



# Hemosporidios aviáres y gradientes latitudinales: oportunidades y desafíos en el Cono Sur de América

E. Cuevas<sup>1,2\*</sup>, D. Doussang<sup>3</sup>, A. Cevidanes<sup>1</sup>, V. Quirici<sup>2</sup>

(1) Programa de Doctorado en Medicina de la Conservación, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andres Bello, República 440, Santiago, Chile.

(2) Centro de Investigación para la Sustentabilidad (CIS), Universidad Andres Bello, República 440, Santiago, Chile.

(3) Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andres Bello, Quillota 980, Viña del Mar, Chile.

\*Autor de correspondencia: E. Cuevas [elfcuevas@gmail.com]

> Recibido el 10 de abril de 2020 - Aceptado el 16 de junio de 2020

**Cuevas, E., Daniela Doussang, D., Cevidanes, A., Quirici, V. 2020. Hemosporidios aviáres y gradientes latitudinales: oportunidades y desafíos en el Cono Sur de América. *Ecosistemas* 29(2):1974. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1974>**

Los gradientes latitudinales de diversidad (GLD) explican la distribución y riqueza de especies en múltiples taxones de organismos, donde la riqueza se incrementa hacia bajas latitudes. Sin embargo, los estudios con parásitos han mostrado resultados inconsistentes a este patrón espacial. En el caso de los hemosporidios aviáres (géneros *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*), estos muestran diferencias dependiendo del género y la escala geográfica. Así, ninguno de los tres géneros presenta un gradiente latitudinal de diversidad a nivel global. En el Cono Sur de Sudamérica, *Plasmodium* y *Haemoproteus* muestran el clásico GLD y la prevalencia muestra el mismo patrón a nivel local en Chile. En contraste, *Leucocytozoon* muestra un gradiente latitudinal inverso a nivel continental y en Chile, donde la diversidad y la prevalencia se asocian a latitudes altas. En Sudamérica, las características climáticas y de hábitat de la Amazonia tienen gran influencia para mantener las interacciones de *Plasmodium* y *Haemoproteus* con sus vectores y hospedadores, pero representan un filtro ambiental para *Leucocytozoon*. A pesar del importante papel de los vectores en el mantenimiento de los GLD para los hemosporidios, este enfoque no ha sido incorporado en ningún estudio de la región. Finalmente, la dispersión de linajes desde la Amazonia hacia otras regiones del Cono Sur podría estar bloqueada por barreras biogeográficas, como la cordillera de los Andes. Así, países como Chile y Argentina presentan extraordinarias características geográficas para explorar hipótesis asociadas a los procesos de dispersión y/o diversificaciones locales.

**Palabras clave:** Biogeografía de parásitos; *Haemoproteus*; interacciones parásito-hospedador *Leucocytozoon*; malaria aviar; *Plasmodium*.

**Cuevas, E., Daniela Doussang, D., Cevidanes, A., Quirici, V. 2020. Avian haemosporidian and latitudinal gradients: opportunities and challenges in the Southern Cone of America. *Ecosistemas* 29(2):1974. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1974>**

Latitudinal diversity gradients (LDG) explain the distribution and species richness in free-living organisms of multiple taxa, where richness increases toward low latitudes. However, parasites have shown inconsistencies to this spatial pattern. In the case of avian haemosporidians (*Plasmodium*, *Haemoproteus* and *Leucocytozoon*), they have shown differences depending of the genera and geographic scale. Thus, at global scale none of the three genera presents a latitudinal gradient of diversity. In South America, *Plasmodium* and *Haemoproteus* present a LDG, and the prevalence shows the same pattern in local Chile. In contrast, *Leucocytozoon* exhibits an inverse latitudinal pattern at the continental level and in Chile, where diversity and prevalence are associated with high latitudes. The climatic and habitat characteristics of the Amazon represents great influence to maintain the interactions of *Plasmodium* and *Haemoproteus* with their vectors and hosts but represent an environmental filter for *Leucocytozoon*. Despite the important role of vectors in the maintenance of LDG for avian haemosporidians, this approach has not been incorporated in any study in the region. Finally, biogeographic barriers, such as the Andes mountain range could interrupt the dispersal of lineages from the Amazon to other regions, like the Southern Cone of America. Thus, countries such as Chile and Argentina present extraordinary geographical characteristics to explore hypotheses associated with local dispersion and/or diversification processes.

**Keywords:** Parasite biogeography; *Haemoproteus*; host-parasite interactions; *Leucocytozoon*; avian malaria; *Plasmodium*.

## Gradientes latitudinales de diversidad

Los gradientes latitudinales de diversidad (GLD, en adelante) se han reconocido como patrones biogeográficos que explican la diversidad biológica global, donde la riqueza de especies tiende a correlacionarse negativamente con la latitud, decreciendo desde las regiones tropicales hacia los polos (Rohde 1992; Gaston 2000; Willig et al. 2003; Willig y Presley 2018). Esta singularidad fue observada desde hace más de dos siglos por el naturalista von Humboldt (1807), quien formula la primera hipótesis basada en el clima de los trópicos (Hawkins 2001). Actualmente, este patrón de dis-

tribución espacial no solo se asocia a la riqueza de especies, sino que permite explicar aspectos taxonómicos, filogenéticos y funcionales de la biodiversidad a distintas escalas geográficas, tanto en ambientes terrestres como marinos (Gaston 2000; Willig et al. 2003; Schemske et al. 2009; Willig y Presley 2018). Múltiples estudios han registrado la existencia de GLD para la mayoría de los grupos taxonómicos (p.ej., aves, mamíferos, reptiles, anfibios, plantas vasculares, peces, invertebrados marinos, entre otros) (Willig et al. 2003; Duchêne y Cardillo 2015; Willig y Presley 2018). A pesar de ser uno de los patrones más estudiados y reconocidos en ecología (Hawkins 2001), la razón de estas asociaciones sigue en debate.

Se han planteado más de 30 hipótesis sobre los procesos que subyacen a la generación y mantenimiento de los GLD (Willig et al. 2003), los cuales pueden ser ecológicos, evolutivos, históricos y/o estocásticos (Willig y Presley 2018). Las hipótesis ecológicas proponen que los GLD son generados por los efectos que se producen en las dinámicas poblacionales dados por la combinación de la disponibilidad de energía en áreas geográficas continuas y con estabilidad climática (Rohde 1992; Gaston 2000; Lomolino 2000; Hawkins et al. 2003; Willig et al. 2003; Schemske et al. 2009). Por otro lado, las hipótesis evolutivas se basan en las tasas de diversificación, las cuales deberían ser mayores en las regiones tropicales debido a las altas tasas de especiación (dadas por mayores oportunidades de aislamiento reproductivo, evolución molecular más rápida o interacciones bióticas más complejas) y/o acompañado de menores tasas de extinción dada por la estabilidad climática de los trópicos (Rohde 1992; Willig et al. 2003; Mittelbach et al. 2007). Finalmente, las hipótesis históricas se sustentan en el tiempo y la extensión de los ambientes tropicales a lo largo de la historia geológica (Mittelbach et al. 2007; Morales-Castilla y García-Valdés 2014).

Por otro lado, los GLD han sido cuestionados en una amplia diversidad de organismos y procesos ecológicos (Willig et al. 2003; Weir y Schluter 2007) dado que existen grupos de especies que no muestran este patrón espacial clásico de diversidad. Inicialmente fue observado en flora acuática, algunas especies de aves, mamíferos marinos y algunos taxones parasitarios (Willig et al. 2003). Sin embargo, se ha incrementado la evidencia e incluso algunos organismos muestran GLD inversos, es decir, asociados positivamente con la latitud, mostrando mayor riqueza de especies hacia los polos (Willig et al. 2003; Morales-Castilla y García-Valdés 2014; Cuevas et al. 2020; Fecchio et al. 2020). Los GLD inversos se han explicado por hipótesis relacionadas con la disponibilidad de hábitat, la historia evolutiva de los organismos y las interacciones bióticas (Morales-Castilla y García-Valdés 2014). De este modo, los GLD no son una regla universal y pueden presentarse de manera distinta dependiendo de múltiples factores, por ejemplo, el hábitat, la escala geográfica o el grupo taxonómico (Willig et al. 2003).

## Parásitos en gradientes latitudinales

A pesar de que el parasitismo es una de las formas de vida más exitosa que exhiben los organismos (Poulin y Morand 2000), los estudios de parásitos en gradientes latitudinales han sido poco abordados. Tomando mayor relevancia en los últimos años (Nunn et al. 2005; Lindenfors et al. 2007; Merino et al. 2008; Poulin 2010; Bordes et al. 2011; Poulin y Leung 2011; Clark et al. 2014; Clark 2018; Preisser 2019; Doussang et al. 2019; Fecchio et al. 2019a; Cuevas et al. 2020; Fecchio et al. 2020). Sin embargo, estos estudios han mostrado resultados inconsistentes y controvertidos respecto al GLD. Por ejemplo, algunos meta-análisis no han observado que la riqueza de especies se incremente hacia las regiones tropicales (ver Poulin y Morand 2000; Kamiya et al. 2014a; Clark 2018). Así mismo, la riqueza de especies de helmintos en aves y mamíferos parece no mostrar un GLD (Poulin 2010). Sin embargo, la composición de las comunidades de estos parásitos se incrementan hacia latitudes altas (Poulin y Leung 2011), mostrando un GLD inverso. Este patrón también ha sido observado en nematodos del Atlántico Norte (Lambshhead et al. 2000), parásitos generalistas de carnívoros (Lindenfors et al. 2007), cestodos en roedores (Preisser 2019), y tanto en la riqueza como la prevalencia de algunos hemosporidios aviares (Cuevas et al. 2020; Fecchio et al. 2020). En contraste, varios estudios muestran que los parásitos y las enfermedades infecciosas tienden a ser más prevalentes y/o de mayor intensidad en regiones tropicales (Calvete et al. 2003; Guernier et al. 2004; Merino et al. 2008; Salkeld et al. 2008; Fecchio et al. 2019a). Por ejemplo, se ha asociado una mayor riqueza de especies a bajas latitudes en helmintos de perdices rojas (*Alectoris rufa*) (Calvete et al. 2003), protozoos de primates (Nunn et al. 2005), hemosporidios de aves (Fecchio et al. 2019a) y en algunos virus (Bordes et al. 2011) y nematodos de roedores (Preisser 2019). Esto refleja la complejidad de las redes ecológicas (procesos) que

subyacen los gradientes latitudinales (patrones) de diversidad en los parásitos.

En general, la variación espacial de los organismos se ha relacionado con la variación espacial de la disponibilidad de recursos, por ejemplo, la productividad primaria acompañada de la variabilidad de la temperatura y la precipitación (Hawkins et al. 2003). Además, se ha hipotetizado que en algunas circunstancias las condiciones climáticas de los trópicos favorecen la especialización de los organismos comparado con las regiones templadas, creando un gradiente latitudinal de amplitud de nicho (Vázquez y Stevens 2004), dado que: i) la riqueza de especies se asocia negativamente con la latitud, ii) las especies especialistas con amplitud de nicho estrecho son más frecuentes en comunidades con alta riqueza de especies y iii) las especies generalistas presentan rangos geográficos más extensos que las especialistas (Poulin et al. 2011). La diversidad de hospedadores tiene efectos sobre la diversidad de los parásitos por una limitación del nicho que estos ocupan, y por lo tanto, tienden a exhibir el mismo patrón latitudinal (Poulin 2014). Así se ha planteado para algunos parásitos especialistas. Por ejemplo, los protozoos de primates dependen de sus hospedadores y la gran abundancia y diversidad de artrópodos en las regiones tropicales reflejando un GLD (Nunn et al. 2005; Cooper et al. 2012). Por otro lado, los resultados de meta-análisis, que incluyeron parásitos de múltiples taxones (animales, plantas y hongos), mostraron que la latitud no influye en riqueza de especies de parásitos y que los determinantes universales son dados por el tamaño corporal, el rango geográfico y la densidad poblacional de sus hospedadores (Kamiya et al. 2014a), independientes del tipo de hospedador o parásito considerado (Kamiya et al. 2014b), lo cual genera patrones espaciales donde la riqueza de especies de parásitos no necesariamente se incrementa hacia los trópicos (Guilhaumon et al. 2012; Kamiya et al. 2014a; Clark 2018). Además, estudios recientes señalan que tanto los factores bióticos (asociados a los hospedadores), como abióticos (p.ej., condiciones climáticas, barreras geográficas) explican la distribución latitudinal de los helmintos en roedores (Preisser 2019) y hemosporidios aviares (Fecchio et al. 2019a). Estos últimos han sido muy relevantes para entender procesos asociados a la generación de biodiversidad en distintas zonas biogeográficas (Clark 2018; Fecchio et al. 2019a), los cuales han mostrado diferentes patrones latitudinales dependiendo del género de parásito, la escala geográfica, o el tipo de hospedador, entre otros factores (p. ej. Merino et al. 2008; Clark 2018; Cuevas et al. 2020), los cuales detallaremos más adelante.

## Hemosporidios aviares y sus vectores en gradientes latitudinales

Los hemosporidios (Phylum Apicomplexa, Orden Haemosporida) son uno de los grupos de parásitos más estudiados en aves silvestres, desde el punto de vista ecológico y evolutivo (Valkiūnas 2005; Pérez-Tris 2009). Los hemosporidios se encuentran distribuidos en diferentes zonas biogeográficas, a excepción de la Antártica, y están representados por los siguientes cuatro géneros: *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon* y *Fallisia* (Valkiūnas 2005). Los hemosporidios aviares, son parásitos transmitidos por vectores y, por tanto, dependientes de condiciones ambientales que cambian con la latitud. Las condiciones ambientales como la temperatura no solo determinan la distribución y abundancia de algunos hospedadores o vectores, sino que son también un factor importante para el desarrollo de hemosporidios dentro de los dípteros (Santiago-Alarcon et al. 2012). Las aves, al ser animales endotérmicos, ofrecen un ambiente relativamente constante para los hemoparásitos. En cambio, los insectos son animales ectotérmicos, por lo que los cambios de la temperatura ambiental tienen gran efecto sobre el parásito. El desarrollo esporogónico de los parásitos en los dípteros necesitan rangos de temperatura óptimos, por lo que, a temperaturas distintas de ese rango, el desarrollo suele detenerse (LaPointe et al. 2010). Por ejemplo, se ha sugerido que las altas temperaturas funcionan como filtro ambiental para la transmisión de *Leucocyto-*

zoon en áreas tropicales de baja altitud en América del Sur, como el Amazonas (Fecchio et al. 2018). Por ello, aunque una especie de vector tenga amplia distribución geográfica, su capacidad vectorial podría ser diferente en cada área (LaPointe et al. 2010). Todos estos factores bióticos y abióticos hacen que los patrones de transmisión puedan variar como un mosaico geográfico. Por eso, una especie de parásito que es un generalista de vectores en un lugar, puede ser un especialista en otro (Santiago-Alarcon et al. 2012). De este modo, para que la transmisión de los hemospodios sea afectiva se necesitan de factores asociados al hospedador, al parásito y al vector en un medio ambiente permisivo (Sehgal 2015).

Debido a que su mecanismo de transmisión requiere de dípteros vectores, es de esperar que exista una relación positiva entre la presencia de hemospodios y la distribución y competencia de vectores. La diversidad de mosquitos también parece verse influenciada por el gradiente latitudinal (Foley et al. 2007). Foley y colaboradores (2007) observaron un incremento en la riqueza de especies de mosquitos hacia el ecuador. Por ejemplo, para *Culex pipiens*, importante vector de malaria aviar, se ha observado un gradiente latitudinal en la abundancia relativa de diferentes biotipos de esta especie en Europa (Vogels et al. 2016). En un estudio realizado en Suecia que evaluó la riqueza de especies de mosquitos a través de un gradiente latitudinal se observó un mayor número de especies y grupos funcionales en el sur (latitudes bajas) en comparación con el norte (latitudes altas) (Schäfer y Lundström 2001). Varias especies de mosquitos (Diptera: Culicidae) de diferentes géneros son los vectores de *Plasmodium* (Santiago-Alarcon et al. 2012). La familia Culicidae engloba más de 3500 especies de mosquitos. Algunas especies de culicidos son competentes para transmitir solo unas pocas especies de *Plasmodium*, mientras que otras son consideradas como vectores generalistas (Santiago-Alarcon et al. 2012). Los culicidos se desarrollan en un amplio rango de hábitats, desde la tundra hasta los bosques tropicales, siendo estas últimas las que albergan mayor diversidad de mosquitos (Foster y Walker 2019). Algunas evidencias apuntan también a los mosquitos como transmisores del género poco estudiado *Fallisia* (Santiago-Alarcon et al. 2012). Los hemoparásitos del género *Haemoproteus* son transmitidos por varias especies de moscas de la familia Hippoboscidae y Ceratopogonidae. Las moscas hipoboscidas (Diptera: Hippoboscidae) son dípteros pupíparos con capacidad de vuelo limitada (Reeves y Lloyd 2019). Ambos sexos son ectoparásitos hematófagos obligatorios de aves y mamíferos, por ello, debido a su parasitismo obligatorio, se considera que tienen menos dependencia climática que otros dípteros (Reeves y Lloyd 2018). La especificidad de hospedador es muy variable y algunas especies son consideradas generalistas (Reeves y Lloyd 2018). Debido a la preferencia trófica flexible de algunas especies, estas podrían actuar como puentes de transmisión de *Haemoproteus* entre diferentes hospedadores (Santiago-Alarcon et al. 2012). Los ceratopogónidos (Diptera: Ceratopogonidae) son moscas de pequeño tamaño. Se conocen alrededor de 120 géneros, pero sólo cuatro se alimentan de vertebrados de sangre caliente (Mullen y Murphree 2018). El género *Culicoides* es el de mayor importancia en la transmisión de *Haemoproteus* (Santiago-Alarcon et al. 2012). La distribución y abundancia de *Culicoides* está asociada a la temperatura, pero sobre todo a las precipitaciones, mediante la creación de sitios de reproducción (Mellor et al. 2000). Las larvas de este género necesitan hábitats de alta humedad y ricos en materia orgánica para su adecuado desarrollo (Mellor et al. 2000; Mullen y Murphree 2018). Por su parte, los parásitos del género *Leucocytozoon* son transmitidos principalmente por simúlidos, con una única especie del subgénero *Akiba* siendo transmitida por *Culicoides* (Santiago-Alarcon et al. 2012). Los simúlidos (Diptera: Simuliidae) son de pequeño tamaño y coloración oscura (Adler y McCreadie 2019). La distribución de los simúlidos depende de la presencia de cursos corrientes de agua, las cuales son necesarias para el desarrollo de las larvas. De hecho, la riqueza de especies se ha asociado a ríos frescos y rápidos con cubierta vegetal (Coscarón y Arias 2007). Aun así, la distribución de los simúlidos es muy amplia, siendo abundantes también en zonas áridas con ríos o canales agrícolas (Coscarón y

Arias 2007; Ruiz-Arondo 2014). Las larvas de los simúlidos neotropicales son euritérmicas (amplio rango de tolerancia térmica) y pueden habitar en cursos de agua desde los 0°C hasta los 25°C (Coscarón y Arias 2007). Debido a que la biología y fenología de algunas especies no son compatibles con las condiciones climáticas de algunas regiones, el análisis de grupos funcionales puede ayudar a revelar las diferencias en la diversidad de dípteros asociada a las condiciones ambientales (Schäfer y Lundström 2001). Estos autores sugieren que las especies de mosquitos que hibernan como larvas no sobreviven a los largos y fríos inviernos de las latitudes altas, por lo que las especies que pasan el invierno en forma de huevo tienen mayor probabilidad de supervivencia. Además, los fuertes vientos en áreas abiertas de altas latitudes evitarían el establecimiento de especies adaptadas a áreas abiertas.

Las condiciones climáticas contrastantes y los hábitats heterogéneos son atributos de los gradientes latitudinales que podrían ser útiles para comprender los patrones de diversidad de los parásitos hemospodios, sus vectores y la susceptibilidad de hospedadores. Sin embargo, identificar los mecanismos que subyacen a los ensamblajes de las comunidades de estos parásitos, no es una tarea fácil: los hemospodios tienden a infectar a una gran cantidad de especies de hospedadores, por tanto, deben evadir las barreras ecológicas y evolutivas para poder establecerse a través de múltiples regiones (Ricklefs et al. 2014). Como se mencionó anteriormente, la variación en la diversidad de hospedadores ha sido frecuentemente referida como uno de los factores que determinan la diversidad de los parásitos (Kamiya et al. 2014a; Kamiya et al. 2014b; Poulin 2014). Dado que la diversidad de especies de aves a nivel mundial muestra un patrón latitudinal prominente (Duchêne y Cardillo 2015), se podría especular que la diversidad de los hemospodios refleje similares patrones de distribución que sus hospedadores por la diversidad de especies a colonizar. Sólo dos estudios han explorado estos aspectos a escala global (Tabla 1) (Clark et al. 2014; Clark 2018). En el caso de los parásitos hemospodios (*Plasmodium* y *Haemoproteus*), se observó que la diversidad (riqueza de linajes) se asocia a regiones que son "hotspots" de biodiversidad para sus hospedadores aviares, reflejando un patrón biogeográfico de alta diversidad en latitudes bajas de áreas tropicales (Clark et al. 2014). Por otro lado, en el caso de la composición de las comunidades de los tres géneros más frecuentes de hemospodios (*Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*) a nivel mundial, estas no siguen un gradiente latitudinal de diversidad, siendo la diversidad-β filogenética, es decir, la variación en la composición filogenética de las comunidades en relación con la heterogeneidad del hábitat, la que explica la diversidad filogenética de las comunidades de estos parásitos en regiones únicas y diversas, que no necesariamente se asocian a los trópicos (Clark 2018). Es importante destacar que en estos dos estudios no se incluyeron rasgos relacionados a los hospedadores, tales como la filogenia o la composición de las comunidades de los mismos. Dado que la filogenia de los hospedadores (aves) es un predictor importante del riesgo de infección debido a que las especies hospedadoras relacionadas comparten similares historias de vida (Gupta et al., en prensa). Por ejemplo, se ha observado que los ensamblajes locales de parásitos hemospodios tienden a ser más distantes cuando infectan hospedadores poco relacionados filogenéticamente, pero forman ensamblajes menos distantes en áreas donde se incrementa la diversidad de hospedadores y la conectividad de las comunidades (Clark et al. 2018). Estos aspectos son relevantes si consideramos que los procesos evolutivos asociados a cambios de hospedador de los linajes, acompañados de procesos ecológicos regionales, tales como la dispersión de linajes por el movimiento de hospedadores, son los responsables del ensamblaje de las comunidades de los hemospodios (Ricklefs et al. 2014; Clark et al. 2018). Los métodos comparativos basados en la filogenia de los hospedadores son esenciales en la investigación biogeográfica (Poulin et al. 2011) y deberían ser incluidos en futuros estudios globales de hemospodios aviares. Estudios regionales y locales en América del Sur han ayudado a comprender los procesos asociados a la diversidad y distribución espacial de los hemospodios.

**Tabla 1.** La tabla resume los estudios a nivel global y en América del Sur en los cuales se hace referencia a los gradientes latitudinales de diversidad de los hemosporidios aviarios (*Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*).

**Table 1.** The table summarizes the studies at global and in South America that include latitudinal gradients of diversity for avian haemosporidian parasites (*Plasmodium*, *Haemoproteus* and *Leucocytozoon*).

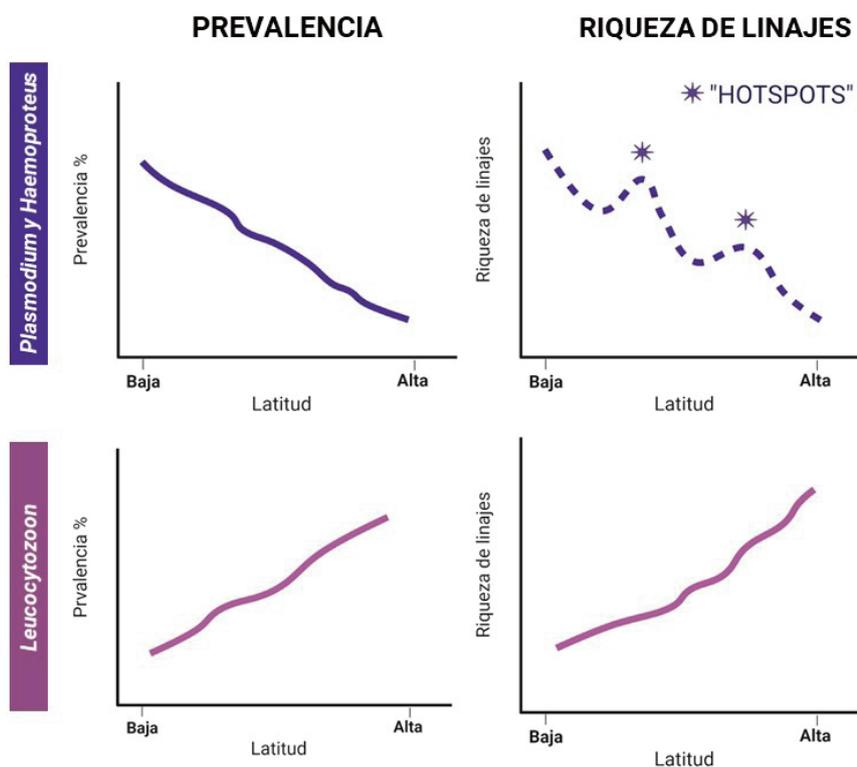
Escala geográfica	Hospedador	GLD	Prevalencia con latitud	Análisis espacial	Predictores de Diversidad	Interacciones Bióticas y Abióticas	Referencias
<b>Género Plasmodium</b>							
Global	Comunidades	<b>Ausente</b>		✓	Diversidad-β filogenética	Climáticos	<a href="#">Clark 2018</a>
		<b>Sugerido</b>		X	Diversidad de hospedadores		<a href="#">Clark et al. 2014</a>
América del Sur	Comunidades	<b>Presente</b>		✓	Diversidad de hospedadores	Similitud climática Distancia geográfica	<a href="#">Fecchio et al. 2019a</a>
Centro y América del Sur	<i>Zonotrichia capensis</i>	<b>Ausente</b>	<b>Negativa</b>	✓	Temperaturas frías	Climáticos Altitud Hábitat	<a href="#">Doussang et al. 2019</a>
Chile	Comunidades	<b>Ausente</b>	<b>Negativa</b>	✓	Hotspots de biodiversidad	Hábitat	<a href="#">Merino et al. 2008</a>
	<i>Aphrastura spinicauda</i>	<b>Ausente</b>	<b>Ausente</b>	✓	Hotspots de biodiversidad	Climáticos Hábitat	<a href="#">Cuevas et al. 2020</a>
<b>Género Haemoproteus</b>							
Global	Comunidades	<b>Ausente</b>		✓	Diversidad-β filogenética	Climáticos	<a href="#">Clark 2018</a>
		<b>Sugerido</b>		X	Diversidad de hospedadores		<a href="#">Clark et al. 2014</a>
América del Sur	Comunidades	<b>Presente</b>		✓	Diversidad de hospedadores	Similitud climática Distancia geográfica	<a href="#">Fecchio et al. 2019a</a>
Centro y América del Sur	<i>Zonotrichia capensis</i>	<b>Ausente</b>	<b>Negativa</b>	✓	Temperaturas frías	Climáticos Altitud Hábitat	<a href="#">Doussang et al. 2019</a>
Chile	Comunidades	<b>Ausente</b>	<b>Negativa</b>	✓	Hotspots de biodiversidad	Hábitat	<a href="#">Merino et al. 2008</a>
	<i>Aphrastura spinicauda</i>	<b>Ausente</b>	<b>Ausente</b>	✓	Hotspots de biodiversidad	Climáticos Hábitat	<a href="#">Cuevas et al. 2020</a>
<b>Género Leucocytozoon</b>							
Global	Comunidades	<b>Ausente</b>		✓	Diversidad-β filogenética	Climáticos	<a href="#">Clark 2018</a>
Continente Americano	Comunidades	<b>Inverso</b>	<b>Positiva</b>	✓	Cobertura vegetal; Latitud	Rasgos de hospederos Climáticos Hábitat	<a href="#">Fecchio et al. 2020</a>
Chile	Comunidades	<b>Ausente</b>	<b>Positiva</b>	✓	Hábitat; Latitud	Hábitat	<a href="#">Merino et al. 2008</a>
	<i>Aphrastura spinicauda</i>	<b>Inverso</b>	<b>Positiva</b>	✓	Hábitat; Latitud	Climáticos Hábitat	<a href="#">Cuevas et al. 2020</a>

Se incluye la escala geográfica, el nivel taxonómico de los hospedadores, GLD: hace referencia a la existencia de un gradiente latitudinal de diversidad, la asociación de la prevalencia con la latitud, la realización de un análisis estadístico para determinar relación espacial con la latitud, los predictores asociados a la diversidad (riqueza de linajes), interacciones bióticas y abióticas incluidas en el estudio y la referencia de estos.

The geographic scale and taxonomic level of the hosts were included, LDG: it refers to the existence of a latitudinal diversity gradient, the association of prevalence with latitude, statistical analysis for spatial relationship with latitude, the predictors associated with diversity (lineage richness), biotic and abiotic interactions included in the study and their reference.

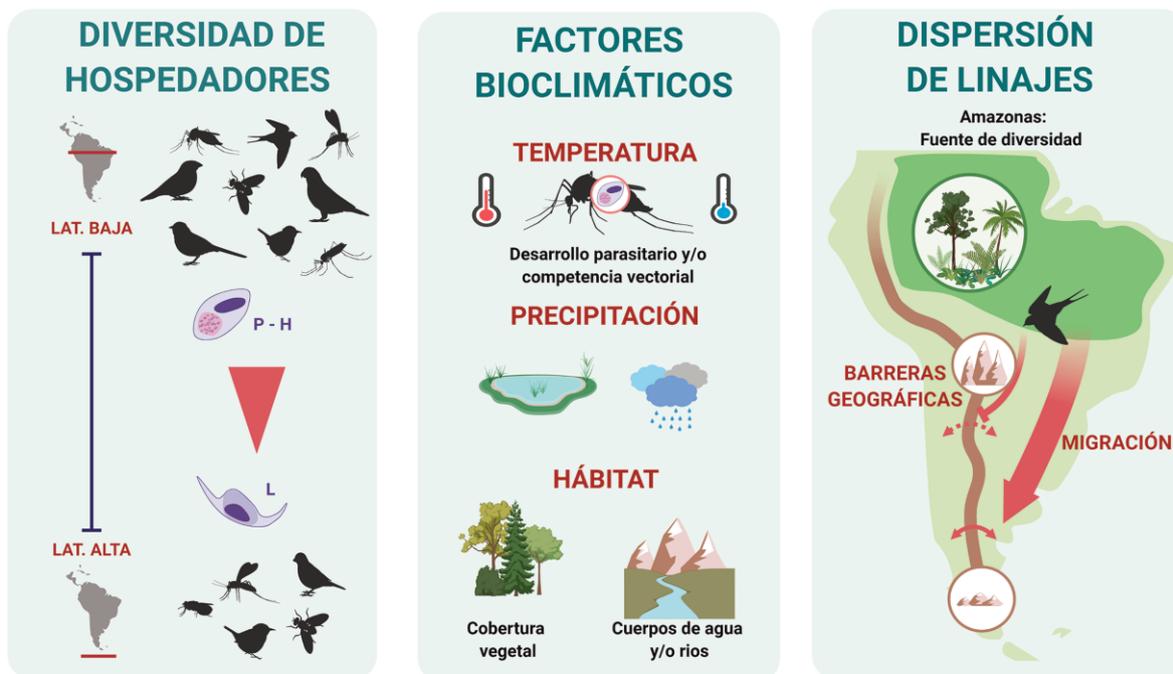
En América del Sur, al igual que a nivel global, son pocos los estudios que analizan la influencia de los gradientes latitudinales en la distribución de los hemosporidios (Tabla 1). Sin embargo, es la zona geográfica donde la mayoría de estos estudios se han llevado a cabo (Merino et al. 2008; Doussang et al. 2019; Fecchio et al. 2019a; Cuevas et al. 2020; Fecchio et al. 2020). De hecho, el estudio pionero fue realizado por Merino y colaboradores (2008), quienes observaron que *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon* no mostraron un GLD, aunque la prevalencia sí se asoció negativamente a bajas latitudes para *Plasmodium* y *Haemoproteus* (Fig. 1) y en el caso de *Leucocytozoon*, describieron por primera vez que la prevalencia se asociaba positivamente con la latitud. Este trabajo puso en evidencia la variación geográfica de la prevalencia de los hemosporidios por género, con énfasis en la influencia de latitudes altas en la distribución de *Leucocytozoon*, hipotetizando que se debía a la interacción de factores bióticos (p.ej., vectores competentes) y abióticos (p.ej., cuerpos de agua con corrientes) (Fig. 2). Últimamente, se han incrementado los estudios de hemosporidios asociados a gradientes latitudinales en América del Sur. Fecchio y colaboradores (2019a), realizaron un estudio a través de distintos biomas en América del Sur, donde combinaron patrones macro-ecológicos y procesos biogeográficos para explicar los eventos de diversificación y distribución de los hemosporidios *Plasmodium* y *Haemoproteus* (*Parahaemoproteus*). En este estudio detectaron un incremento en la diversidad de los hemosporidios desde la Patagonia a la Amazonia, respondiendo a los clásicos gradientes latitudinales de diversidad (Fig. 1). Además, la similitud de los parásitos fue correlacionada con la similitud del clima, la distancia geográfica y la composición de hospedadores (Fecchio et al. 2019a). Los resultados de este estudio se asocian a la gran cantidad de especies de hospedadores en regiones tropicales (Duchêne

y Cardillo 2015), donde el Amazonas representa una fuente de diversidad constante para estos hemosporidios, dando lugar a procesos de diversificación local, seguidos por eventos de dispersión hacia otros biomas pero restringidos por filtros ambientales (Fecchio et al. 2019a), mientras que el ensamble de las comunidades de estos hemosporidios es dado, en gran parte, por la composición del ensamble de hospedadores y las condiciones ambientales (Fig. 2) (Ricklefs et al. 2014; Fecchio et al. 2019b). Por otro lado, debido a que la composición de los hospedadores puede cambiar drásticamente con la latitud, las especies con amplia distribución geográfica son útiles para mostrar si los GLD se mantienen a escalas geográficas extensas y los factores implicados en la transmisión y distribución de los hemosporidios. Esto fue explorado por Doussang y colaboradores (2019), quienes observaron que en el chincol (*Zonotrichia capensis*), la prevalencia de *Plasmodium* y *Haemoproteus* se correlacionó negativamente con la latitud, pero, no se observó relación significativa entre la diversidad de estos hemosporidios y la latitud (Fig. 1) a través del rango de distribución del chincol, desde Centro América hasta el sur de América del Sur. Además, este tipo de estudios permiten observar la capacidad de los hemosporidios de infectar a una misma especie de hospedador a través de su rango de distribución en hábitats contrastantes. Esto fue evidenciado en el rayadito (*Aphrastura spinicauda*), un paseriforme especialista de bosques, donde la prevalencia y diversidad de *Plasmodium* y *Haemoproteus* no mostraron un GLD, pero se registró una alta riqueza de linajes y mayores prevalencias en regiones que son consideradas "hotspots" de biodiversidad en Chile (Fig. 1), correspondientes principalmente a hábitats mediterráneos y lluviosos (Cuevas et al. 2020). Estos resultados reflejan la influencia de las comunidades de hospedadores y el hábitat sobre la prevalencia y diversidad de los hemosporidios en distintas latitudes



**Figura 1.** Gráficos hipotéticos de los gradientes latitudinales de diversidad (riqueza de linajes) y prevalencia de los hemosporidios aviares en estudios de América del Sur. La prevalencia y diversidad de *Plasmodium* y *Haemoproteus* se asocia negativamente con la latitud, mostrando el clásico gradiente latitudinal de diversidad (Fecchio et al. 2019a; Doussang et al. 2019) y en el caso de Chile, la diversidad no muestra asociación con la latitud, si no con regiones "hotspots" de biodiversidad (Merino et al. 2008; Doussang et al. 2019; Cuevas et al. 2020). Por otro lado, tanto la prevalencia como la diversidad de *Leucocytozoon*, se asocian positivamente con la latitud, mostrando un gradiente latitudinal de diversidad inverso (Merino et al. 2008; Fecchio et al. 2020; Cuevas et al. 2020).

**Figure 1.** Hypothetical graphs of latitudinal diversity gradients (lineage richness) and prevalence of avian haemosporidian in studies from South America. The prevalence and diversity of *Plasmodium* and *Haemoproteus* were negatively associated with the latitude, showing the classic latitudinal diversity gradient (Fecchio et al. 2019a; Doussang et al. 2019) and in the case of Chile, the diversity shows no association with latitude, but rather with "hotspots" of biodiversity (Merino et al. 2008; Doussang et al. 2019; Cuevas et al. 2020). On the other hand, both the prevalence and diversity of *Leucocytozoon* are positively associated with latitude, showing an inverse latitudinal diversity gradient (Merino et al. 2008; Fecchio et al. 2020; Cuevas et al. 2020).



**Figura 2.** Factores asociados a la distribución y diversidad de los hemosporidios aviáres en gradientes latitudinales en América del Sur. La alta diversidad de hospedadores intermediarios (aves) y definitivos (vectores), influye a los hemosporidios de manera distinta dependiendo del género y la latitud, en latitudes bajas facilita la transmisión y establecimiento de *Plasmodium* y *Haemoproteus*, mientras que en latitudes altas a *Leucocytozoon*. La influencia de factores bioclimáticos: temperatura, precipitación y hábitat son determinantes para las interacciones de los hemosporidios con sus vectores y hospedadores, creando las condiciones idóneas para el desarrollo parasitario y/o la competencia vectorial y dependiendo de la latitud pueden funcionar como filtros ambientales. Finalmente, la dispersión de linajes desde su fuente el Amazonas hacia el Cono Sur podría ser facilitada por la migración de las aves y restringida por barreras geográficas, como la cordillera de los Andes que, dependiendo de su elevación, facilitara la dispersión de linajes en distintas latitudes.

**Figure 2.** Factors associated with the distribution and diversity of avian haemosporidians on latitudinal gradients in South of America. The high diversity of intermediate (bird) and definitive (vector) hosts, influences haemosporidian parasites depending on gender and latitude, at low latitudes it facilitates the transmission and establishment of *Plasmodium* and *Haemoproteus*, while at high latitudes to *Leucocytozoon*. The influence of bioclimatic factors: temperature, precipitation and habitat are determinants for the interactions of haemosporidians with their vectors and hosts, creating the conditions for parasitic development and/or vector competence, and depending on latitude, they can function as environmental filters. Finally, lineages dispersion from its source in the Amazon to the Southern Cone could be facilitated by the migration of birds and restricted by geographic barriers, such as the Andes mountain range, which depending on its elevation, would facilitate the dispersal of lineages in different latitudes.

(Fecchio et al. 2019a; Cuevas et al. 2020) (Fig. 2). Por lo tanto, la latitud puede afectar la amplitud de nicho de *Plasmodium* y *Haemoproteus* solo cuando hay un gradiente latitudinal en la riqueza de especies de hospederos aviáres (Fecchio et al. 2019a), respondiendo a la hipótesis de Vásquez y Stevens (2004) mencionada anteriormente.

En el caso de *Leucocytozoon*, se ha observado notable variación en la diversidad y prevalencia en distintas zonas geográficas del continente americano, desde Alaska hasta la Patagonia, asociándose a zonas montañosas en latitudes y elevaciones altas (p.ej., Oakgrove et al. 2014; Lotta et al. 2019) y siendo poco frecuente o ausente en zonas tropicales de baja elevación (Fig. 2) (Fecchio et al. 2018). Contrario al clásico GLD y como fue referido inicialmente por Merino y colaboradores (2008), tanto la prevalencia como la diversidad de *Leucocytozoon* disminuyen hacia las regiones tropicales, mostrando un gradiente latitudinal de diversidad inverso (Fig. 1) (Cuevas et al. 2020; Fecchio et al. 2020). En el continente americano, las condiciones ambientales y el hábitat son determinantes para la infección y diversidad de este hemosporidio, así las características del paisaje como la cobertura vegetal y la disponibilidad de cuerpos de agua juegan un papel importante en la probabilidad de que un ave se infecte con *Leucocytozoon*, mientras que la diversidad es influenciada por latitudes altas con menor cobertura vegetal (Fig. 2) (Fecchio et al. 2020). Resultados similares han sido observados para la prevalencia de *Leucocytozoon* a nivel local en comunidades de aves en Chile (Merino et al. 2008). Además, en un estudio reciente que incluye toda la distribución latitudinal (~3 000 km) del rayadito, se observó que tanto la prevalencia como la diversidad de *Leucocytozoon* muestran un gradiente latitudinal inverso (Fig. 1), el cual se asocia a hábitats lluviosos y

sub-antárticos, los cuales presentan gran cantidad de cuerpos de agua con corrientes (arroyos de montañas) y condiciones climáticas de altas precipitaciones y bajas temperaturas (Fig. 2), mientras que este hemosporidio no se asoció a hábitats semiáridos en latitudes bajas (Cuevas et al. 2020). Los resultados de estos estudios sugieren que las temperaturas altas de las regiones tropicales funcionan como filtro ambiental para *Leucocytozoon*, lo que explicaría la baja prevalencia y diversidad observada en áreas donde otros hemosporidios son muy prevalentes y diversos (Merino et al. 2008; Cuevas et al. 2020; Fecchio et al. 2020). Por lo tanto, hipotetizamos que: el desarrollo esporogónico de *Leucocytozoon* dentro de los vectores (simúlidos) se interrumpe por las altas temperaturas en latitudes bajas en el cono Sur de América (Fig. 2).

## Oportunidades y desafíos en el Cono Sur de América

Países como Chile y Argentina presentan extraordinarias características geográficas para el estudio de la respuesta de hemosporidios en gradientes latitudinales dado su amplio rango latitudinal. Chile además posee un marcado aislamiento geográfico, limitando al Norte con el desierto de Atacama (desierto más árido del mundo); al Este con la cordillera de los Andes; Oeste con el Océano Pacífico del Sur; y al Sur confluye con áreas sub-antárticas y el océano Pacífico Sur. A su vez, Chile y Argentina presentan una gran diversidad de hábitats, asociados a 18 ecorregiones según la clasificación de Dinerstein et al. (2017). Con una diversidad de aproximadamente 1000 especies de aves para Argentina (Coconier y Digiacomo 2009) y 450 para Chile (Jaramillo 2003). En Chile se ha determinado la relación entre la riqueza de especies aviáres y la

latitud, con una mayor diversidad de aves en la región de Arica y Parinacota y desierto costero, seguido por una disminución en la región de Antofagasta y un aumento en los 28° latitud sur, alcanzando su máximo en el inicio del bosque templado (36°S), con una disminución desde los 38°S (CONAMA 2008). Sin embargo, la distribución de hemospodios puede ser afectada por otros factores (bióticos y abióticos), tales como las propias características comportamentales de las aves, destacando la migración, la cual podrían influenciar el intercambio de linajes entre distintas áreas geográficas (Waldenström et al. 2002). Además, las barreras geográficas tienden a afectar de manera diferencial a los parásitos especialistas y generalistas (Grupta et al. 2019). Por ejemplo, se ha observado que *Plasmodium* tiende a ser más generalista, y por tanto será más afectado por factores abióticos, tales como la geografía y *Haemoproteus* tiende a ser especialista, por lo tanto, será afectado por factores bióticos como la filogenia y la ecología de los hospedadores (Clark et al. 2014; Grupta et al. 2019). De acuerdo a las observaciones acerca de la distribución de los hemospodios en gradientes latitudinales en América del Sur, las barreras geográficas y las oportunidades de aislamiento geográfico que ofrece el cono Sur de América, proponemos dos hipótesis que podrían ser comprobadas en futuros estudios: i) la cordillera de los Andes influye diferencialmente en la dispersión de linajes desde el Amazonas hacia Argentina y Chile, y ii) el aislamiento geográfico de Chile genera procesos de diversificación y dispersión local de los hemospodios aviares. Lo que podría dar lugar a ensamblajes con mayor similitud a su fuente (el Amazonas) en Argentina y ensamblajes más locales y diferenciados en Chile, mostrando diferencias latitudinales, dado que la cordillera de los Andes presenta disminución de la altitud a mayores latitudes (Clapperton 1994) y una mayor migración de hospedadores aviares, permitiendo la dispersión de linajes de hemospodios entre Argentina y Chile en las zonas de menor altitud (Fig. 2). Actualmente estos supuestos son difíciles de demostrar, ya que, en el Cono Sur de Sudamérica los estudios de hemospodios aviares han sido escasos, si comparamos con el avance que se ha llevado a cabo en otras regiones del mundo. Uruguay, por ejemplo, posee solo dos estudios en donde se han descrito hemospodios aviares (Beadell et al. 2006; Durrant et al. 2006) y junto con Argentina son de los países de Sudamérica en donde se han realizado la menor cantidad de estudios (Marzal et al. 2011; Soares et al. 2016; Doussang et al. 2019; Fecchio et al. 2019a). Sin embargo, tanto en Argentina como en Chile, se ha ido mostrando más interés en la investigación de estos parásitos en los últimos años. Los estudios en Chile han ayudado a evidenciar la existencia de gradientes latitudinales de diversidad de los hemospodios (Merino et al. 2008; Doussang et al. 2019; Cuevas et al. 2020), la baja prevalencia en aves marinas (Sallaberry-Pincheira et al. 2015; Rodrigues et al. 2019) y recientemente, se ha hecho inferencia a procesos de diversificación local (Bell et al. 2020).

Dado que los insectos vectores son los hospedadores definitivos de los hemospodios, entender la diversidad y distribución de las comunidades de los insectos vectores es esencial para entender la diversidad y distribución de estos parásitos. Chile posee una entomofauna muy diversa y los dípteros del país presentan un alto endemismo, así como bajo número de especies introducidas (González y Llanos 2019). Aun así, los estudios sobre la distribución espacial y temporal de dípteros vectores en Chile son incompletos y fragmentados, debido a la escasez de taxónomos especialistas, falta de prospección de algunas zonas o carencia de interés (González y Llanos 2019). El Ministerio de Salud junto con el Instituto de Salud Pública de Chile y el Instituto de Investigaciones Agropecuarias realizan programas de vigilancia epidemiológica y control enfocados hacia culícidos y simúlidos de interés médico, pero no se han realizado estudios de la distribución real de estos y otros grupos de dípteros vectores a nivel nacional (ISP 2016; Vitta y Estay 2017). Cabe destacar, que no existe ningún estudio que haya evaluado la capacidad vectorial de especies de dípteros endémicos para hemospodios aviares. Esta falta de información es una limitante clara a la hora de entender la distribución espacial y temporal de los hemospodios aviares en esta región.

Como ya hemos comentado anteriormente, los factores bioclimáticos son determinantes en la ecología y distribución de artrópodos vectores y Chile es un país con una marcada influencia oceánica, determinada por el Anticiclón semipermanente del Pacífico Sur Oriental y la corriente de Humboldt (CONAMA 2008). Por lo tanto, debido a las influencias del océano Pacífico, este país ofrece interesantes oportunidades para el estudio de los cambios inter-anales en la ecología de enfermedades transmitidas por vectores. El Pacífico ecuatorial central está sujeto a fluctuaciones en la temperatura de la superficie del mar, produciendo un fenómeno climático conocido como “El Niño-Oscilación del Sur”. Este fenómeno aumenta las precipitaciones en Chile y otros países del Cono Sur (Fernández y Fernández 2002). Se ha observado que este fenómeno climático tiene impacto en la dinámica de transmisión de enfermedades transmitidos por vectores (Hales et al. 1999). Por eso, sería de gran interés asociar las dinámicas epidemiológicas de hemospodios aviares a través del gradiente latitudinal con los cambios periódicos en el clima que este fenómeno produce. Las precipitaciones también muestran un patrón latitudinal a nivel global, presentándose en mayor grado en menores latitudes (zonas tropicales) y disminuyendo a mayor latitud. Situación contraria ocurre en Chile y Argentina en donde desde latitudes medias hacia el sur las precipitaciones comienzan a aumentar (Kottek et al. 2006). Además, los escenarios futuros de cambio climático proyectan cambios en las precipitaciones en las zonas australes del Cono Sur de América, así como diferencias inter-estacionales más extremas (Sörensson et al. 2010). Los patógenos transmitidos por vectores son especialmente sensibles al cambio climático, principalmente asociados a la temperatura, se prevé que el cambio climático afectará la distribución y la transmisión de hemospodios aviares (Loiseau et al. 2013). Los efectos relacionados a estos cambios en la distribución de los vectores junto con las diferentes susceptibilidades de hospedadores a distintos linajes, podría conducir hacia un escenario incierto.

## Conclusiones

Los estudios que vinculan los distintos géneros de hemospodios a gradientes latitudinales se han incrementado en los últimos años. Ninguno de los tres géneros frecuentes de hemospodios ha mostrado un GLD a nivel global. Sin embargo, en Sudamérica *Plasmodium* y *Haemoproteus* muestran el clásico GLD, donde la riqueza de linajes se incrementa hacia zonas tropicales. Esta mayor diversidad es influenciada fuertemente por la Amazonía, la cual representa una fuente de biodiversidad para la generación y el mantenimiento de las interacciones entre parásitos, aves y vectores. En el caso de *Leucocytozoon*, a nivel continental y local en Chile muestra un patrón latitudinal inverso, tanto para la diversidad como para la prevalencia. Lo cual pone en evidencia que las altas temperaturas en áreas tropicales funcionan como filtro ambiental para este hemospodio, mientras que las áreas montañosas en áreas elevadas y con cuerpos de agua corrientes establecen las condiciones idóneas para que se den estas interacciones. Por otro lado, la dispersión de linajes de hemospodios desde la Amazonía hacia otras regiones del Cono Sur podría estar bloqueada por barreras biogeográficas, tales como la cordillera de los Andes, la cual se encuentra presente en un amplio rango latitudinal, y podría ser una de las causas de la ausencia de un GLD para *Plasmodium* y *Haemoproteus* en Chile, donde sólo se han observado asociaciones de prevalencia y diversidad para los tres géneros de hemospodios a zonas “hotspots” de biodiversidad. Esto genera oportunidades de investigaciones para el entendimiento de los procesos de dispersión y/o diversificaciones locales de estos hemospodios, dado que el Cono Sur de América representa un área geográfica con características peculiares de aislamiento geográfico y distribución latitudinal. Además, la evidencia sugiere que los vectores son importantes en el mantenimiento de los gradientes latitudinales de diversidad para los hemospodios. Pese a esto ningún estudio ha abordado esta hipótesis en la región.

Los procesos y mecanismos que subyacen la variación espacial de los GLD, seguirán siendo un fenómeno importante para investigar, ya que pueden ayudarnos a entender los patrones de biodiversidad, los cuales son fundamentales en la toma de decisiones para la generación de estrategias de conservación en los actuales escenarios del Antropoceno.

## Agradecimientos

Nos gustaría agradecer a Josué Martínez-de la Puente y Martina Ferraguti por habernos invitado a participar en este monográfico, así como a tres revisores/as anónimos por las observaciones a este artículo. Las figuras 1 y 2 fueron realizada con "Biorender.com".

## Referencias

- Adler, P.H., McCreddie, J.W. 2019. Black Flies (Simuliidae). En: Mullen G.R., Durden, L.A. (eds.), *Medical and Veterinary Entomology*, pp. 237-259. Academic Press, Cambridge, MA, Estados Unidos.
- Beadell, J.S., Ishtiaq, F., Covas, R., Melo, M., Warren, B.H., Atkinson, C.T., Bensch, S., et al. 2006. Global phylogeographic limits of Hawaii's avian malaria. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273:2935-2944.
- Bell, J.A., González-Acuña, D., Tkach, V. 2020. Haemosporidian Parasites of Chilean Ducks: the Importance of Biogeography and Nonpasserine Hosts. *Journal of Parasitology* 106(2):211-220.
- Bordes, F., François, J., Morand, S. 2011. Microparasite species richness in rodents is higher at lower latitudes and is associated with reduced litter size. *Oikos* 120:1889-1896.
- Calvete, C., Estrada, R., Lucientes, J., Estrada, A., Telletxea, I. 2003. Correlates of helminth community in the red-legged (*Alectoris rufa* L.) in Spain. *Journal of Parasitology* 89:445-451.
- Clapperton, Ch.M. 1994. The quaternary glaciation of Chile: a review. *Revista de Historia Natural* 67:369-383.
- 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* 44:329-338.
- Clark, N.J. 2018. Phylogenetic uniqueness, not latitude, explains the diversity of avian blood parasite communities worldwide. *Global Ecology and Biogeography* 27:744-755.
- Clark, N.J., Clegg, S.M., Sam, K., Goulding, W., Koane, B., Wells, K. 2018. Climate, host phylogeny and the connectivity of host communities govern regional parasite assembly. *Diversity and Distributions* 24:13-23.
- Coconier E.G., Di Giacomo, A.S. 2009. Ecuador. En: Devenish, C., Díaz Fernández, D.F., Clay, R.P., Davidson, I., Yépez-Zabala, I. (eds.). *Important Bird Areas Americas - Priority sites for biodiversity conservation*, pp. 59-70. Quito, Ecuador: BirdLife International (BirdLife Conservation Series No. 16).
- Cooper, N., Griffin, R., Franz, M., Omotoyo, M., Nunn, C.L. 2012. Phylogenetic host specificity and understanding parasite sharing in primates. *Ecology Letters* 15:1370-1377.
- CONAMA 2008. Nuestra Diversidad Biológica. Aves terrestres. En: Rovira, J., Ugalde, J., Stutzin, M. (esd.) *Biodiversidad de Chile, Patrimonio y desafíos*, 2º ed. pp. 247-252. Ocho libros Editores. Santiago, Chile.
- Coscarón, S., Arias, C.L.C. 2007. *Neotropical Simuliidae (Diptera: Insecta). Aquatic biodiversity in Latin America Vol. 3*. Pensoft publishers. Sofía, Bulgaria.
- Cuevas, E., Vianna, J.A., Botero-delgadillo, E., Doussang, D., González-acuña, D., Barroso, O., et al. 2020. Latitudinal gradients of haemosporidian parasites: prevalence, diversity and drivers of infection in the Thorn-tailed Rayadito (*Aphrastura spinicauda*). *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 11:1-11.
- Dinerstein, E., Olson, E., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N.D., Wikramanayake, E., et al. 2017. An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *Bioscience* 67(6):534-545.
- Doussang, D., González-Acuña, D., Torres-Fuentes, L.G., Lougheed, S.C., Clemente-Carvalho, R.B., Greene, K.C., Vianna, J.A. 2019. Spatial distribution, prevalence and diversity of haemosporidians in the rufous-collared sparrow, *Zonotrichia capensis*. *Parasites and Vectors* 12(1):1-12.
- Duchêne, D.A., Cardillo, M. 2015. Phylogenetic patterns in the geographic distributions of birds support the tropical conservatism hypothesis. *Global Ecology and Biogeography* 24:1261-1268.
- Durrant, K.L., Beadell, J.S., Ishtiaq, F., Graves, G.R., Olson, S.L., Gering, E., et al. 2006. Avian hematozoa in South America: a comparison of temperate and tropical zones. *Ornithological Monographs* 98-111.
- Fecchio, A., Silveira, P., Weckstein, J.D., Dispoto, J.H., Anciães, M., Bosholn, M., et al. 2018. First record of *Leucocytozoon* (Haemosporida: Leucocytozoidae) in Amazonia: evidence for rarity in Neotropical lowlands or lack of sampling for this parasite genus? *Journal of Parasitology* 104:168-172.
- Fecchio, A., Bell, J.A., Pinheiro, R.B.P., Cueto, V.R., Gorosito, C.A., Lutz, H.L., et al. 2019a. 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.
- Fecchio, A., Wells, K., Bell, J.A., Tkach, V.V., Lutz, H.L., Weckstein, J.D., et al. 2019b. Climate variation influences host specificity in avian malaria parasites. *Ecology Letters* 22:547-557.
- Fecchio, A., Bell, J.A., Bosholn, M., Vaughan, J.A., Tkach, V.V., Lutz, H.L., et al. 2020. An inverse latitudinal gradient in infection probability and phylogenetic diversity for *Leucocytozoon* blood parasites in New World birds. *Journal of Animal Ecology* 89:423-435.
- Fernández, H.W., Fernández, B.L. 2002. Influencia de ENOS en el régimen de precipitaciones en el Cono Sur de América. *Ingeniería Hidráulica en México* 17:5-16.
- Foley, D.H., Rueda, L.M., Wilkerson, R.C. 2007. Insight into Global Mosquito Biogeography from Country Species Records. *Journal of Medical Entomology* 44: 554-567.
- Foster, W.A., Walker, E.D. 2019. Mosquitoes (Culicidae). En *Medical and Veterinary Entomology*, pp. 261-325. Academic Press, Cambridge, MA, Estados Unidos.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 45: 220-227.
- Guernier, V., Hochberg, M.E., Guégan, J.F. 2004. Ecology Drives the Worldwide Distribution of Human Diseases. *PLoS Biology* 2:740-746.
- González, C.R., Llanos, L. 2019. Dípteros (Insecta: Diptera) en la Cordillera de la Costa centro-sur de Chile: una mirada a su diversidad. En: Smith-Ramírez, C., Squeo, F.A. (eds.). *Biodiversidad y Ecología de los Bosques Costeros de Chile*, pp. 101-124. Editorial Universidad de Los Lagos. Osorno, Chile.
- Gupta, P., Vishnudas, C.K., Ramakrishnan, U., Robin, V.V., Dharmarajan, G. 2019. Geographical and host species barriers differentially affect generalist and specialist parasite community structure in a tropical skyisland archipelago. *Proceedings Biological Sciences* 286: 20190439.
- Gupta, P., Vishnudas, C.K., Robin V.V., Dharmarajan G. (en prensa). Host phylogeny matters: Examining sources of variation in infection risk by blood parasites across tropical montane bird community in India. *Parasites and Vectors*, <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-33026/v1>
- Guilhaumon, F., Krasnov, B.R., Poulin, R., Shenbrot, G.I., Mouillot, D. 2012. Latitudinal mismatches between the components of mammal-flea interaction networks. *Global Ecology and Biogeography* 21(7):725-731.
- Hales, S., Weinstein, P., Soares, Y., Woodward, A. 1999. El Niño and the dynamics of vector-borne disease transmission. *Environmental Health Perspectives* 107:99-102.
- Hawkins, B.A. 2001. Ecology's oldest pattern?. *Trends in Ecology and Evolution* 16:470.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., et al. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84:3105-3117.
- ISP, Instituto de Salud Pública de Chile 2016. Resultados de diagnóstico y confirmación de Culicidos. Chile, 2010-2016. *Boletín Vigilancia de Laboratorio del Instituto de Salud Pública* 6:1-11.
- Jaramillo, A. 2003. *Aves de Chile*. 1ª. Edición. Editorial Lynx. Barcelona, España.
- Kamiya, T., O'Dwyer, K., Nakagawa, S., Poulin, R. 2014a. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biological Reviews* 89:123-134.
- Kamiya, T., O'wyer, K.O., Nakagawa, S., Poulin, R. 2014b. Host diversity drives parasite diversity: meta-analytical insights into patterns and causal mechanisms. *Ecography* 37:689-697.
- Kottek, M., Griesser, J., Beck, C., Christopher, B., Rudolf, B., Rubel, F. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15(3):259-263.

- Lambshhead, P., J.D., Tietjen, J., Ferrero, T., Jensenf, P. 2000. Latitudinal diversity gradients in deep sea with special reference to North Atlantic nematodes. *Marine Ecology Progress Series* 194:159-167.
- 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 Hawaii. *Journal of Parasitology* 96:318-324.
- Lindenfors, P., Nunn, C.L., Jones, K.E., Cunningham, A.A., Sechrest, W., Gittleman, J.L. 2007. Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographical range and population density. *Global Ecology and Biogeography* 16:496-509.
- Loiseau, C., Harrigan, R.J., Bichet, C., Julliard, R., Garnier, S., Lendvai, Á.Z., Chastel, O., Sorci, G. 2013. Predictions of avian *Plasmodium* expansion under climate change. *Scientific Reports* 3:1126.
- Lomolino, M.V. 2000. Ecology's Most General, Yet Protean Pattern: The Species-Area Relationship. *Journal of Biogeography* 27:17-26.
- Marzal, A., Ricklefs, R.E., Valkiūnas, G., Albayrak, T., Arriero, E., Bonneaud, C., et al. 2011. Diversity, loss, and gain of malaria parasites in a globally invasive bird. *Plos One* 6(7):e21905.
- Lotta, I.A., Valkiūnas, G., Pacheco, M.A., Escalante, A.A., Hernández, S.R., Matta, N.E. 2019. Disentangling Leucocytozoon parasite diversity in the neotropics: Descriptions of two new species and shortcomings of molecular diagnostics for leucocytozoids. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 9:159-173.
- Mellor, P.S., Boorman, J., Baylis, M. 2000. *Culicoides* Biting Midges: their role as arbovirus vectors. *Annual Review of Entomology* 45:307-340.
- Merino, S., Moreno, J., Vásquez, R.A., Martínez, J., Sánchez-Monsálvez, I., Estades, C.F., et al. 2008. Haematozoa in forest birds from southern Chile: Latitudinal gradients in prevalence and parasite lineage richness. *Austral Ecology* 33:329-340.
- Mittelbach, G.G., Schemske, D.W., Cornell, H.V., Allen, A.P., Brown, Jonathan, M.B., et al. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10:315-331.
- Morales-Castilla, I., García-Valdés, R. 2014. Gradientes latitudinales de diversidad inversos, ¿excepciones que prueban la regla? *Ecosistemas* 23(1):4-12. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-1.02>
- Mullen, G.R., Murphree, C.S. 2018. Biting Midges (Ceratopogonidae). En: Mullen, G.R., Durden, L. (eds.), *Medical and Veterinary Entomology*, 3<sup>rd</sup> edition, pp. 213-236. Academic Press. Cambridge, MA, Estados Unidos.
- Nunn, C.L., Altizer, S.M., Sechrest, W., Cunningham, A.A. 2005. Latitudinal gradients of parasite species richness in primates. *Diversity and Distributions* 249-256.
- Oakgrove, K.S., Harrigan, R.J., Loiseau, C., Guers, S., Seppi, B., Sehgal, R.N. 2014. Distribution, diversity and drivers of blood-borne parasite coinfections in Alaskan bird populations. *International Journal for Parasitology* 44(10):717-727.
- Pérez-Tris, J. 2009. La parasitología ecológica en la era de la genética molecular. *Revista Ecosistemas* 18(1):52-59
- Poulin, R. 2010. Latitudinal gradients in parasite diversity: bridging the gap between temperate and tropical areas. *Neotropical Helminthology* 4:169-177.
- Poulin, R. 2014. Parasite biodiversity revisited: Frontiers and constraints. *International Journal for Parasitology* 44:581-589.
- Poulin, R., Leung, T.L. 2011. Latitudinal gradient in the taxonomic composition of parasite communities. *Journal of Helminthology* 85:228-233.
- Poulin, R., Morand, S. 2000. The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology* 75:277-293.
- Poulin, R., Krasnov, B.R., Mouillot, D., Thieltges, D.W. 2011. The comparative ecology and biogeography of parasites. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366(1576):2379-2390.
- Preisser, W. 2019. Latitudinal gradients of parasite richness: a review and new insights from helminths of cricetid rodents. *Ecography* 43:1315-1330.
- Ricklefs, R.E., Outlaw, D.C., Svensson-Coelho, M., Medeiros, M.C.I., Ellis, V.A., Latta, S. 2014. Species formation by host shifting in avian malaria parasites. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:14816-14821.
- Reeves, W.K., Lloyd, J.E. 2018. Louse Flies, Keds, and Bat Flies (Hippoboscoidea). En: Mullen, G.R., Durden, L. (eds.), *Medical and Veterinary Entomology*, 3<sup>rd</sup> edition, pp. 421-438. Academic Press. Cambridge, MA, Estados Unidos.
- Rodrigues, P., Claudio, N., Elena, C., Claudio, V. 2019. Low occurrence of hemosporidian parasites in the Neotropic cormorant (*Phalacrocorax brasilianus*) in Chile. *Parasitology Research* 118(1):325-333.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species the search for the diversity: primary cause. *Oikos* 65:514-527.
- Ruiz-Arrondo, I., Alarcón-Elbal, P.M., Figueras, L., Delacour-Estrella, S., Muñoz, A., Kotter, H., et al. 2014. Expansión de los simúlidos (Diptera: Simuliidae) en España: un nuevo reto para la salud pública y la sanidad animal. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 54:193-200.
- Sallaberry-Pincheira, N., Gonzalez-Acuña, D., Herrera-Tello, Y., Dantas, G. P., Luna-Jorquera, G., Frere, E., et al. 2015. Molecular epidemiology of avian malaria in wild breeding colonies of Humboldt and Magellanic penguins in South America. *EcoHealth* 12(2):267-277.
- Salkeld, D.J., Trivedi, M., Schwarzkopf, L. 2008. Parasite loads are higher in the tropics: temperate to tropical variation in a single host-parasite system. *Ecography* 31:538-544.
- Santiago-Alarcon, D., Palinauskas, V., Schaefer, H.M. 2012. Diptera vectors of avian Haemosporidian parasites: untangling parasite life cycles and their taxonomy. *Biological Reviews* 87:928-964.
- Schäfer, M., Lundström, J.O. 2001. Comparison of mosquito (Diptera: Culicidae) fauna characteristics of forested wetlands in Sweden. *Annals of the Entomological Society of America* 94:576-582.
- Schemske, D.W., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Sobel, J.M., Schemske, D.W., Mittelbach, G.G., et al. 2009. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:245-269.
- Sehgal, R.N.M. 2015. Manifold habitat effects on the prevalence and diversity of avian blood parasites. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 4:421-430.
- Soares L., Escudero, G., Penha, V.A.S., Ricklefs, R. 2016. Low prevalence of haemosporidian parasites in shorebirds. *Ardea* 104(2):129-141.
- Sörensson, A.A., Menéndez, C.G., Ruscica, R., Alexander, P., Samuelsson, P., Willén, U. 2010. Projected precipitation changes in South America: A dynamical downscaling within CLARIS. *Meteorologische Zeitschrift* 19:347-355.
- Valkiūnas, G. 2005. *Avian malaria parasites and other Haemosporidia*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA.
- Vázquez, D.P., Stevens, R.D. 2004. The latitudinal gradient in niche breadth: Concepts and evidence. *The American Naturalist* 164:0-19.
- Vitta, N., Estay, P. 2017. Programa de control de simúlidos hematófagos en la provincia de Arica. *Boletín INIA* 344:1-126.
- Vogels, C.B.F., Möhlmann, T.W.R., Melsen, D., Favia, G., Wennergren, U., Koenraadt, C.J.M. 2016. Latitudinal diversity of *Culex pipiens* biotypes and hybrids in farm, peri-urban, and wetland habitats in Europe. *PLoS ONE* 11:e0166959.
- von Humboldt, A. 1807. *Ansichten der Natur*. eBook-Original ausgabe, eClassica, www.aurabooks.de.
- Waldenström J., Bensch, S., Kibol, S., Hasselquist, D., Ottoson, U. 2002. Cross species infection of blood parasites between resident and migratory songbirds in Africa. *Molecular Ecology* 11(8):545-1554.
- Weir, J.T., Schluter, D. 2007. The Latitudinal Gradient in Recent Speciation and Extinction Rates of Birds and Mammals. *Science* 315:1574-1576.
- Willig, M.R., Presley, S.J. 2018. Latitudinal gradients of biodiversity: Theory and empirical patterns. Della Sala, D.A., Goldstein, M.I. (eds.) *Encyclopedia of the Anthropocene*, vol. 3, p. 13-19. Elsevier Inc. Oxford, Reino Unido.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M., Stevens, R.D. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:273-309.