundancia de recursos de la RNL en época húmeda genera migración local de aves hacia esta en época húmeda y fuera de esta en época seca. Las especies registradas en ambas épocas fueron *Columbina cruziana*, *Zenaida auriculata*, *Zonotrichia capensis*, *Geositta crassirostris*, *Troglodytes aedon* y *Pyrocephalus rubinus*. De entre todas las especies, la mayor abundancia la presentaron *Zonotrichia capensis* (44.68%) y *Conirostrum cinereum* (14.89%). Estas seis especies serían más plásticas a los cambios de estación en cuanto a factores bióticos y requerimiento de recursos, encontrándose presentes durante todo el año en ecosistemas de lomas. Además, pertenecen a las familias Columbidae, Emberizidae, Troglodytidae, Tiranidae y Furnariidae, que son aves que pertenecen a los gremios tróficos “granívoro” o “insectívoro” (Tabla24). Las semillas, granos y los insectos en diferentes estadios son recursos que estarían presentes a lo largo del año. Sin embargo, esto no sería una razón para que las especies que pueden moverse a mayores distancias dejen de trasladarse hacia otras áreas fuera de la RNL, ya que la competencia de recursos en época seca las podría llevar a buscar nuevos espacios. En el caso de *Zonotrichia capensis*, es una especie principalmente granívora y está ampliamente distribuida en tres grupos principales: uno que ocurre desde Centro América hasta el noroeste de Sudamérica, otro que va desde República Dominicana, Venezuela hasta el sur de Chile (incluyendo Perú) y un último gran grupo presente en Argentina y Brasil (Lougheed et al., 2013). La población presente en el sur de la Patagonia es migratoria, mientras que la norteña es residente (Lougheed et al., 2013). Sin embargo, en el bosque del chaco de Argentina se han encontrado grupos migratorios y residentes. Se ha sugerido que la abundancia de poblaciones residentes en esta zona dependería principalmente de la precipitación y de la abundancia de recursos relacionada (Dean, 2004). La amplia distribución de esta especie y su capacidad de migración

sugerirían una gran flexibilidad como característica propia. Esta idea también fue apoyada por Sabat y colaboradores en 2006, quienes estudiaron parámetros metabólicos y diferentes índices de precipitación y aridez ambiental, y se discutió la plasticidad de la especie. Class y colaboradores en 2011 también reafirmaron la importancia de la temperatura y la humedad como factores que influyen su distribución. El hecho de que *Zonotrichia capensis* haya sido una especie presente en ambas épocas durante el muestreo en la RNL apoyaría la idea de su plasticidad ante los grandes cambios estacionales que ocurren en las lomas y el hecho de ser parte de una población residente en Perú.

Asimismo, hubo especies que solo estuvieron presentes o fueron mucho más abundantes en época húmeda en comparación con la época seca y no estuvieron parasitadas. El hecho de que especies migren a la reserva en época húmeda concuerda con los resultados encontrados referente a la riqueza, la cual fue mayor en época húmeda con respecto a época seca. Siguiendo esa lógica, se podría interpretar que habría menos dominancia de especies en época húmeda. Sin embargo, según los índices de Simpson calculados, la época húmeda mostró mayor dominancia que la seca. En la mayoría de los casos, las aves que se dirigían a la reserva no presentaron una carga de patógenos, lo que pudo haber generado una reducción en la prevalencia de la comunidad durante esta época, pues habrían muchas más aves sin carga parasitaria. Algunas de las especies que tendrían este movimiento local serían las siguientes:

- *Poospiza hispaniolensis*: Presentó una prevalencia específica de 64% y solo fue registrada en época húmeda. En Ecuador, esta especie se mueve en referencia a la precipitación, incrementando su abundancia al comienzo de la época de lluvias en enero, lo cual está relacionado al incremento de su actividad reproductiva, sin embargo, algunos pueden permanecer como residentes a lo largo del año (Jaramillo, 2019.). Este fenómeno puede deberse posiblemente al aumento de recursos con la precipitación, mejorando las probabilidades de supervivencia para las aves y sus crías. Se sugiere que esto también podría estar pasando con la estacionalidad de las lomas. Al ser del gremio trófico de los insectívoros, *Poospiza hispaniolensis* podría aprovechar la época húmeda en la que proliferan más los insectos y aprovechar la abundancia de estos recursos.
- *Leptasthenura striata*: No presentó hemoparasitismo. La especie es común en laderas áridas con vegetación dispersa hacia el lado pacífico de la cordillera de 2000 a 4200 msnm, pero la literatura indica que puede bajar hasta 900 msnm. Sin embargo, este individuo fue registrado en Guayabito, el cual presenta una elevación máxima de 500 msnm, lo cual es más bajo que lo que se tenía entendido como un patrón general. Esto podría deberse posiblemente a la competencia de hábitats en elevaciones mayores, desplazándose hacia la costa. También, podría darse el caso de que se encuentran más frecuentemente laderas áridas con vegetación dispersa en elevaciones bajas.
- *Turdus chiguanco*: no presentó hemoparasitismo. Es un zorzal común que habita en bordes de bosque y áreas agrícolas, así como en pueblos y se extiende por encima de los 1600 msnm pero puede bajar hasta la costa. Es probable que la presencia de esta especie también esté relacionada

con la actividad humana presente en los alrededores de la RNL y que se mueva hacia las granjas y jardines aledaños en época seca.

- Por otro lado, el psitácido *Psilopsiagon aurifrons* y el colibrí *Rodophis vesper* cayeron en las redes solo durante época húmeda y solo en Guayabito, pero se observaron volar tanto en Guayabito como en Puquial. Ninguna de estas especies presentó hemoparasitismo. Estas son especies pertenecen a los gremios tróficos “frugívoro” y “nectarívoro” respectivamente. En época húmeda esos recursos son más abundantes y estas dos especies de aves, también. El hábitat del Puquial presenta más árboles que producen frutos y flores en época húmeda, por lo que se esperaría que ambas especies hubiesen tenido una mayor presencia en Puquial que en Guayabito, lo cual no sucedió. Es probable que debido a la gran abundancia de colúmbidos y gorriones en puquial, los psitácidos y picaflones no hayan encontrado árboles disponibles suficientes en los cuales percharse y alimentarse como para ser lo suficientemente abundantes para caer en las redes. Sin embargo, el avistamiento de estas especies en época húmeda en el hábitat del puquial no fue raro ni infrecuente. Por otro lado, en época seca es probable que ambas especies se hayan trasladado a las áreas verdes de cultivo que rodean la RNL o a jardines que se encuentran cerca.

Por otro lado, con el movimiento local podría darse un efecto de dilución, el cual se menciona en un texto relacionando la probabilidad de ser cazado por una presa dependiendo de la cantidad de posibles presas existentes en una población (Carranza et al., 1994). El efecto de dilución se generaría al haber muchos más posibles hospederos en época húmeda que en época seca ya que la abundancia de aves en esta época fue mayor, especialmente en cuanto a hospederos que no tienden a ser hemoparasitados, generando que disminuya la probabilidad de que un individuo sea infectado. Por ejemplo, *Psilopsiagon aurifrons* es una especie gregaria que fue más abundante en época húmeda que en seca. Al estar en grupos, en teoría, sus posibilidades de contagiarse deberían ser mayores o deberían haber casos parasitados, lo cual no fue el caso. Es posible que los vectores tengan una distribución más densa cerca al suelo, como ya se ha visto en otros estudios (Gillies y Wilkes, 1976; Michaël Luciano et al., 2019) y que a pesar que *P. aurifrons* esté en grupos, su estrato arbóreo en la copa de los árboles no le permita compartir el mismo espacio que los vectores, lo que reduciría bastante la probabilidad de contraer la infección. También, puede que las especies sin registro conocido de infección por Haemosporida tengan desarrollada una inmunocompetencia significativamente eficiente, restringiendo el desarrollo de infección de manera rápida.

La prevalencia de la comunidad estuvo influenciada por las especies que cayeron en la red, las cuales serían las más abundantes en la comunidad. Las especies de aves que tuvieron mayores abundancias fueron *Zonotrichia capensis*, *Conirostrum cinereum* y *Columbina cruziana* (Fig21). La prevalencia específica de *Zonotrichia capensis* fue 36.44% (43 individuos) mientras las otras dos especies solo presentaron un individuo hemoparasitado cada una. Debido a esto, es probable que *Zonotrichia capensis* haya sido

responsable, en gran parte, de la prevalencia de infección que se calculó en la comunidad. Otras especies que presentaron mayor prevalencia de hemoparasitismo en la RNL fueron: *Zenaida auriculata* (100%), *Poospiza hispaniolensis* (63.64%), *Porphyrospiza alaudina* (42.86%). En los modelos que se evaluaron a nivel de comunidad se observó que la probabilidad de estar parasitado fue significativamente mayor para *Porphyrospiza alaudina*, *Poospiza hispaniolensis* y *Zonotrichia capensis*. También se evaluaron modelos por especie en *Zonotrichia capensis*, *Columbina cruziana* y *Conirostrum cinereum*, y se observó que los factores ambientales no fueron significativos en ningún caso. Esto puede deberse a que a pesar de que *Columbina cruziana* y *Conirostrum cinereum* presentaron 6% y 2.4% de prevalencia, respectivamente, estas representan realmente a 1 caso de ave parasitada en cada una de las muestras por especie. Esto sugeriría que el *n* muestreado por cada una de estas especies no es suficiente para que los modelos puedan expresar de la forma más adecuada la ausencia o presencia de la influencia de factores ambientales en la probabilidad de parasitismo de cada especie. No se evaluaron modelos en *Porphyrospiza alaudina* ni en *Poospiza hispaniolensis* debido a la escasez de casos. En los modelos evaluados en *Zonotrichia capensis* tampoco se observó significancia de las variables ambientales, pero, en el caso de esta especie, el *n* muestral fue relativamente elevado (118, 102 en época húmeda y 16 en época seca). Por otro lado, en un estudio previo realizado en la RNL, se encontró que la prevalencia de hemoparásitos (sea *Haemoproteus* o *Plasmodium*) en *Z. capensis* fue de 26.92% (Chang van Oordt, 2016). En otro estudio de esta especie se muestrearon tres transectos en diferentes latitudes de Perú a lo largo de una gradiente de elevación, obteniendo tres valores de prevalencia por transecto: 42%, 16.7% y 18% (Jones, Cheviron, & Carling, 2015). Se observó también que entre los 2000-3000 msnm la prevalencia era superior que en elevaciones mayores y menores a ese rango. Por otro lado, en una reserva ecuatoriana se encontró una prevalencia de 74.72% (Cadena Ortiz, 2015). Al conocer que existe tanta variación en la prevalencia de infecciones de este tipo de hemoparásitos en *Zonotrichia capensis*, se puede pensar que es debido a su amplia distribución geográfica, pues como se mencionó anteriormente esta población se divide genéticamente en tres grandes grupos. Esta diversidad intraespecífica combinada con la variedad de ecosistemas en los que se encuentra presente y las presiones a las que están expuestas por selección natural (y por causas antropogénicas), generaría una gama de respuestas hacia la presencia de infección en la población, lo que se vería reflejado en la amplia variación de prevalencia. Con respecto a *Zenaida auriculata*, en un estudio realizado en Brasil se observó que la prevalencia de una especie de *Haemoproteus* también fue de 100% (Adriano & Cordeiro, 2001). Es probable que, al ser especies gregarias, *Zenaida auriculata* y *Zonotrichia capensis* tengan una mayor probabilidad de contagio, pues el vector no tendría que viajar lejos para encontrar otro hospedero como en especies solitarias. En el caso de *Poospiza hispaniolensis*, esta especie tiende a vivir en pares (Jaramillo, 2019) por lo cual la predisposición para estar parasitada indicada en los modelos evaluados a nivel de comunidad no serían explicados por su comportamiento relativamente solitario, si no por otros factores. Estos podrían involucrar, por ejemplo, la abundancia de vectores específicos para transmitir parásitos a esta especie en particular. Por otro lado, hay que considerar que solo se capturaron 12

individuos de esta especie en este estudio, lo cual no se considera suficiente para sugerir un patrón. De la misma forma, en los modelos evaluados a nivel de comunidad, la especie *Porphyrospiza alaudina* indicó presentar una mayor probabilidad de estar parasitado, sin embargo, en el estudio solo se realizaron siete capturas de la especie.

Con respecto a los modelos evaluados, se esperó que los modelos indicarían un efecto significativo de la variación de los parámetros ambientales en la probabilidad de parasitismo, pero la mayoría indicó que no hubo influencia significativa de la época (seca o húmeda), la temperatura, la precipitación, el hábitat o la interacción entre estos factores. Sin embargo, un único modelo que incorporó características propias de las especies como estrategia social, gremio según estrato arbóreo y densidad como variables predictoras (Tabla12); aparte de temperatura, hábitat y precipitación, mostró significancia en todos estos factores para determinar la probabilidad de parasitismo. Según este modelo, tanto la temperatura como la precipitación presentaron una relación positiva con la probabilidad de parasitismo, teniendo que ver en lo posible con la proliferación de vectores bajo condiciones de temperatura cálida y precipitaciones altas. Estos resultados apoyan lo encontrado previamente en la literatura que relaciona estacionalidad y prevalencia. Se esperaba que en época húmeda la prevalencia fuese mayor debido a los altos niveles de humedad en comparación con la época seca, pues como se mencionó anteriormente, la humedad es un factor sumamente importante en el desarrollo de vectores, los cuales juegan un papel necesario para el contagio de la infección. En diferentes investigaciones de malaria aviar se ha observado que en época húmeda o de lluvias la prevalencia ha sido mayor que en la seca (Hernández-Lara et al., 2017; Sebaio et al., 2012; Young et al., 1993). Adicionalmente, diferentes estudios apoyan la idea de que los vectores generalmente se desarrollan mejor con la humedad y que dejan de desarrollarse o se vuelven menos activos a bajas temperaturas (Altizer et al., 2006; Lafferty, 2009). Por ejemplo, en un estudio realizado con *Culex pipiens*, vector de algunos linajes aviares de *Plasmodium*, se observó que el número de huevos fue significativamente mayor durante el periodo más cálido del año (Lalubin et al., 2013). También, los piojos de aves son ectoparásitos que pueden ser vectores de enfermedades y disminuyen su número con valores bajos de humedad (Moyer et al., 2002). Por último, un trabajo de tesis previo realizado en Lachay con *Zonotrichia capensis* evaluó modelos que predecían la probabilidad de encontrar un individuo con malaria. Se encontró que la interacción de la época seca con la presencia de ectoparásitos en el ave fue significativa para predecir la probabilidad (Chang van Oordt, 2016). Estos estudios sugerirían que la humedad contribuye con el desarrollo de vectores.

Sin embargo, en contradicción a los resultados del modelo de la Tabla12, los demás modelos indicaron que el efecto de temperatura y precipitación no fueron significativos. Es probable que estos modelos sean más confiables por dos motivos: (1) Se observa que la precipitación y la humedad varían considerablemente entre épocas, pero es posible que la variación de temperatura no sea tan marcada entre ambas como para marcar una diferencia en la proliferación de vectores; y (2) los modelos que indican una falta de efecto

significativo de las variables ambientales sobre la probabilidad de parasitismo tienen un Índice de Akaike menor. Esta incertidumbre remarca la necesidad de complementar el conocimiento de vectores en la RNL. En vista de la marcada estacionalidad de las lomas y la reiterada evidencia de la relación entre humedad y la proliferación de vectores, es posible que la organización de los datos ambientales no haya sido la más apropiada o que el tamaño del n muestral no haya sido suficientemente grande para lidiar con la complejidad de los modelos. En consecuencia, la significancia de los parámetros ambientales en los modelos no estaría representada de forma adecuada. Adicionalmente, se asumió que los parámetros ambientales se verían involucradas directamente con la abundancia de vectores. Sin embargo, al observar que las variables predictoras no fueron significativas, se pensó que otros factores estarían explicando mejor el modelo y que, a su vez, podrían estar influenciados por las variables predictoras que se escogieron. Por ejemplo, la densidad poblacional tuvo un efecto significativo y positivo con la probabilidad de parasitismo de la comunidad. Es decir, a mayor número de individuos de una especie en un área, mayor es la probabilidad que tiene un pájaro de esa especie en particular de estar parasitado. Si existen mayores números de hospederos infectados, mayor es el riesgo de contagio, y en consecuencia, mayor la probabilidad de estar parasitado. Otro factor evaluado fue el gremio del ave según el estrato arbóreo, el cual también fue significativo para determinar la probabilidad de parasitismo. Según el modelo, las aves que se encuentran en el estrato medio presentarían mayores probabilidades de estar parasitadas que las de estrato bajo, lo cual estaría contradiciendo la idea de que los vectores son más abundantes cerca al suelo, infectando así con mayor frecuencia a aves de este estrato. Así mismo, otro factor evaluado que se pensó que afectaría la probabilidad de parasitismo fue la estrategia social. Esta variable fue significativa para el modelo e indicó que las aves en pareja tendrían mayores probabilidades de estar parasitadas que las solitarias, probablemente porque la distancia de contagio entre individuos que andan en grupo es menor y se habría mayor facilidad para que los vectores infecten nuevos hospederos.

Un factor que no se consideró en los modelos, pero posiblemente afecte la probabilidad de hemoparasitismo, es la abundancia de vectores, ectoparásitos y las especies que tienden a estar infectadas. Al tener en cuenta la abundancia de vectores y ectoparásitos por épocas se podría relacionar estas variables con parámetros ambientales para demostrar que la variación estacional de temperatura y humedad son factores que afectan directamente en su desarrollo y proliferación. Como se mencionó antes, esta relación se ha demostrado anteriormente, sin embargo, es necesario verificar que esto también ocurra en la RNL para entender mejor la dinámica de las infecciones en huéspedes aviares. Un informe de artrópodos realizado solo en la época húmeda de Lachay en años previos (Cardenas Molina, 2010) no informó si encontraron o no vectores de *Plasmodium*. Sin embargo, afirmaron que no encontraron vectores de las familias Ceratopogonidae e Hyppoboscidae, que transmiten parásitos del género *Haemoproteus*, a pesar de ser el hemoparásito con mayor prevalencia en el presente estudio. Esto podría indicar que la prevalencia no solo estaría influenciada por la cantidad de vectores, si no otros factores como la inmigración de aves infectadas, entre otros. Se requiere un estudio comparativo que tenga como objetivo conocer la

diversidad de vectores que transmiten enfermedades como la malaria y de parásitos afines en ambas épocas de la RNL.

Por otro lado, al conocer mejor la epidemiología de las especies que tienden a estar infectadas, se podrían realizar predicciones más acertadas con respecto a las prevalencias de las especies de la RNL. En los modelos se observó que *Zonotrichia capensis*, *Poospiza hispaniolensis* y *Porphyrospiza alaudina* presentaron una mayor probabilidad de estar hemoparasitados en comparación con el resto de la comunidad. Es probable que esto tenga que ver con la especificidad de hemoparásitos presentes en la comunidad hacia ciertas especies de hospederos. Es decir, es probable que algunas especies nunca lleguen a estar parasitadas, como podría ser el caso de los psitácidos *Psilopsiagon aurifrons* (n específico = 13), cuya prevalencia fue de 0%. Otra razón por la que ciertas especies tenderían a presentar una mayor o menor probabilidad de parasitismo es la densidad poblacional de hospederos. Se sugiere que, si hay numerosos hospederos, la probabilidad de que un ave sea parasitada es mayor, pues hay más hospederos cerca que pueden transmitirle la infección. Si el número de hospederos es muy reducido y las aves se encuentran dispersos en un área relativamente grande, la probabilidad de que la infección se transmita de un hospedero a otro disminuye. En el modelo evaluado de probabilidad de hemoparasitismo, se observó que la densidad poblacional fue un factor significativo para determinar esta probabilidad. Es posible que *Zonotrichia capensis*, al ser una especie frecuente y encontrada en ambos hábitat con una abundancia relativa importante (Puquial > Guayabito), haya presentado una probabilidad de hemoparasitismo significativamente alta por esta razón.

Otra posible explicación para una mayor prevalencia de la comunidad en época seca sería que las aves de las redes de neblina no habrían sido lo suficientemente representativas para evaluar el estado de salud de la comunidad; a pesar de que el esfuerzo de muestreo usando redes de neblina fue suficiente para representar la comunidad de aves de la RNL (la representatividad fue de 74.67% en época húmeda y 64.77% en época seca, y de 66.7% en Guayabito y 77.38% en Puquial). Al extrapolar el esfuerzo de muestreo al doble, se estimó que se encontrarían solo hasta 2 especies más, lo que sugeriría que no sería necesario realizar un monitoreo más largo. Sin embargo, es importante mencionar que el método de redes utilizado no es el más adecuado para monitorear la diversidad de aves, pues restringe el muestreo a especies de vuelo relativamente bajo (máximo hasta 3m sobre el suelo) y que son activas durante el día. Además de que la abundancia que se registra por especie no es necesariamente representativa, pues los datos provienen de relativamente pocos puntos de muestreo por unidad de tiempo.

Asimismo, la prevalencia de *Haemoproteus* fue de 20.37% y de *Plasmodium*, 7.78%. Asimismo, 10 individuos presentaron coinfección de *Plasmodium* y *Haemoproteus* (3.7%) y todos fueron de *Zonotrichia capensis*. En el anexo 8, se presenta una tabla que resume diversos estudios en aves con sus respectivas prevalencias según el género de parásito sanguíneo. En casi todos, la prevalencia de *Haemoproteus* es mayor que la de *Plasmodium*, lo cual también sucede en el presente estudio. Es probable que en la RNL

sean más abundantes los vectores de *Haemoproteus* que de *Plasmodium*. En otra investigación de Passerinos en Brasil (Sebaio et al., 2012) se encontró que la prevalencia de *Haemoproteus* fue menor que la de *Plasmodium* y se sugirió que fue porque no se incluyeron Columbiformes en el muestreo, los cuales son hospederos importantes para *Haemoproteus*, a diferencia del muestreo de la comunidad, que se realizó en Lachay. En general, en los estudios mencionados en el anexo 8 se observan casos de coinfecciones por parásitos del mismo género y diferente especie, o parásitos de diferente género. En el presente estudio, las aves con *Plasmodium* presentaron una prevalencia parecida a las de los casos de coinfecciones. Esto también se observó en la investigación de Clark y colaboradores en 2016, quienes sugieren que las coinfecciones podrían facilitar infecciones de otros patógenos al debilitar el sistema inmune del hospedero, o al contrario podrían competir con ellos. Por ejemplo, en un estudio con aves Passeriformes donde se encontró coinfección por Haemosporida (*Leucocytozoon* y *Haemoproteus*) y por *Trypanosoma* (Soares et al., 2016). Los autores encontraron una asociación positiva entre los parásitos y que la infección de uno incrementaba la probabilidad de que el ave sea infectado por el otro. También sugirieron que esto era generado por que la infección de un parásito debilitaría el sistema inmune del hospedero, facilitando que se desarrolle la infección del otro parásito. Otro estudio con *Parus major* encontró que la prevalencia de coinfección entre *Plasmodium* o *Haemoproteus* y *Leucocytozoon* al mismo tiempo fue de 81.5% (Van Rooyen et al., 2013), bastante alto en comparación al presente estudio (3.7%). Los autores en sugirieron que esto sería evidencia de un sinergismo entre los parásitos donde uno le facilita una infección prolongada a otro, o un mejora las condiciones para que se establezca. En el presente estudio, es probable que esto también ocurra, sin embargo, no se tienen casos de coinfección suficientes ni información suficiente que sugieran que esto suceda.

Asimismo, *Zonotrichia capensis* fue la especie más abundante en el muestreo y con una prevalencia de 36%. Según MalAvi⁵, *Zonotrichia capensis* tiene registrados hasta el momento once linajes diferentes para *Haemoproteus*, diecisiete para *Plasmodium* y seis para *Leucocytozoon* por estudios de Ecuador, Brasil, Argentina, Chile, Colombia, Perú y Uruguay (Departamento de Biología de la Universidad de Lund & Bensch, 2019). Los linajes de registros de lugares más cercanos a Perú son de registros encontrados para el mismo Perú, Colombia y Ecuador. En el caso de *Haemoproteus*, los linajes en estos países fueron ZOCAP01, ZOCAP08, ZOCAP13, ZOCAP14 y CHLOOP01. En el caso de *Plasmodium*, los linajes fueron ZOCAP09, ZOCAP10, ZOCAP11, ZOCAP12, SGS1 y BABI02. Es probable que los linajes no identificados de *Z. capensis* en el presente estudio sean estos o tengan una relación cercana con estos.

Por otro lado, la prevalencia de Haemosporida en la comunidad también puede verse influenciada por la actividad humana en la RNL, ya que, como se mencionó anteriormente en antecedentes, el cambio de uso de suelo, el ingreso de especies invasoras con carga parasitaria, el transporte humano y el cambio climático

⁵ MalAvi: base de datos online sobre linajes de malaria aviar basados en citocromo b del parásito.

promueven la dispersión de vectores y sus enfermedades (Crowl et al., 2008). A pesar de tener cierto grado de protección, la RNL presenta estas y otras amenazas como el pastoreo y el turismo irresponsable (Chang Jo, 1979; MINAM et al., 2018). La RNL comparte estas amenazas con otra lomas, que si bien es cierto tienen diferencias geográficas, biológicas y topográficas, es muy probable que compartan los mismos ecosistemas y presenten una variación estacional de la prevalencia entre épocas muy similar en la comunidad de aves, pues la comunidad de aves es muy similar entre las lomas del Perú .

2.2. Relación entre escasez de recursos y el estado de salud de aves infectadas

Por otro lado, otra explicación de que la prevalencia en época seca haya sido mayor que en época húmeda es que con la falta de recursos, las aves tenderían a usar sus almacenes de grasa o gastar más energía en moverse y buscar alimento. En cualquier caso, se redistribuirían los nutrientes hacia la homeostasis de las funciones básicas, posiblemente descuidado el sistema inmune. Esto generaría una inmunosupresión que daría pie a la falta de neutralización de infecciones, por ende, aumentando la prevalencia de la comunidad (Fig29). Existen estudios que relacionan la estacionalidad con la inmunosupresión, pues la estacionalidad puede estar relacionada tanto a la variación de la disponibilidad de recursos como al costoso gasto energético de inversiones reproductivas (Altizer et al., 2006).

Figura29. Relación entre estacionalidad e inmunosupresión



Por ejemplo, en un experimento con el gorrión *Passer domesticus*, se inyectó un antígeno que estimulaba el sistema inmune y se observó que la glándula uropigial de este grupo disminuyó significativamente en comparación con el grupo control. Sin embargo, el efecto solo se dio en gorriónes con una baja masa corporal, sugiriendo que los que eran más grandes podrían producir una respuesta inmune mientras mantenían el tamaño grande de la glándula (Moreno-Rueda, 2015). Esto podría explicarse al tener suficientes recursos o grasa almacenada, reflejada en la masa corporal, para poder distribuirlos no solo en la respuesta inmune, sino también en el adecuado mantenimiento y *performance* de la glándula uropigial. Regularmente se observan estos *trade-offs* que redirigen los nutrientes y la energía de funciones reproductivas, de forrajeo, muda y otras por funciones básicas de mantenimiento (Fig7). En otro experimento previo con la misma especie, se comprobó otro *trade-off* entre la muda y la respuesta inmune, siendo

afectadas de forma negativa la una por la otra de forma bidireccional (Moreno-Rueda, 2010). Así mismo, en una investigación con pichones de golondrinas *Hirundo rustica* infectadas con antígenos se predijo un *trade-off* entre el crecimiento y la función inmune durante épocas de escases de recursos. Se observó que los pichones de estas épocas generaron una respuesta celular T más fuerte y presentaron menores tasas de incremento de masa en comparación con pichones de camadas nacidas en periodos de recursos abundantes. También, una vez que la infección fue controlada, la energía volvió a relocalizarse al crecimiento (Merino et al., 2000). Esto podría indicar que, en este caso, la función inmune se considera de suma importancia para el ave en ese estado de infección, inclusive más que otras funciones básicas, pues puede estar comprometida de forma directa la supervivencia. No siempre ocurre esto, pues a veces las funciones inmunes se consideran de prioridad secundaria, dependiendo de la virulencia y el efecto del patógeno en el hospedero (Rauw, 2012). Por ejemplo, en un meta-análisis realizado (no solo se incluyeron estudios de aves), se encontró que al tener que darle prioridad al crecimiento sobre la función inmune, esta última se ve comprometida, pero al escoger la función inmune sobre el crecimiento, el efecto no es consistente sobre este. Los autores sugieren que ese sentido, los costos generados por el crecimiento son relativamente mayores a los de la función inmune (Van Der Most et al., 2011). Entonces, la literatura lleva a sugerir que los *trade-offs* ocurren dependiendo de las estrategias de supervivencia de cada especie, dependiendo de la historia de vida que presentan y de los costos que generan los *trade-offs*. En la comunidad de aves de la RNL, las especies pueden presentar diferentes estrategias, sin embargo, puede que la mayoría se encuentre invirtiendo energía y/o nutrientes en funciones básicas de manutención por sobre funciones de inmunidad (Fig8). En consecuencia, se estaría promoviendo la frecuencia de las infecciones crónicas, aumentando la prevalencia en época seca, la cual justamente se caracteriza por una reducción en los recursos biodisponibles.

3. Intensidad de parásitos de sangre

En este estudio, la intensidad de la comunidad de aves que estuvo parasitada tuvo una media de 6.6 y un rango de 1 a 36 parásitos por cada 2000 eritrocitos contados. Las intensidades promedio y sus rangos calculados por especie se consideran como intensidades bajas. Por otro lado, los modelos evaluados indicaron que la época y el hábitat influenciaron significativamente en la intensidad promedio de las aves muestreadas, mas esto no se repitió al considerar parámetros ambientales como temperatura y precipitación. También, se incorporaron especies en los modelos y se observó que algunas presentaron intensidades significativamente mayores que otras. Por ejemplo, individuos de *Porphyrospiza alaudina* y *Zonotrichia capensis* tuvieron una intensidad de aproximadamente el doble que el resto, mientras que *Zenaida auriculata* tuvo hasta el triple.

Asimismo, al extrapolar o reducir (dependiendo del caso) el número de eritrocitos evaluados por frotis y comparar los resultados de intensidad hemoparasitaria (IH) con otros estudios, podemos observar que en

general los valores obtenidos en la presente investigación indicaron una baja IH (Tabla 28). Por ejemplo, en un estudio realizado con aves del bosque montano mexicano, se encontró que el nivel de parasitemia de Haemosporida fue de 12.5 por cada 10 000 eritrocitos, lo cual es 2 o 3 veces menor al que se encontró en el presente estudio. También, los autores encontraron que la intensidad hemoparasitaria incrementaba durante la época de lluvias pero sin diferencias significativas (Hernández-Lara et al., 2017). Además, en un estudio de Brasil con Columbiformes se obtuvo que la intensidad de *Zenaida auriculata* variaba de 1 a 806, de *Columbina talpacoti* variaba de 1 a 30 y de *Scardafella squammata* variaba de 1 a 9 por cada 30 000 eritrocitos (Adriano & Cordeiro, 2001). Al reducir de forma proporcional el número de eritrocitos parasitados con relación a los contados, los resultados que publicaron los autores indican una intensidad hasta tres veces mayor que las obtenidas en el presente estudio para la especie *Zenaida auriculata*, la cual presentó un rango de intensidad de 1 a 18 eritrocitos parasitado por 2000 eritrocitos contados. La relativa baja intensidad parasitaria de las especies muestreadas sugiere que los individuos de la comunidad de Lachay se encontrarían en una etapa de infección crónica, en la cual los parásitos están en la sangre a un nivel bajo y constante. Es diferente a una infección latente, en la cual los parásitos solo se encuentran en los órganos y no en la sangre. Es probable que los resultados presenten falsos negativos ya que las muestras tomadas fueron solo de sangre, por lo cual un individuo en estado de infección latente no sería percibido en este estudio como parasitado. La fase crónica se genera por la intervención inicial de células inmunes y anticuerpos, lo cual controla la infección. La diferencia de intensidades entre las especies evaluadas puede deberse a posibles formas de coevolución entre los parásitos y el hospedero. Cada especie de hospedero presentaría diferente grado de resistencia ante la infección. Por ejemplo, para que un parásito de sangre pueda seguir reproduciéndose y transmitirse a otros hospederos es necesario que el huésped actual no muera, ya sea por causas relacionadas a anemia, disfunción de órganos como el bazo o por alguno de los efectos mencionados anteriormente. Es decir, una infección agresiva tampoco sería beneficiosa para el parásito. Sin embargo, un estudio evaluó un modelo epidemiológico basado en la teoría de distribución de recursos y analizó la coevolución entre la virulencia del parásito y el esfuerzo reproductivo del hospedero (Gandon et al., 2002). Sus resultados mostraron que el parasitismo favorecería a redireccionar los recursos hacia la reproducción de hospedero pero que el esfuerzo reproductivo de este no siempre incrementaría con la virulencia de la infección. Ellos sugirieron que cuando el hospedero se encuentra cercano a morir no tendría sentido redireccionar recursos a su supervivencia, sino hacia la reproducción. Empero, las infecciones de las aves muestreadas en el presente estudio fueron relativamente bajas, por lo cual no comprometería activa y significativamente su supervivencia. Es importante mencionar que se requiere más investigación con respecto a la epidemiología evolutiva de las especies en estos casos de parasitismo.

En el caso de la *Zenaida auriculata*, es probable que la intensidad haya sido mayor que la de *Zonotrichia capensis* y *Porphyrospiza alaudina* porque la especie podría presentar una respuesta inmune lo suficientemente agresiva para controlar la infección, de tal forma que la cantidad de parásitos en sangre no

comprometa significativamente el *fitness* del hospedero. En una infección crónica, es probable que en los casos de *Zonotrichia capensis* y *Porphyrospiza alaudina* la cantidad de parásitos en sangre deba ser mucho menor para que el *fitness* del hospedero no se vea comprometido. Esta diferencia de “resistencia” podría deberse a razones fisiológicas específicas. Podría sugerir que siendo *Zonotrichia capensis* y *Porphyrospiza alaudina* de menor tamaño que *Zenaida auriculata*, presentarían una tasa metabólica mayor que esta y por ende una mayor demanda de oxígeno. Bajo este supuesto, estas dos especies no podrían llevar a cabo sus funciones básicas si la intensidad de parásitos en una infección crónica fuese mayor a la encontrada, pues los efectos de una anemia fuerte estarían perjudicando de forma importante la capacidad de cubrir la demanda de oxígeno. Sin embargo, es necesario realizar más estudios parasito-fisiológicos para corroborar estas hipótesis.

Tabla28. Comparación de intensidad hemoparasitaria por especie entre estudios en aves neotropicales.

Valores a comparar se presentan en negrita.

Especie capturada (presente estudio)	Rango de IH y promedio encontrados en 2000 eritrocitos	Especie a comparar	Intensidad hemoparasitaria encontrada en x eritrocitos (IH/x)	IH del estudio relativizada a 2000 eritrocitos	Lugar del estudio	Referencia
<i>Columbina cruziana</i>	1 (único caso parasitado)	<i>Columbina passerina</i>	5-635/200 000	1-6	Ecuador	Bahamonde, 2014
		<i>Columbina talpacoti</i>	1-30/30 000	1-2	Brasil	Adriano et al., 2001
		<i>Scardafella squammata</i>	1-9/30 000	1		
<i>Zenaida auriculata</i>	1-18 9	<i>Zenaida auriculata</i>	1-806/30 000	1-54		
<i>Porphyrospiza alaudina</i>	1-10 5	<i>Phrygilus plebejus</i>	0-301/200 000	0-3	Ecuador	Bahamonde, 2014
			0-198/200 000	0-2		
<i>Zonotrichia capensis</i>	1-36 7	<i>Zonotrichia capensis</i>	1-666/10 000	1-133	Ecuador	Cadena, 2015

4. Estacionalidad de la intensidad de parásitos

Los modelos indicaron que la intensidad de parásitos de la comunidad en época seca fue mayor que en la húmeda, y que la temperatura, la precipitación, el hábitat y sus interacciones fueron significativas para influenciar en la intensidad hemoparasitaria (Tablas 21, 22, 23 y 24). También, se evaluó la densidad poblacional en los modelos pensando que un ave con más coespecíficos en un área podría ser más frecuentemente picada por vectores, incrementando la intensidad hemoparasitaria, pero no se halló significancia de la influencia de este factor. También, se observó que la estrategia social y el gremio según estrato arbóreo fueron significativos para determinar la intensidad hemoparasitaria. Según el modelo, las

aves que andan en parejas presentarían una menor intensidad, pero se esperaba que fuesen las aves gregarias. También, aves del estrato arbóreo medio presentarían una mayor intensidad, pero se esperaba que fuesen las del estrato bajo, pues allí se distribuyen con mayor abundancia los vectores.

Con respecto a la diferencia de intensidad entre épocas, se sugiere que en época húmeda habría más recursos biodisponibles en las lomas y las especies podrían distribuir más nutrientes en producir una respuesta inmune que contrarreste el nivel de infección en sangre. Esta idea se vio apoyada al observar en los resultados una baja intensidad en el número de parásitos encontrados en eritrocitos. En cambio, en época seca es probable que los recursos se redirijan a supervivencia básica y la respuesta inmune sea insuficiente. Este patrón sugerido también se mencionó al explicar la diferencia entre prevalencias de estaciones (prevalencia de época seca > húmeda). Por otro lado, también se observó una intensidad significativamente mayor en el Puquial con respecto a Guayabito (Tablas 18 y 20). Esto puede ser debido a que Guayabito presentó muchos más registros de *Zenaida auriculata* que el Puquial durante el estudio (Fig 14), especie que mostró prevalencia de 100% y una intensidad significativamente mayor a las otras especies infectadas (Tabla 20 y Fig 27), lo cual contribuiría con la mayor intensidad de infección de la comunidad en este hábitat. Sin embargo, en el test de Wilcoxon no se encontró diferencias de intensidad entre ambos hábitat para esta especie. En el caso de *Zonotrichia capensis*, se encontró que la intensidad en Puquial fue significativamente mayor a Guayabito (Tabla 25), lo cual también estaría contribuyendo con la diferencia de intensidades a nivel de la comunidad. La intensidad de *Zonotrichia capensis* sería mayor en puquial por la posible presencia de más vectores debido al puquio, sin embargo, como se mencionó previamente, es necesario un estudio de vectores más detallado. No se encontró significancia de la densidad de *Z. capensis* para determinar la intensidad hemoparasitaria. Se esperaría que, a una mayor densidad, los individuos de esta especie estarían expuestos a un mayor riesgo de contagio, posiblemente incrementando la frecuencia en que un vector parasitado se alimente de ellos, lo cual se vería reflejado en una mayor intensidad hemoparasitaria; sin embargo, este no fue el caso. Por otro lado, *Porphyrospiza alaudina* solo se registró en época seca (Fig 21) y fue una especie que también mostró una intensidad significativamente mayor a las otras, lo cual también pudo haber contribuido a la mayor intensidad de parásitos de la comunidad.

IX. Conclusiones

- En época húmeda, la precipitación fue mayor que en época seca y la temperatura fue menor.
- Los parámetros ambientales fueron más similares entre el Puquial y la estación meteorológica, mientras que los de Guayabito fueron menos similares.
- En época húmeda la riqueza de especies de aves fue mayor que en la época seca.
- La comunidad de aves de la época húmeda fue similar a la de la época seca en aproximadamente 20%.
- En el hábitat del Puquial se encontró una menor riqueza de especies en comparación con Guayabito.
- La comunidad de aves entre los hábitats de Guayabito y Puquial fue más similar en época húmeda que en época seca.
- La prevalencia de la comunidad fue de 24.82% y fue mayor en época seca que en época húmeda.
- Todavía es discutible si la probabilidad de hemoparasitismo de la comunidad fue afectada de forma significativa por variables estacionales como temperatura y precipitación.
- La probabilidad de hemoparasitismo de la comunidad fue influenciada por la estrategia social, el gremio según estrato arbóreo y la densidad poblacional de las aves evaluadas.
- La intensidad hemoparasitaria fue mayor en época seca en comparación a época húmeda.
- La Intensidad hemoparasitaria de la comunidad fue influenciada por la temperatura, la precipitación el hábitat, estrategia social y el gremio según estrato arbóreo, mas no por la densidad poblacional de las aves evaluadas.

X. Recomendaciones

- Se recomienda evaluar si existe una variación estacional significativa de la abundancia y la diversidad de vectores de Haemosporida en la RNL, con el objetivo de entender mejor su relación con los hospederos y con el ambiente.
- Evaluar si las aves con una infección por Haemosporida tienden a tener mayores posibilidades de contraer otro patógeno infeccioso (coinfeción) que aves sin infección.
- Evaluar más lomas con estados de conservación similares para analizar si sucede algo parecido con respecto a la dinámica de las infecciones por Haemosporida en las aves.

XI. Referencias

- Adewoyin, A. S., & Nwogoh, B. (2014). Peripheral blood film - a review. *Annals of Ibadan Postgraduate Medicine*, 12(2), 71–79.
- Adriano, E. A., & Cordeiro, N. S. (2001). Prevalence and Intensity of *Haemoproteus columbae* in Three Species of Wild Doves from Brazil, 96(February), 175–178.
- Agrawal, A. A., Conner, J. K., & Rasmann, S. (2010). Tradeoffs and negative correlations in evolutionary ecology. In *Evolution since Darwin: the first* (Vol. 150, pp. 243–268). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Aguilar, P. (1985). Fauna de las lomas costeras del Perú. *Boletín de Lima*, 7(41), 17–28.
- Altizer, S., Dobson, A., Hosseini, P., Hudson, P., Pascual, M., & Rohani, P. (2006). Seasonality and the dynamics of infectious diseases. *Ecology Letters*, 9(4), 467–484. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00879.x>
- Arjunan, N., Kadarkari, M., Pari, M., Thiyagarajan, N., & Kumar, S. (2014). Impact of climate change on filarial vector, *Culex quinquefasciatus* and control using bacterial pesticide, spinosad. *Asian Pacific Journal of Tropical Disease*, 4(S1). [https://doi.org/10.1016/S2222-1808\(14\)60420-5](https://doi.org/10.1016/S2222-1808(14)60420-5)
- Arriero, E., & Møller, A. P. (2008). Host ecology and life-history traits associated with blood parasite species richness in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6), 1504–1513. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01613.x>
- Asghar, M., Hasselquist, D., & Bensch, S. (2011). Are chronic avian haemosporidian infections costly in wild birds? *Journal of Avian Biology*, 42(6), 530–537. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2011.05281.x>
- Atkinson, C., & Van Riper III, C. (1991). Pathogenicity and epizootiology of avian haematozoa: Plasmodium, Haemoproteus, and Leucocytozoon. In *Bird-parasite interactions: Ecology, evolution, and behavior* (pp. 19–48). Oxford University Press.
- Bahamonde Vinuesa, D. C. (2014). *Prevalencia de malaria aviar en las aves más comunes del Parque Recreacional-Bosque Protector Jerusalem, Pichincha, Ecuador*. Pontificia Universidad Católica del Ecuador.
- Begazo, A. (CORBIDI). (2019a). Chiguanco Thrush (*Turdus chiguanco*) - Peru Aves. Retrieved December 23, 2019, from <http://www.peruaves.org/turdidae/chiguanco-thrush-turdus-chiguanco/>
- Begazo, A. (CORBIDI). (2019b). House Wren (*Troglodytes aedon*) - Peru Aves. Retrieved December 23,

- 2019, from <http://www.peruaves.org/troglodytidae/house-wren-troglodytes-aedon/>
- Belo, N. O., Rodríguez-Ferraro, A., Braga, E. M., & Ricklefs, R. E. (2012). Diversity of avian haemosporidians in arid zones of northern Venezuela. *Parasitology*, 139(08), 1021–1028. <https://doi.org/10.1017/S003118201200039X>
- Beresford-Jones, D., Pullen, A. G., Whaley, O. Q., Moat, J., Chauca, G., Cadwallader, L., ... French, C. (2015). Re-evaluating the resource potential of lomas fog oasis environments for Preceramic hunter-gatherers under past ENSO modes on the south coast of Peru. *Quaternary Science Reviews*, 129, 196–215. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.10.025>
- Brack, A. (1974). Los vertebrados de las lomas costeras del Perú. In *Anales científicos UNA La Molina* (Vol. 12, pp. 85–92).
- Brack, A., & Mendiola, C. (2010). *Ecología del Perú*. (A. E. Bruño, Ed.) (Third edit). Lima, Perú.
- Cabot, J., Jutglar, F., & Sharpe, C. J. (2019). Andean Tinamou (*Nothoprocta pentlandii*). In *Handbook of the Birds of the World Alive*. Retrieved from <https://www.hbw.com/species/andean-tinamou-nothoprocta-pentlandii>
- Cadena Ortiz, H. F. (2015). Malaria Aviar en los Chingolos (*Zonotrichia capensis*) del Parque Recreacional-Bosque Protector Jerusalem, Pichincha, Ecuador. *Pontificia Universidad Católica Del Ecuador*. Retrieved from <http://repositorio.puce.edu.ec/handle/22000/8619>
- Cardenas Molina, M. (2010). *Informe*.
- Carranza, J., Alvarez, F., Arias de Reyna, L. M., Bernstein, C., Cassini, M., Colmenares, F., ... Senar, J. C. (1994). *Introducción a la Ciencia del Comportamiento*.
- Castañeda Córdova, L. Z. (2018). *Propuesta de monitoreo de variables comunitarias al evento El Niño (1998-2001, 2010) en las Lomas de Lachay, Perú*. Universidad Nacional Agraria La Molina.
- Chang Jo, V. (1979). *Plan maestro - Reserva Nacional de Lachay*.
- Chang van Oordt, D. A. (2016). *Factores que afectan la prevalencia de parásitos hemosporidios en una población silvestre del gorrión de collar rufo, Zonotrichia capensis*. Universidad Peruana Cayetano Heredia.
- Chavez, A. N. (2018). Cinereous Conebill (*Conirostrum cinereum*). <https://doi.org/https://doi.org/10.2173/nb.cincon1.01>
- Cheesbrough, M. (2006). *District laboratory practice in tropical countries*.

- Ciota, A. T., Matacchiero, A. C., Kilpatrick, A. M., & Kramer, L. D. (2014). The Effect of Temperature on Life History Traits of *Culex* Mosquitoes . *Journal of Medical Entomology*, *51*(1), 55–62. <https://doi.org/10.1603/me13003>
- Clark, N. J., Clegg, S. M., & Lima, M. R. (2014). A review of global diversity in avian haemosporidians (*Plasmodium* and *Haemoproteus*: Haemosporida): New insights from molecular data. *International Journal for Parasitology*, *44*(5), 329–338. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.01.004>
- Clark, N. J., Wells, K., Dimitrov, D., Clegg, S. M., & Hoyer, B. (2016). Co-infections and environmental conditions drive the distributions of blood parasites in wild birds. *Journal of Animal Ecology*, *85*(6), 1461–1470. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12578>
- Class, A. M., Wada, H., Lynn, S. E., & Moore, I. T. (2011). The Timing of Life-History Stages Across Latitudes in *Zonotrichia* Sparrows. *The Condor*, *113*(2), 438–448. <https://doi.org/10.1525/cond.2011.100068>
- Collar, N., de Juana, E., & Kirwan, G. M. (2019). Chiguanco Thrush (*Turdus chiguanco*). In *Handbook of the Birds of the World Alive*. Retrieved from <https://www.hbw.com/species/chiguanco-thrush-turdus-chiguanco>
- Collar, N., Kirwan, G. M., & Boesman, P. (2019). Mountain Parakeet (*Psilopsiagon aurifrons*). In J. Del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (Eds.), *Handbook of the Birds of the World Alive* (Lynx Edici). Retrieved from <https://www.hbw.com/species/mountain-parakeet-psilopsiagon-aurifrons>
- Colling, A., Brown, E., Park, D., Phillips, J., Rothery, D., & Wright, J. (2001). *Ocean Circulation*. Elsevier Science. Retrieved from <https://books.google.com.pe/books?id=QjBbuwZ15uYC>
- Collinge, S. K., & Ray, C. (2006). *Disease ecology community structure and pathogen dynamics*.
- Colwell, R. K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. . User's Guide and application. University of Connecticut.
- Coon, C. A. C., Garcia-Longoria, L., Martin, L. B., Magallanes, S., de Lope, F., & Marzal, A. (2016). Malaria infection negatively affects feather growth rate in the house sparrow *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology*, *47*(6), 779–787. <https://doi.org/10.1111/jav.00942>
- Cornet, S., Bichet, C., Larcombe, S., Faivre, B., & Sorci, G. (2014). Impact of host nutritional status on infection dynamics and parasite virulence in a bird-malaria system. *Journal of Animal Ecology*, *83*(1), 256–265. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12113>

- Cornet, S., Nicot, A., Rivero, A., & Gandon, S. (2013a). Both infected and uninfected mosquitoes are attracted toward malaria infected birds. *Malaria Journal*, *12*(1), 179. <https://doi.org/10.1186/1475-2875-12-179>
- Cornet, S., Nicot, A., Rivero, A., & Gandon, S. (2013b). Malaria infection increases bird attractiveness to uninfected mosquitoes. *Ecology Letters*, *16*(3), 323–329. <https://doi.org/10.1111/ele.12041>
- Crowl, T. A., Crist, T. O., Parmenter, R. R., Belovsky, G., & Lugo, A. E. (2008). The spread of invasive species and infectious disease as drivers of ecosystem change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *6*(5), 238–246. <https://doi.org/10.1890/070151>
- Dean, W. R. J. (2004). *Nomadic Desert Birds*. (J. L. Cloudsley-Thompson & F. Punzo, Eds.) (Springer). Springer. Retrieved from <https://books.google.com.pe/books?id=G2mVCD7y4C>
- Department of Biology, L. U., & Bensch, S. (2019). MalAvi.
- Dhangadamajhi, G., Kar, S. K., & Ranjit, M. (2010). The Survival Strategies of Malaria Parasite in the Red Blood Cell and Host Cell Polymorphisms. *Malaria Research and Treatment*, *2010*, 1–9. <https://doi.org/10.4061/2010/973094>
- Dillon, M., Nakazawa, M., & Leiva, S. (2003). The Lomas formations of coastal Peru: Composition and biogeographic history, *43*, 1–9.
- Fecchio, A., Bell, J. A., Pinheiro, R. B. P., Cueto, V. R., Gorosito, C. A., Lutz, H. L., ... Collins, M. D. (2019). Avian host composition, local speciation and dispersal drive the regional assembly of avian malaria parasites in South American birds. *Molecular Ecology*, *28*(10), 2681–2693. <https://doi.org/10.1111/mec.15094>
- Fecchio, A., Lima, M. R., Silveira, P., Braga, É. M., & Marini, M. Â. (2011). High prevalence of blood parasites in social birds from a neotropical savanna in Brazil. *Emu*, *111*(2), 132–138. <https://doi.org/10.1071/MU10063>
- Fitzpatrick, J. (2019). Short-tailed Field-tyrant (*Muscigralla brevicauda*). In *Handbook of the Birds of the World Alive*. Retrieved from <https://www.hbw.com/species/short-tailed-field-tyrant-muscigralla-brevicauda>
- Gager, A. B., Del Rosario Loaiza, J., Dearborn, D. C., & Bermingham, E. (2008). Do mosquitoes filter the access of *Plasmodium* cytochrome b lineages to an avian host? *Molecular Ecology*, *17*(10), 2552–2561. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03764.x>
- Galen, S. C., & Witt, C. C. (2014). Diverse avian malaria and other haemosporidian parasites in Andean

- house wrens: evidence for regional co-diversification by host-switching. *Journal of Avian Biology*, 45(4), 374–386. <https://doi.org/10.1111/jav.00375>
- Gandon, S., Agnew, P., & Michalakis, Y. (2002). Coevolution between Parasite Virulence and Host Life-History Traits. *The American Naturalist*, 160(3), 374–388. <https://doi.org/10.1086/341525>
- Garcia-Longoria, L., Moller, A. P., Balbontín, J., de Lope, F., & Marzal, A. (2015). Do malaria parasites manipulate the escape behaviour of their avian hosts? An experimental study. *Parasitology Research*, 114(12), 4493–4501. <https://doi.org/10.1007/s00436-015-4693-7>
- Garvin, M. C., Szell, C. C., & Moore, F. R. (2006). Blood parasites of Nearctic-Neotropical migrant passerine birds during spring trans-Gulf migration: impact on host body condition. *The Journal of Parasitology*, 92(5), 990–996. <https://doi.org/10.1645/GE-758R.1>
- Gillies, M. T., & Wilkes, T. J. (1976). The vertical distribution of some West African mosquitoes (Diptera, Culicidae) over open farmland in a freshwater area of the Gambia. *Bulletin of Entomological Research*, 66(1), 5–15. <https://doi.org/10.1017/S0007485300006441>
- Gutiérrez, J. R., & Meserve, P. L. (2003). El Niño effects on soil seed bank dynamics in north-central Chile. *Oecologia*, 134(4), 511–517. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1156-5>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAleontological STatistics. <https://doi.org/10.1093/cid/ciq238>
- Hasselquist, D., & Nilsson, J. Å. (2012). Physiological mechanisms mediating costs of immune responses: What can we learn from studies of birds? *Animal Behaviour*, 83(6), 1303–1312. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.025>
- Heckscher, C. M., Halley, M. R., & Stampul, P. M. (2015). Intratropical migration of a Nearctic-Neotropical migratory songbird (*Catharus fuscescens*) in South America with implications for migration theory. *Journal of Tropical Ecology*, 31(03), 285–289. <https://doi.org/10.1017/S0266467415000024>
- Hernández-Lara, C., González-García, F., & Santiago-Alarcon, D. (2017). Spatial and seasonal variation of avian malaria infections in five different land use types within a Neotropical montane forest matrix. *Landscape and Urban Planning*, 157, 151–160. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2016.05.025>
- Hilty, S., & Kirwan, G. M. (2019). Cinereus Conebill (*Conirostrum cinereum*). In J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (Eds.), *Handbook of the Birds of the World Alive* (Lynx edici).
- Hoshen, M. B., & Morse, A. P. (2004). A weather-driven model of malaria transmission. *Malaria Journal*,

3(1), 32. <https://doi.org/10.1186/1475-2875-3-32>

- Infraestructura de Datos Especiales del SENAMHI, S. (n.d.). El Niño 2017. Retrieved December 21, 2019, from http://idesep.senamhi.gob.pe/portalidesep/idesep_tema_evento_el_nino_la_nina_nino_2017.jsp
- Jaramillo, A. (2019a). Band-tailed Sierra-finch (*Corydospiza alaudina*). In E. del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana (Ed.), *Handbook of the Birds of the World Alive*.
- Jaramillo, A. (2019b). Collared Warbling-finch (*Poospiza hispaniolensis*). *Handbook of the Birds of the World Alive*. Retrieved January 31, 2019, from <https://www.hbw.com/species/collared-warbling-finch-poopiza-hispaniolensis>
- Jaramillo, A. (2019c). Raimondi's Yellow-finch (*Sicalis raimondii*). In *Handbook of the Birds of the World Alive*. Retrieved from <https://www.hbw.com/species/raimondis-yellow-finch-sicalis-raimondii>
- Jiménez-Valverde, A., & Hortal, J. (2003). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8(31), 151–161.
- Jones, M. R., Cheviron, Z. A., & Carling, M. D. (2015). Spatially variable coevolution between a haemosporidian parasite and the MHC of a widely distributed passerine. *Ecology and Evolution*, 5(5), 1045–1060. <https://doi.org/10.1002/ece3.1391>
- Krams, I. A., Suraka, V., Rantala, M. J., Sepp, T., Mierauskas, P., Vrublevska, J., & Krama, T. (2013). Acute infection of avian malaria impairs concentration of haemoglobin and survival in juvenile altricial birds. *Journal of Zoology*, 291(1), 34–41. <https://doi.org/10.1111/jzo.12043>
- Kroodsma, D., Brewer, D., & Kirwan, G. M. (2019). House Wren (*Troglodytes aedon*). In J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (Eds.), *Handbook of the Birds of the World Alive*. Retrieved from <https://www.hbw.com/species/house-wren-troglodytes-aedon#Habitat>
- Lafferty, K. D. (2009). The ecology of climate change and infectious diseases. *Ecology*, 90(4), 888–900. <https://doi.org/10.1890/08-0079.1>
- Laity, J. (2008). *Deserts and desert environments*. Wiley-Blackwell.
- Lalubin, F., Delédevant, A., Glaizot, O., & Christe, P. (2013). Temporal changes in mosquito abundance (*Culex pipiens*), avian malaria prevalence and lineage composition. *Parasites & Vectors*, 6(1), 307. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-307>
- Lapointe, D. A., Atkinson, C. T., & Samuel, M. D. (2012). Ecology and conservation biology of avian malaria. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1249(1), 211–226.

<https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06431.x>

- LaPointe, D. A., Goff, M. L., & Atkinson, C. T. (2010). Thermal Constraints to the Sporogonic Development and Altitudinal Distribution of Avian Malaria *Plasmodium relictum* in Hawai'i. *Journal of Parasitology*, *96*(2), 318–324. <https://doi.org/10.1645/ge-2290.1>
- Latshaw, J. D. (1991). Nutrition--mechanisms of immunosuppression. *Veterinary Immunology and Immunopathology*, *30*(1), 111–120. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1781151>
- Loetti, V., Schweigmann, N., & Burrioni, N. (2011). Development rates, larval survivorship and wing length of *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) at constant temperatures. *Journal of Natural History*, *45*(35–36), 2203–2213. <https://doi.org/10.1080/00222933.2011.590946>
- Lougheed, S. C., Campagna, L., Dávila, J. A., Tubaro, P. L., Lijtmaer, D. A., & Handford, P. (2013). Continental phylogeography of an ecologically and morphologically diverse Neotropical songbird, *Zonotrichia capensis*. *BMC Evolutionary Biology*, *13*(1), 58. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-58>
- Manrique, R., Ricotta, C., Ferrari, C., & Pezzi, G. (2014). Latitudinal pattern in plant composition along the Peruvian and Chilean fog oases. *Plant Biosystems*, *148*(5), 1002–1008. <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.918059>
- Marzal, A. (2016). Studies on wildlife for preventing emerging infectious diseases in the 21st century. *Neotropical Entomology*, *9*(February).
- Marzal, A., García-Longoria, L., Cárdenas Callirgos, J. M., & Sehgal, R. N. M. (2015). Invasive avian malaria as an emerging parasitic disease in native birds of Peru. *Biological Invasions*, *17*(1), 39–45. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0718-x>
- Matta+, N. E., Basto, N., Gutierrez, R., Rodríguez, O. A., & Greiner, E. C. (2004). Prevalence of Blood Parasites In Tyrannidae (Flycatchers) in the 12.pdf. *Mem Inst Oswaldo Cruz*, *99*(3), 271–274.
- McKnight, D. T., Schwarzkopf, L., Alford, R. A., Bower, D. S., & Zenger, K. R. (2017). Effects of emerging infectious diseases on host population genetics: a review. *Conservation Genetics*, *18*(6), 1235–1245. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-0974-2>
- Merino, S., Møller, A. P., & De Lope, F. (2000). Seasonal changes in cell-mediated immunocompetence and mass gain in nestling barn swallows: A parasite-mediated effect? *Oikos*, *90*(2), 327–332. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900213.x>
- Michaël Luciano, T., Fano José, R., Woog, F., Rominah, R., Ratsimbazafy, J., Boyer, S., & Girod, R. (2019). Horizontal and vertical distribution of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in the rainforest of

- Maromizaha, Madagascar: implications for pathogen transmission to humans and animals. *Austral Entomology*, 58, 897–906.
- MINAM, SERNANP, & RNL. (2018). *Diagnóstico del Plan Maestro Reserva Nacional de Lachay 2013-2018*.
- Moreno-Rueda, G. (2015). Body-mass-dependent trade-off between immune response and uropygial gland size in house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Avian Biology*, 46(1), 40–45. <https://doi.org/10.1111/jav.00358>
- Moreno-Rueda, G. (2010). Experimental test of a trade-off between moult and immune response in house sparrows *Passer domesticus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(10), 2229–2237. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02090.x>
- Moyer, B. R., Drown, D. M., Clayton, D. H., Moyer, B. R., Drown, D. M., & Clayton, D. H. (2002). Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. *Oikos*, 97(December 2001), 223–228. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970208.x>
- Niebuhr, C. N., Poulin, R., & Tompkins, D. M. (2016). Is Avian Malaria Playing a Role in Native Bird Declines in New Zealand? Testing Hypotheses along an Elevational Gradient. *PLOS ONE*, 11(11), 1–15. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165918>
- Njabo, K. Y., Cornel, A. J., Bonneaud, C., Toffelmier, E., Sehgal, R. N. M., Valkiūnas, G., ... Smith, T. B. (2011). Nonspecific patterns of vector, host and avian malaria parasite associations in a central African rainforest. *Molecular Ecology*, 20(5), 1049–1061. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04904.x>
- Owen, J. C. (2011). Collecting, processing, and storing avian blood: A review. *Journal of Field Ornithology*, 82(4), 339–354. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2011.00338.x>
- Pang-Ching, J. M., Paxton, K. L., Paxton, E. H., Pack, A. A., & Hart, P. J. (2018). The effect of isolation, fragmentation, and population bottlenecks on song structure of a Hawaiian honeycreeper. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.3820>
- Pantigoso, I., Fernández, R., Crespo, S., & Astocaza, M. (2015). *Diversidad y Distribución de la Familia Cactaceae y Avifauna Asociada en la Reserva Nacional de Lachay*. Lima, Perú.
- Perez, J. (2005). *Ecología de duas espécies de lagartos simpátricos em uma formação vegetal de Lomas no Deserto Costeiro Peruano Central*. Universidade do Estado de Rio de Janeiro.
- Poulin, R. (2007). *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University Press. Retrieved from

[https://books.google.com.pe/books?id=eegdgaR81k0C&dq=Poulin,+Robert+\(2007\).+Evolutionary+Ecology+of+Parasites.+Princeton+University+Press&hl=es&source=gbs_navlinks_s](https://books.google.com.pe/books?id=eegdgaR81k0C&dq=Poulin,+Robert+(2007).+Evolutionary+Ecology+of+Parasites.+Princeton+University+Press&hl=es&source=gbs_navlinks_s)

Poulin, R. (2011). *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University Press.

Prakash, B. (2014). *Nutritional Modulations for Optimizing Immunocompetence in Chicken*. *Indian journal of animal nutrition* (Vol. 31).

Rauw, W. (2012). Immune response from a resource allocation perspective. *Frontiers in Genetics*, 3, 267. <https://doi.org/10.3389/fgene.2012.00267>

Rensen, J. V. (2019). Streaked Tit-spinetail (*Leptasthenura striata*). In J. del Hoyo, A. Elliot, J. Sargatal, D. A. Christie, & E. de Juana (Eds.), *Handbook of the Birds of the World Alive* (Lynx Edici). Retrieved from <https://www.hbw.com/species/streaked-tit-spinetail-leptasthenura-striata>

Ricklefs, R E, & Fallon, S. M. (2002). Diversification and host switching in avian malaria parasites. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1494), 885 LP – 892. Retrieved from <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/269/1494/885.abstract>

Ricklefs, Robert E., & Sheldon, K. S. (2007). Malaria Prevalence and White-Blood-Cell Response to Infection in a Tropical and in a Temperate Thrush. *The Auk*, 124(4), 1254–1266. <https://doi.org/10.1093/auk/124.4.1254>

Rodríguez, O. A., & Matta, N. E. (2001). Blood Parasites in Some Birds from Eastern Plains of Colombia. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 96(8), 1173–1176. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762001000800026>

Rundel, P. W., Dillon, M. O., Palma, B., Mooney, H. A., Gulmon, S. L., & Ehleringer, J. R. (1991). The phytogeography and ecology of the coastal Atacama and Peruvian deserts. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 13(1), 1–49.

Sabat, P., Cavieres, G., Veloso, C., & Canals, M. (2006). Water and energy economy of an omnivorous bird: Population differences in the Rufous-collared Sparrow (*Zonotrichia capensis*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 144(4), 485–490. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.04.016>

Schuchmann, K. L., Boesman, P., & Kirwan, G. . (2019). Oasis Hummingbird (*Rhodopis vesper*). In *Handbook of the Birds of the World Alive*. Retrieved from https://www.hbw.com/species/oasis-hummingbird-rhodopis-vesper#Food_and_feeding

Schulenberg, T. S., & Johnson, T. (2017). Thick-billed Miner (*Geositta crassirostris*). *Neotropical Birds*.

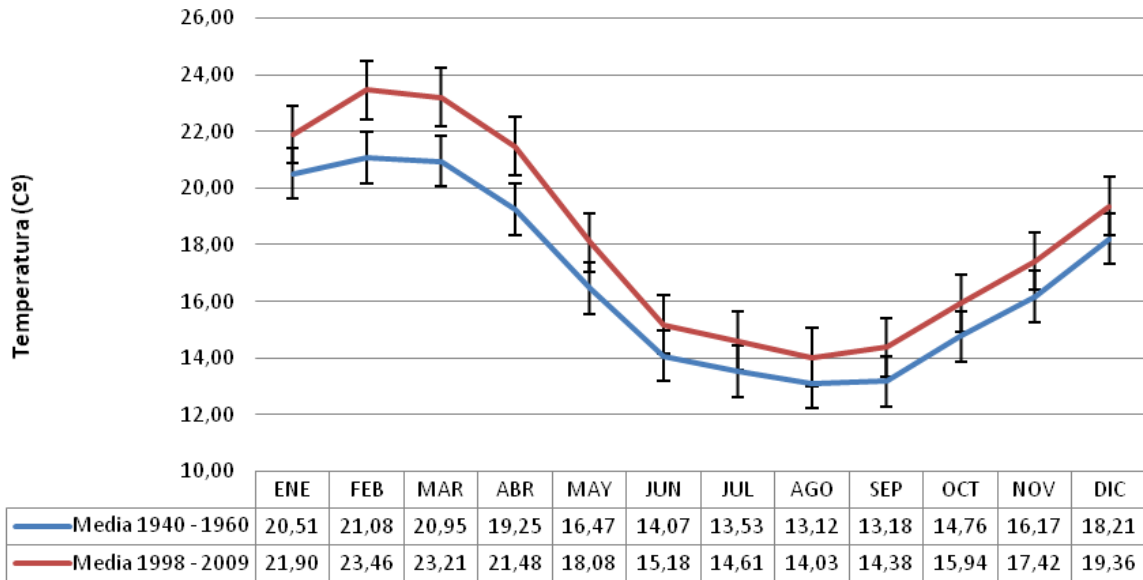
<https://doi.org/10.2173/nb.thbmin1.01>

- Schulenberg, T. S., Stotz, D., Lane, D., O'Neill, J., & Parker III, T. (2007). *Birds of Peru*. Princeton University Press. Retrieved from <https://www.casadellibro.com/ebook-birds-of-peru-ebook/9781400834495/3051396>
- Sebaio, F., Braga, E. M., Branquinho, F., Fecchio, A., & Marini, M. A. (2012). Blood parasites in passerine birds from the Brazilian Atlantic Forest | Hemoparasitos em passeriformes da Mata Atlântica Brasileira. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinaria*, 21(1), 7–15.
- SERNANP. (2017). *Reserva Nacional de Lachay 40 años* (SERNANP). Lima, Perú.
- Silva-Iturriza, A., Ketmaier, V., & Tiedemann, R. (2012). Prevalence of avian haemosporidian parasites and their host fidelity in the central Philippine islands. *Parasitology International*, 61(4), 650–657. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.parint.2012.07.003>
- Sistema Nacional de Información Ambiental, S. RESOLUCIÓN PRESIDENCIAL N° 90-2013-SERNANP (2013).
- Soares, L., Ellis, V. A., & Ricklefs, R. E. (2016). Co-infections of haemosporidian and trypanosome parasites in a North American songbird. *Parasitology*, 143, 1930. <https://doi.org/10.1017/S0031182016001384>
- Stewart, R. H. (2009). *Introduction to Physical Oceanography*. University Press of Florida. Retrieved from <https://books.google.com.pe/books?id=3dXTRAAACAAJ>
- Stutchbury, B. J. M., Siddiqui, R., Applegate, K., Hvenegaard, G. T., Mammenga, P., Mickle, N., ... Fraser, K. C. (2016). Ecological Causes and Consequences of Intra-tropical Migration in Temperate-Breeding Migratory Birds. *The American Naturalist*, 188(S1), S28–S40. <https://doi.org/10.1086/687531>
- Svensson-coelho, A. M., Blake, J. G., Loiselle, B. A., Penrose, A. S., Parker, P. G., Ricklefs, R. E., ... Ricklefs, R. E. (2013). *Diversity, Prevalence, and Host Specificity of Avian Plasmodium and Haemoproteus in a Western Amazon Assemblage* Diversity, prevalence, and host specificity of AVIAN Plasmodium and Haemoproteus in a western amazon assemblage (Vol. 76). <https://doi.org/10.1525/om.2013.76.1.1.1>
- Team, R. (2015). RStudio: Integrated Development for R, Boston: RStudio. Inc.
- Thomas, Frederic, Poulin, R., de Meeus, T., Guegan, J.-F., & Renaud, F. (1999). Parasites and ecosystem engineering: what roles could they play? *Oikos*, 84(1), 167–171. <https://doi.org/10.2307/3546879>

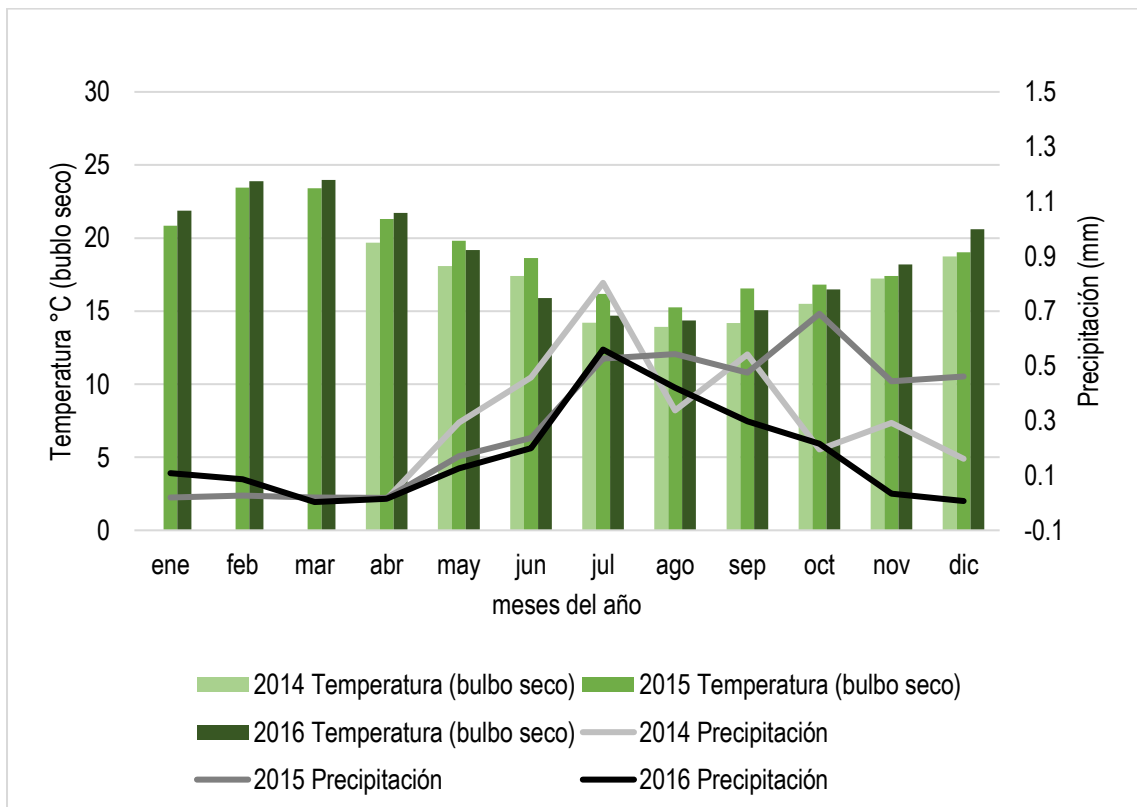
- Thomas, Frédéric, & Renaud, F. (2007). *Parasitism and Ecosystems. Parasitism and Ecosystems*.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198529873.001.0001>
- Tully, T. N., Dorrestein, G. M., Jones, A. K., & Cooper, J. E. (2009). *Handbook of Avian Medicine. Handbook of Avian Medicine*. Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/B978-0-7020-2874-8.X0001-6>
- Valkiunas, G. (2005). *Avian Malaria Parasites and other Haemosporidia*.
- Van Der Most, P. J., De Jong, B., Parmentier, H. K., & Verhulst, S. (2011). Trade-off between growth and immune function: A meta-analysis of selection experiments. *Functional Ecology*, 25(1), 74–80.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01800.x>
- Van Rooyen, J., Lalubin, F., Glaizot, O., & Christe, P. (2013). Avian haemosporidian persistence and co-infection in great tits at the individual level. *Malaria Journal*, 12(1). <https://doi.org/10.1186/1475-2875-12-40>
- Vora, N. (2008). Impact of anthropogenic environmental alterations on vector-borne diseases. *Medscape Journal of Medicine*, 10(10), 238. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/19099032>
- Warner, R. E. (2016). The Role of Introduced Diseases in the Extinction of the Endemic Hawaiian Avifauna, 70(2), 101–120.
- White, E. M., Greiner, E. C., Bennett, G. F., & Hennan, C. M. (1979). by Ellen M. White, Ellis C. Greiner, Gordon F. Bennett and Carhon M . Hennan. *Revista de Biologia Tropical*, 26(1), 43–102.
- Whitworth, D., Newman, S., Mundkur, T., & Harris, P. (2007). *Wild birds and avian influenza - An introduction to applied field research and disease sampling techniques. Fao*.
- Woodworth, B. L., Atkinson, C. T., LaPointe, D. A., Hart, P. J., Spiegel, C. S., Tweed, E. J., ... Duffy, D. (2005). Host population persistence in the face of introduced vector-borne diseases: Hawaii amakihi and avian malaria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(5), 1531 LP – 1536. Retrieved from <http://www.pnas.org/content/102/5/1531.abstract>
- Yorinks, N., & Atkinson, C. T. (2000). Effects of malaria on activity budgets of experimentally infected juvenile apapane (*Himatione sanguinea*). *The Auk*, 117(3), 731–738. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2000\)117\[0731:EOMOAB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2000)117[0731:EOMOAB]2.0.CO;2)
- Young, B., Garvin, M., & McDonald, D. (1993). Blood parasites in birds from Monteverde, Costa Rica. *Journal of Wildlife Diseases*, 29, 555–560.
- Zuk, M., & Stoehr, A. M. (2002). Immune defense and host life history. *The American Naturalist*, 160 Suppl(october), S9–S22. <https://doi.org/10.1086/342131>

Anexos

Anexo1. Comparación de la temperatura promedio del aire en la RNL durante 1940-1960 y 1998-2009. Extraído del Diagnóstico del Plan Maestro de la RNL (MINAM et al., 2018)



Anexo2. Variación de temperatura (°C) mensual promedio y precipitación mensual promedio (mm) durante los meses de los años 2014, 2015, 2016. Las barras representan temperatura y las líneas representan precipitación. Datos extraídos del SENHAMI.



Anexo3a. Constancia de aprobación del proyecto de investigación por el Comité Institucional de Ética para el Uso de Animales de la UPCH



**UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA**
Vicerrectorado de Investigación
Dirección Universitaria de Investigación,
Ciencia y Tecnología (DUICT)

CONSTANCIA 033 - 04- 17

El Presidente del Comité Institucional de Ética para el uso de Animales (CIEA) de la Universidad Peruana Cayetano Heredia hace constar que el proyecto de investigación señalado a continuación fue **APROBADO** por el Comité de Ética, bajo la categoría de revisión **EXPEDITA**. La aprobación será ratificada en la sesión del comité más próxima a la fecha de emisión de este documento.

Título del Proyecto : **"Evaluación estacional de hemoparásitos y su posible efecto en la morfometría de las aves de la Reserva Nacional de Lachay"**.

Código de inscripción : **100367**

Investigador principal : **Najarro Flores, Romina Andrea**

La aprobación incluyó los documentos finales descritos a continuación:

1. **Protocolo de investigación**, versión recibida en fecha 08 de mayo del 2017.

La **APROBACIÓN** considera el cumplimiento de los estándares de la Universidad, los lineamientos Científicos y éticos, el balance riesgo/beneficio, la calificación del equipo investigador y la Confidencialidad de los datos, entre otros.

Cualquier enmienda, desviaciones, eventualidad deberá ser reportada de acuerdo a los plazos y normas establecidas. El investigador reportará cada seis meses el progreso del estudio y alcanzará un informe al término de éste. La aprobación tiene vigencia desde la emisión del presente documento hasta el **07 de junio del 2018**.

Si aplica, los trámites para su renovación deberán iniciarse por lo menos 30 días previos a su vencimiento.

Lima, **08 de junio del 2017**.

Dr. Carlos Espinoza Montes
Presidente
Comité Institucional de Ética para el Uso de Animales

/s/

Av. Honorio Delgado 430
Lima 31
P.O. Box 4314 Lima 100

T. (51 1) 319-0000 A. 2271 / 2542
E. duict@oficinas-upch.pe

www.upch.edu.pe/vrinve/duict

Anexo3b. Permiso de investigación de SERNANP



RESOLUCION JEFATURAL DE LA RESERVA NACIONAL DE LACHAY N°002-2017-SERNANP-JEF

Lachay 06 de febrero de 2017

VISTO:

La solicitud presentada por el señora María Katya Balta Abadie, con DNI 07977748, con domicilio en Calle Río Santa 110, Pueblo Libre, Lima, para realizar la investigación científica que incluye, la colecta o extracción de muestras biológicas en el marco del proyecto denominado "Ecología Parasitaria de las Aves Silvestres de la Reserva Nacional de Lachay", en el ámbito de la Reserva Nacional de Lachay por el periodo de 01 año.

CONSIDERANDO:

Que, según lo previsto en los incisos g) e i) del artículo 2° de la Ley N° 26834, Ley de Áreas Naturales Protegidas, unos de sus principales objetivos de protección es servir de sustento y proporcionar medios y oportunidades para el desarrollo de la investigación científica;

Que, en concordancia con ello, en el artículo 29° de la precitada Ley, se establece que el Estado reconoce la importancia de las Áreas Naturales Protegidas para el desarrollo de la investigación científica básica y aplicada, siempre que no afecte los objetivos de conservación, se respete la zonificación y las condiciones establecidas en el Plan Maestro;

Que, la actualización del Plan Director de las Áreas Naturales Protegidas, aprobada por Decreto Supremo N° 016-2009-MINAM, refiere que la investigación científica constituye una herramienta básica para la generación de información que permita mejorar el conocimiento sobre la diversidad biológica, así como para el manejo de recursos naturales y la gestión de riesgos y amenazas;

Que, mediante la Resolución Presidencial N° 250-2013-SERNANP, publicado el 26 de diciembre de 2013 se aprobó el Certificado de Procedencia de los recursos naturales renovables forestales, flora y/o fauna silvestre provenientes de las Áreas Naturales Protegidas de administración nacional;

Que, mediante Decreto Supremo N° 010-2015-MINAM, publicado el 23 de setiembre de 2015, se declara de interés nacional el desarrollo de investigaciones al interior de las Áreas Naturales Protegidas de administración nacional, determinándose su gratuidad, así

como los procedimientos de aprobación automática y evaluación previa para su otorgamiento;

Que, en el artículo 4° del mencionado Decreto Supremo, se prevé cinco supuestos en los que la autorización de investigación requiere de evaluación previa: a) ingreso a ámbitos de acceso restringido, b) la colecta o extracción de muestras biológicas, c) se prevea la alteración del entorno o instalación de infraestructura en el caso de áreas naturales protegidas de administración nacional, d) el uso de equipo o infraestructura perteneciente a las ANP de administración nacional, e) investigación en predios privados;

Que, mediante Resolución Presidencial N° 287-2015-SERNANP, publicada el 20 de enero de 2016, se aprueban las Disposiciones Complementarias al Reglamento de la Ley de Áreas Naturales Protegidas en materia de investigación, las mismas que establecen las normas y lineamientos que regulan las investigaciones realizadas al interior de las Áreas Naturales Protegidas de administración nacional;

Que, en el artículo 23° de las precitadas Disposiciones Complementarias se establecen los criterios de evaluación del Plan de Investigación;

Que, a través del documento del visto, la señora María Katya Balta Abadie solicitando la autorización para realizar investigación científica que incluye la colecta o extracción de muestras biológicas en el marco del proyecto denominado "Ecología Parasitaria de las aves Silvestres de la Reserva Nacional de Lachay", en el ámbito de la Reserva Nacional de Lachay, por el periodo de un año (01); 07 de febrero del 2017 al 08 de enero de 2017

Que, mediante Informe N° 05-2017 -SERNANP-RNL-P de fecha 03 de febrero del 2017, se evalúa la solicitud presentada, concluyendo que el expediente cumple con los requisitos establecidos en el artículo 18° de las Disposiciones Complementarias al Reglamento de la Ley de Áreas Naturales Protegidas en materia de investigación, y que el Plan de Investigación se encuentra conforme a los criterios establecidos en el artículo 23° de las Disposiciones Complementarias en mención;

En uso de las atribuciones conferidas por el numeral 2.1 del artículo 2° del Decreto Supremo N° 010-2015-MINAM, el artículo 14° de las Disposiciones Complementarias al Reglamento de la Ley de Áreas Naturales Protegidas en materia de investigación, aprobadas por Resolución Presidencial N° 287-2015-SERNANP, y el artículo 27° del Reglamento de Organización y Funciones del SERNANP, aprobado mediante Decreto Supremo N° 006-2008-MINAM.

SE RESUELVE:

Artículo 1°.- Autorizar el desarrollo de la investigación científica denominada "Ecología Parasitaria de las Aves Silvestres de la Reserva Nacional de Lachay", a favor de María Katya Balta Abadie, a ser realizada en el ámbito de la Reserva Nacional de Lachay, en el área aledaña al Puquial: Zona de Aprovechamiento Directo (AD) y en la Quebrada Guayabito: Zona de Recuperación (REC), zonificación de acuerdo al Plan Maestro 2013-2018, zonas donde está permitido el tránsito vehicular y peatonal, colecta de flora y fauna con fines de investigación, por el periodo de un (01) año, contado a partir de la fecha de emisión de la presente Resolución.

Artículo 2°.- Autorizar el ingreso a la Reserva Nacional de Lachay, área aledaña al Puquial: Zona de Aprovechamiento Directo (AD) y en la Quebrada Guayabito: Zona de Recuperación (REC), zonificación de acuerdo al Plan Maestro 2013-2018. Zonas donde está permitido el tránsito vehicular y peatonal, colecta de flora y fauna con fines de investigación a las siguientes personas, integrantes del equipo de investigación:

Apellidos y Nombres	Documento de identidad	País de Procedencia	Cargo	Institución
Katya Balta Abadie	DNI: ██████████	Peruana	Responsable	Universidad Peruana Cayetano Heredia
Romina Andrea Najarro Flores	DNI: ██████████	Peruana	Responsable	Universidad Peruana Cayetano Heredia
Jose Miguel Perez Zuñiga	DNI: ██████████	Peruano	Colaborador	Universidad Peruana Cayetano Heredia
Mariela Combe Fernandez	DNI: ██████████	Peruana	Asistente	Universidad Peruana Cayetano Heredia
Stephanie Sedano Jara	DNI: ██████████	Peruana	Asistente	Universidad Ricardo Palma
Giancarlo Guillen Garrido	DNI: ██████████	Peruano	Asistente	Universidad Ricardo Palma
Raúl Antonio Bartolo Gutiérrez	DNI: ██████████	Peruano	Asistente	Universidad Nacional Mayor de San Marcos
Karen Sofia Oviedo Aspilcueta	DNI: ██████████	Peruana	Asistente	Universidad Nacional Federico Villareal

Artículo 3°.- Autorizar la colecta de individuos flora y fauna, corresponde a nemoparásitos y mosquitos.

Precisar que la presente autorización no otorga derechos sobre los recursos genéticos o productos derivados de las muestras colectadas.

Artículo 4°.- Los integrantes del equipo de investigación son responsables de conocer y cumplir las disposiciones contenidas en la Ley N° 26834, Ley de Áreas Naturales Protegidas, y su Reglamento, aprobado mediante Decreto Supremo N° 038-2001-AG, modificado por Decreto Supremo N° 010-2015-MINAM, así como en la Resolución Presidencial N° 287-2015-SERNANP. Asimismo, los investigadores deberán cumplir con las normas que la Jefatura y su personal dispongan durante el desarrollo de la investigación.

Artículo 5°.- La señora María Katya Balta Abadie, autorizada en el artículo 1° de la presente Resolución, en su calidad de investigador principal se compromete a:

- a. Presentar copia de la presente autorización al personal del ANP que lo solicite.
- b. No extraer muestras biológicas distintas a las autorizadas.
- c. Tramitar el certificado de procedencia, cuando se requiera trasladar las muestras de material biológico colectado fuera del ámbito del ANP.
- d. Comunicar al SERNANP cualquier descubrimiento nuevo para la ciencia, debiendo entregar una copia del depósito del holotipo del nuevo taxa en una institución científica nacional.
- e. Gestionar los permisos de exportación ante la autoridad competente, cuando se requiera enviar al extranjero parte del material biológico colectado.
- f. Entregar una vez publicado los resultados de la investigación, una copia digital de la publicación al SERNANP y autorizar su registro en la biblioteca digital del SERNANP.
- g. Entregar a la jefatura del ANP un informe, en el caso de investigaciones que generan información prioritaria para la gestión del ANP y que justificó el apoyo del SERNANP.

El incumplimiento injustificado de estos compromisos producirá el ingreso del investigador en la lista de investigadores inhabilitados para próximas autorizaciones emitidas por el SERNANP.

Artículo 6°.- La autorización a la que se refiere el Artículo 1° caducará automáticamente al vencer el plazo concedido, por el incumplimiento injustificado de los compromisos adquiridos o por cualquier daño al patrimonio natural, sin perjuicio de las responsabilidades administrativas, civiles o penales que pudieran originarse.

Artículo 7°.- Todas las muestras colectadas serán reportadas a la Jefatura de la Reserva Nacional de Lachay inmediatamente después de la culminación de las labores de campo en el Puesto de Control o sede administrativa más cercana, para la emisión del Certificado de Procedencia correspondiente.

Artículo 8°.- El SERNANP se abstiene de toda responsabilidad por los accidentes o daños que puedan sufrir los integrantes del equipo de investigación durante el desarrollo del proyecto de investigación científica.

Artículo 9°.- Regístrese la presente Resolución en el Módulo de Seguimiento a las autorizaciones de investigación del SERNANP, en el archivo de autorizaciones de la Reserva Nacional de Lachay y publíquese en la página web del SERNANP (www.semarnp.gob.pe).

Regístrese y comuníquese.

Blgo. David Manuel Orosco Garro
Jefe de la Reserva Nacional de Lachay
Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado
SERNANP

Anexo4. Pruebas de Dunn (y corrección de Bonferroni) para evaluar la diferencia de temperaturas y precipitación de la EM entre los doce meses del año 2017. Esta prueba se realizó luego de un Kruskal Wallis.

Comparación	p-ajustado (precipitación)	p-ajustado (temperatura)	Comparación	p-ajustado (precipitación)	p-ajustado (temperatura)
abril - agosto	1.09·10⁻⁸	4.52·10⁻¹⁵	julio - mayo	1.0000	0.0012
abril - diciembre	1.0000	1.0000	junio - mayo	1.0000	1.0000
agosto - diciembre	1.06·10⁻⁶	3.45·10⁻⁹	marzo - mayo	0.0329	0.0011
abril - enero	1.0000	1.0000	abril - noviembre	1.0000	0.0035
agosto - enero	6.90·10⁻¹³	1.54·10⁻²⁰	agosto - noviembre	1.77·10⁻⁷	0.0013
diciembre - enero	1.0000	0.1034	diciembre - noviembre	1.0000	1.0000
abril - febrero	1.0000	0.8124	enero - noviembre	1.0000	5.09·10⁻⁶
agosto - febrero	3.19·10⁻¹³	5.12·10⁻²⁵	febrero - noviembre	1.0000	6.18·10⁻⁹
diciembre - febrero	1.0000	0.0010	julio - noviembre	0.0002	1.0000
enero - febrero	1.0000	1.0000	junio - noviembre	0.0003	1.0000
abril - julio	1.85·10⁻⁵	4.88·10⁻⁸	marzo - noviembre	1.0000	7.13·10⁻⁹
agosto - julio	1.0000	1.0000	mayo - noviembre	1.0000	1.0000
diciembre - julio	0.0008	0.0009	abril - octubre	1.0000	3.44·10⁻⁷
enero - julio	6.52·10⁻⁹	3.73·10⁻¹²	agosto - octubre	0.0001	0.7525
febrero - julio	2.74·10⁻⁹	6.75·10⁻¹⁶	diciembre - octubre	1.0000	0.0036
abril - junio	3.40·10⁻⁵	0.0030	enero - octubre	0.2648	4.08·10⁻¹¹
agosto - junio	1.0000	0.0015	febrero - octubre	0.1278	9.61·10⁻¹⁵
diciembre - junio	0.0013	1.0000	julio - octubre	0.0217	1.0000
enero - junio	1.51·10⁻⁸	4.26·10⁻⁶	junio - octubre	0.0322	1.0000
febrero - junio	6.29·10⁻⁹	5.02·10⁻⁹	marzo - octubre	1.0000	7.68·10⁻¹⁵
julio - junio	1.0000	1.0000	mayo - octubre	1.0000	0.0047
abril - marzo	1.0000	1.0000	noviembre - octubre	1.0000	1.0000
agosto - marzo	9.96·10⁻¹¹	1.89·10⁻²⁵	abril - septiembre	3.35·10⁻⁵	5.79·10⁻¹⁵
diciembre - marzo	1.0000	0.0014	agosto - septiembre	1.0000	1.0000
enero - marzo	1.0000	1.0000	diciembre - septiembre	0.0013	3.83·10⁻⁹
febrero - marzo	1.0000	1.0000	enero - septiembre	1.49·10⁻⁸	2.31·10⁻²⁰
julio - marzo	4.15·10⁻⁷	4.98·10⁻¹⁶	febrero - septiembre	6.19·10⁻⁹	8.44·10⁻²⁵
junio - marzo	8.58·10⁻⁷	5.77·10⁻⁹	julio - septiembre	1.0000	1.0000

Comparación	p-ajustado (precipitación)	p-ajustado (temperatura)	Comparación	p-ajustado (precipitación)	p-ajustado (temperatura)
abril - mayo	0.3085	1.0000	junio - septiembre	1.0000	0.0014
agosto - mayo	0.0216	5.20·10⁻⁹	marzo - septiembre	8.45·10⁻⁷	3.27·10⁻²⁵
diciembre - mayo	1.0000	1.0000	mayo - septiembre	1.0000	5.74·10⁻⁹
enero - mayo	0.0023	0.0836	noviembre - septiembre	0.0003	0.0013
febrero - mayo	0.0010	0.0007	octubre - septiembre	0.0319	0.7152

Anexo5. Pruebas de Dunn (corrección de Bonferroni) para evaluar la diferencia de temperaturas y precipitación de la EM entre cuatro grupos compuestos por tres meses del año 2017 cada uno. Estas pruebas se realizaron luego de un Kruskal Wallis. En negrita se muestran los valores significativos.

Comparación	p-ajustado (precipitación)	p-ajustado (temperatura)
1-2	4.47·10⁻¹⁰	1.47·10⁻¹¹
1-3	4.71·10⁻³⁰	4.29·10⁻⁶²
2-3	2.95·10⁻⁶	1.24·10⁻²¹
1-4	0.0019	2.98·10⁻²⁴
2-4	0.0202	0.0054
3-4	8.58·10⁻¹⁵	7.26·10⁻¹⁰

Códigos de números: 1: enero, febrero, marzo. 2: abril, mayo, junio. 3: julio, agosto, septiembre. 4: octubre, noviembre, diciembre.

Anexo6. Pruebas de Dunn (corrección de Bonferroni) para evaluar la diferencia de temperaturas y humedad relativa entre las tres últimas evaluaciones en dos hábitat de la RNL. Estas pruebas se realizaron luego de un Kruskal Wallis. En negrita se muestran los valores significativos.

Comparación	p-ajustado (temperatura)	p-ajustado (humedad relativa)
3-4	2.374·10⁻¹⁶⁷	5.449·10⁻¹⁹⁶
3-5	2.311·10⁻²¹⁷	3.006·10⁻¹³⁸
4-5	4.877·10⁻²²	0.42104

Códigos de números: 3: evaluación de mayo, 4: evaluación de julio-agosto, 5: evaluación de septiembre-octubre

Anexo7. Abundancia de individuos hemoparasitados y no infectados por época

Especies	Época húmeda		Época seca	
	no parasitados	parasitados	no parasitados	parasitados
<i>Carduelis magellanica</i>	13	0	0	0
<i>Columbina cruziana</i>	2	0	13	1
<i>Conirostrum cinereum</i>	40	1	0	0
<i>Geositta crassirostris</i>	1	0	1	0
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	3	1	0	0
<i>Leptasthenura striata</i>	0	0	1	0
<i>Metriopelia ceciliae</i>	0	0	0	1
<i>Muscigralla brevicauda</i>	0	0	5	0
<i>Nothoprocta pentlandii</i>	0	0	1	0
<i>Porphyrospiza alaudina</i>	0	0	4	3
<i>Poospiza hispaniolensis</i>	4	7	0	0
<i>Psilopsiagon aurifrons</i>	13	0	0	0
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	5	0	5	0
<i>Rhodopsis vesper</i>	1	0	0	0
<i>Sicalis raimondi</i>	1	0	0	0
<i>Troglodytes aedon</i>	8	0	5	0
<i>Turdus chiguanco</i>	2	0	0	0
<i>Zenaida auriculata</i>	0	1	0	9
<i>Zonotrichia capensis</i>	63	39	12	4
subtotal	156	49	47	18
total	205		65	
parasitados/total	23.902%		27.692%	

Anexo8. Prevalencias totales según tipos de hemoparásitos de diferentes estudios de aves. Las infecciones mixtas se refieren a las que ocurren entre géneros y otros tipos de parásitos, así como intra-géneros. En gris se indica la prevalencia de Haemosporida (tanto *Haemoproteus* como *Plasmodium*).

Lugar	<i>Haemoproteus</i>	<i>Plasmodium</i>	<i>Trypanosoma</i>	otros	Infecciones mixtas	Referencia
Colombia	6.7%	0.6%	0.9%	0.6%	-	Rodríguez et al., 2001
Passerinos en Brasil	3.2%	9.2%	3.8%	0.03%	-	Sebaio et al., 2012
Zonas áridas de Venezuela	28%	2.47%	-	-	10.44%	Belo et al., 2012
Islas Filipinas centrales	14.41%	5.58%	-	8.37%	13.95%	Silva-Iturriza et al., 2012
<i>Icteria virens</i> en Missouri	33.98%		26.14%	-	15.05%	Soares et al., 2016
Passeriformes y Piciformes de la sabana brasilera	7.1%	3.6%	-	-	-	Fecchio et al., 2011
<i>Zonotrichia capensis</i> en Colombia	42.22%	18.33%	-	-	-	Cadena, 2015
<i>Zosterops</i> spp. en Nueva Caledonia (Oceanía)	42.54%	19.6%	-	9.13%	18.26%	Clark et al., 2016