



Ecología de transmisión de enfermedades: interacciones entre aves, parásitos sanguíneos y vectores

J. Martínez-de la Puente^{1,2,*}, M. Ferraguti^{3,*}

(1) Departamento de Ecología de Humedales, Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), Av. Américo Vespucio 26, 41092, Sevilla, España.

(2) Centro de Investigación Biomédica en Red de Epidemiología y Salud Pública, España.

(3) Departamento de Anatomía, Biología Celular y Zoología, Universidad de Extremadura (UEX), Av. de Elvas s/n, 06006, Badajoz, España.

* Autores de correspondencia: J. Martínez de la Puente [jmp@ebd.csic.es]; M. Ferraguti [mferraguti@unex.es]

> Recibido el 09 de julio de 2020 - Aceptado el 09 de julio de 2020

Martínez-de la Puente, J., Ferraguti, M. 2020. Ecología de transmisión de enfermedades: interacciones entre aves, parásitos sanguíneos y vectores. *Ecosistemas* 29(2):2039. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2039>

El parasitismo es una asociación interespecífica entre los organismos parásito y hospedador, en la que el primero, generalmente de menor tamaño y único beneficiado, presenta adaptaciones para vivir en, o sobre, organismos hospedadores de los que depende metabólicamente y con los que realiza un intercambio mutuo de sustancias (Cheng 1978; Møller 1997; Poulin 1998). Bajo esta definición, podemos considerar como parásitos una enorme diversidad de organismos, siendo una de las formas de vida más extendidas en la naturaleza (Price 1980), encontrando organismos parásitos en la mayoría de los grupos taxonómicos conocidos (Marquardt et al. 2000) llegando a representar una biomasa tan importante o más que la de algunos grupos de vertebrados en ciertos ecosistemas (Kuris et al. 2008). Además, por sus impactos sobre el estado de salud y comportamientos de sus hospedadores, los parásitos suponen una importante fuerza selectiva a través de sus efectos en la tasa de mortalidad y éxito reproductor de sus hospedadores, lo que justificaría su inclusión como una fuerza biótica capaz de determinar la biodiversidad de las comunidades (Poulin 1999). En este contexto, a lo largo de los últimos años, el estudio del parasitismo bajo un prisma ecológico está centrando cada vez más la atención de los investigadores (Poulin 1998), convirtiéndose en una línea de investigación elemental conocida como ecología de las enfermedades o ecología del parasitismo (Kilpatrick y Altizer 2010; Koprivnikar y Johnson 2016).

Los parásitos de la malaria aviar del género *Plasmodium* son un grupo de haemosporidios emparentados con los parásitos de la malaria humana, ampliamente distribuidos en todos los continentes, a excepción de la Antártida (Valkiūnas 2005). Estos parásitos tienen un ciclo vital que incluye fases de reproducción sexual y asexual en el insecto vector y replicación asexual en el hospedador vertebrado. Además, las aves se encuentran frecuentemente infectadas por otros géneros de parásitos, tales como *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*, ambos emparentados con los parásitos de la malaria aviar del género *Plasmodium*. Todos estos géneros de parásitos presentan claras similitudes en su ciclo vital, aunque los vectores involucrados en su transmisión son diferentes (Santiago-Alarcón et al. 2012). Estos parásitos son uno de los principales modelos de estudio en ecología y evolución del parasitismo

(Fig. 1; Rivero y Gandon 2018), los cuales, a lo largo de las últimas décadas, han sido foco de investigaciones experimentales que permitieron demostrar su impacto para la salud de la fauna silvestre (Merino et al. 2000; Marzal et al. 2005; Palinauskas et al. 2008; Martínez-de la Puente et al. 2010; Asghar et al. 2015). Estos estudios supusieron un claro punto de inflexión, ya que hasta ese momento la infección de los parásitos de la malaria aviar en aves silvestres se consideraba que cursaban de manera crónica y prácticamente asintomática, al menos para algunos de los géneros de parásitos. Los efectos adversos de la infección pueden deberse a diferentes factores, por un lado, los recursos que los parásitos drenan de sus hospedadores (Valkiūnas et al. 2006), y por otro, indirectamente a través del desarrollo de diferentes tipos de respuesta inmunitarias asociadas a la infección (Tomás et al. 2007), algunas de ellas revisadas por Rivero-de Aguilar y Hussing (2020) y Muriel (2020) en este monográfico, lo que puede incrementar la susceptibilidad de las aves infectadas a ser depredadas (Møller et al. 2007). Entre los casos más notorios de alta virulencia de los parásitos de la malaria aviar cabe destacarse su impacto en aves mantenidas en cautividad, especialmente aquellas especies que provienen de áreas con escasa o nula exposición previa a los parásitos como los pingüinos (Fix et al. 1988). No obstante, también existen claros ejemplos de su impacto en fauna silvestre, como el grave declive de las poblaciones de aves autóctonas que se encontró en Hawái tras la introducción del insecto vector y de los parásitos de la malaria aviar en el archipiélago (Van Riper III et al. 1986; Atkinson y Samuel 2010). Tal fue el impacto sobre las poblaciones nativas de aves, que el parásito responsable, *Plasmodium relictum*, ha sido catalogado como una de las 100 especies invasoras más dañinas del planeta (Lowe et al. 2000).

Más recientemente, la aplicación de herramientas moleculares al estudio de los parásitos de la malaria aviar supuso un claro punto de inflexión (Bensch et al. 2009). Mediante la amplificación de un fragmento del gen mitocondrial del citocromo b (Bensch et al. 2000; Hellgren et al. 2004), se pudo demostrar la existencia de una altísima diversidad de estos parásitos, más allá de las especies descritas hasta el momento en base a sus características morfológicas (Bensch et al. 2000, 2009). Estas nuevas aproximaciones, han per-

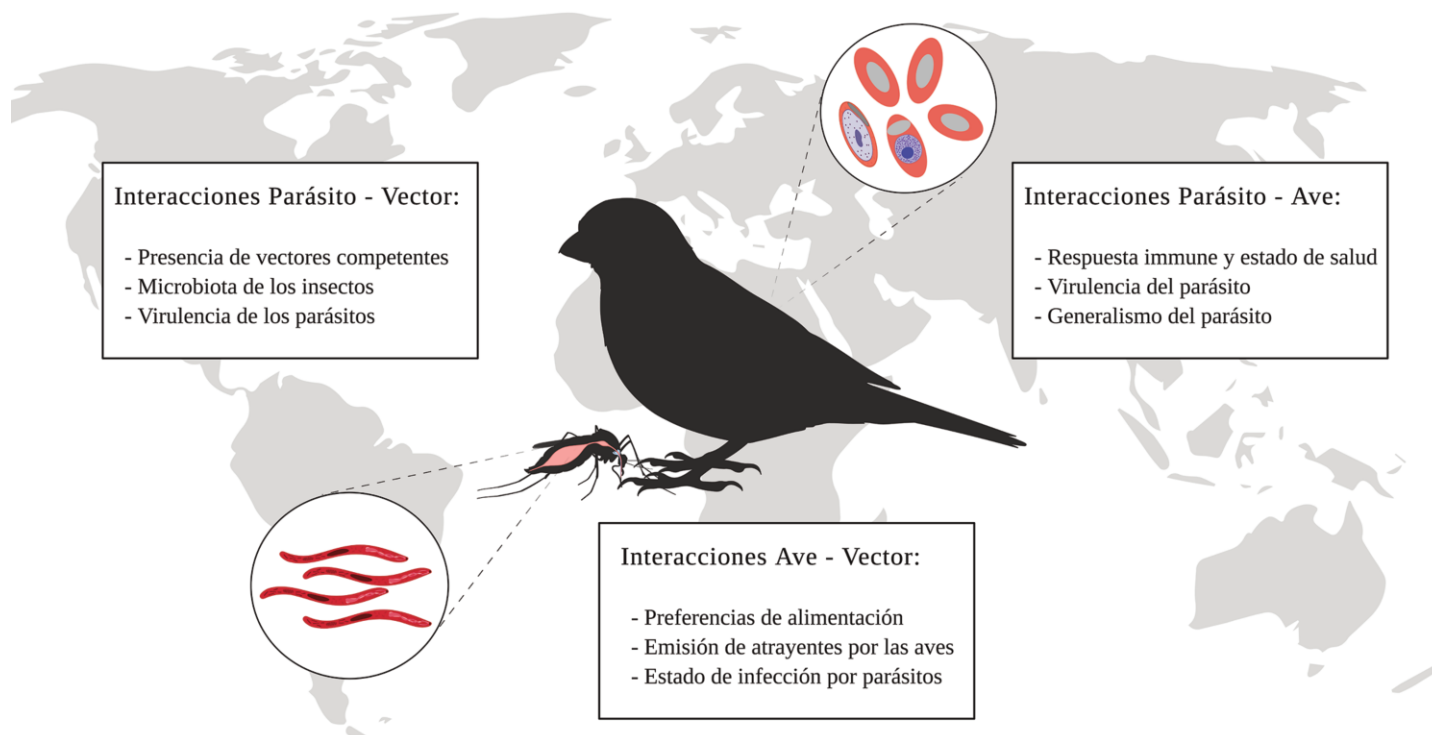


Figura 1. Algunos de los principales factores que determinan la interacción entre aves, parásitos e insectos vectores en condiciones naturales. Las relaciones parásito-hospedador se ven influenciadas por diferentes factores que determinan las dinámicas de transmisión de los parásitos de la malaria aviar a escala global.

Figure 1. Some of the main factors determining the interaction between birds, parasites and insect vectors under natural conditions. The host-parasite interactions are affected by different factors which determine the dynamics of avian malaria parasite transmission at a global scale.

mitido desarrollar, por ejemplo, estudios detallados sobre los patrones de especificidad de los diferentes linajes genéticos de parásitos y sus hospedadores y vectores (Bensch et al. 2000; Martínez-de la Puente et al. 2011). Más recientemente, la aplicación de herramientas genómicas al estudio de los parásitos de la malaria aviar y otros patógenos aviarios, han permitido profundizar en el conocimiento de los genes involucrados en la respuesta de las aves hospedadoras a la infección por parásitos y, por otro lado, los cambios en la expresión de genes en los propios parásitos a lo largo de la infección en las aves hospedadoras (Videvall et al. 2015, 2017). Estas aproximaciones se hacen indispensables para explorar, en un futuro, los mecanismos que median la interacción entre patógenos aviarios y vectores, como García-Longoria y Ruiz-López (2020) detallan en este monográfico para el caso de dos patógenos transmitidos por mosquitos y que encuentran en las aves su principal reservorio, el virus West Nile y el *Plasmodium* aviar.

Al contrario de lo que ocurre con las interacciones entre aves y parásitos, el estudio de los insectos vectores ha sido tradicionalmente poco explorado, a pesar que estos parásitos requieren de un insecto vector, tales como los mosquitos y otros grupos de insectos hematófagos, para ser transmitidos entre un ave infectada y un nuevo hospedador. Por tanto, aquellos factores que determinan las tasas de contacto entre aves y potenciales vectores se presentan como fundamentales para entender los patrones de infección por parásitos de la malaria aviar en la naturaleza. Por un lado, parásitos y potenciales vectores desarrollan complejos mecanismos celulares que permiten o imposibilitan el desarrollo del parásito en las diferentes especies de mosquitos. Del mismo modo, los patrones de alimentación de los insectos son importantes a la hora de comprender las tasas de contacto entre los mosquitos y los vertebrados, con solo ciertas especies mostrando un sesgo a alimentarse sobre la sangre de las aves, siendo, por tanto, más relevantes en la transmisión de los parásitos aviarios (Martínez-de la Puente et al. 2015). De este modo, como presentan Gutiérrez-López y Martínez-de la Puente (2020) en su artículo de revisión

contenido en este volumen, los vectores desempeñan un papel fundamental en la transmisión de estos patógenos aviarios, aunque tradicionalmente su estudio ha sido menos abordado que las interacciones entre aves y patógenos. Además, existe una marcada heterogeneidad entre individuos, o especies, al ataque de los insectos vectores, con factores como la coloración, el tamaño corporal o el estado de infección por los propios parásitos de la malaria aviar, explicando en gran medida las preferencias de alimentación de los mosquitos sobre las aves (Yan et al. 2017). Por otro lado, las poblaciones de insectos vectores son dependientes de las condiciones ambientales del medio (Ferraguti et al. 2016), pudiendo jugar un papel determinante en los patrones de infección por parásitos sanguíneos en las aves (Ferraguti et al. 2018), donde encontramos patrones espaciales tan interesantes como los presentados por Cuevas et al. (2020) para el cono Sur de América en su artículo de revisión incluido en este monográfico. No obstante, otros factores ambientales también jugarían un papel primordial para los patrones de infección en las aves en términos, por ejemplo, de prevalencia, riqueza y diversidad de parásitos, lo que favorece la necesidad de desarrollar estudios de la ecología de transmisión de parásitos en diversos ecosistemas como los abordados aquí, desde latitudes extremas del planeta (Cuevas et al. 2020), a ambientes insulares de Macaronesia (Illera y Perera 2020) o zonas áridas como el desierto de Tabernas en Almería (Veiga y Valera 2020). Estos estudios también deben considerar los escenarios de cambio global, incluyendo aspectos tratados en este volumen como son los procesos de urbanización (Magallanes et al. 2020) y cambio climático (García del Río et al. 2020), que podrían alterar estas complejas interacciones entre aves, vectores y patógenos, afectando su dinámica de transmisión en ecosistemas naturales (Møller 2010; Garamszegi 2011; Møller et al. 2013).

En conclusión, los patógenos representan un componente fundamental de los ecosistemas, donde algunos de ellos presentan un potencial zoonótico, esto es que circulan de manera natural en los animales, incluyendo las aves como en el caso del virus West Nile,

pero que pueden afectar a las personas y especies de interés ganadero. En este sentido, algunos de estos patógenos producen enfermedades infecciosas emergentes (EIE), las cuales representan una gran amenaza para la biodiversidad y una importante cuestión en salud pública, donde tanto su incidencia como su distribución han aumentado en las últimas décadas. Durante el desarrollo de este monográfico, hemos sufrido la pandemia de coronavirus COVID-19 iniciada a finales del año 2019, siendo un claro ejemplo de la amenaza que suponen las EIE, no solo para la salud humana y animal, sino también para la estabilidad social, el comercio y la economía mundial. El efecto del cambio global contribuye a la incidencia de estas enfermedades, incluidas aquellas causadas por patógenos transmitidos por vectores, tales como los mosquitos y otros insectos hematófagos. Por tanto, se hace esencial fomentar el estudio de aquellos factores, incluidos los ecológicos, que afectan a la dinámica de transmisión de enfermedades, donde los parásitos de la malaria aviar representan un magnífico modelo de investigación, con aún mucho campo en el que investigar (Carmona-Isunza et al. 2020). En este contexto, el presente monográfico incluye nueve artículos, siete revisiones y dos artículos de investigación, que aportan una aproximación multidisciplinar al estudio del parasitismo desde una perspectiva ecológica centrada en el estudio de los parásitos que afectan principalmente a las aves y son transmitidos por insectos vectores. Su lectura permite entender los factores bióticos y abióticos que median la interacción entre estos tres grupos de organismos, hospedadores, parásitos y vectores, suponiendo una aproximación actual al conocimiento de la ecología del parasitismo.

Agradecimientos

Nos gustaría agradecer, en primer lugar, al elenco de científicas y científicos que se han embarcado en esta tarea, que, con un gran esfuerzo y dedicación, han aportando valiosos manuscritos sobre el estudio de la ecología de las enfermedades transmitidas por vectores. Además, queremos agradecer a Mercedes Molina su invitación para editar este número especial, los comentarios aportados a una versión previa de esta editorial y su ayuda junto con el resto de componentes del comité editorial en la edición de los artículos. Por supuesto, agradecer al panel de revisores que han contribuido desinteresadamente en la mejora de los artículos, por su maravillosa labor, en la mayoría de los casos, poco reconocida. Los resultados expuestos en este artículo son fruto de diferentes programas de financiación pública y privada, incluyendo el proyecto PGC2018-095704-B-I00 del Ministerio de Economía y Competitividad y fondos FEDER, el programa Leonardo de la Fundación BBVA a JMP y un contrato Juan de la Cierva Formación (FJCI-2017-34394) a MF. La figura fue creada con BioRender.

Referencias

- Asghar, M., Hasselquist, D., Hansson, B., Zehindjiev, P., Westerdahl, H., Bensch, S. 2015. Hidden costs of infection: chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds. *Science* 347: 436–438.
- Atkinson, C.T., Samuel, M.D. 2010. Avian malaria *Plasmodium relictum* in native Hawaiian forest birds: epizootiology and demographic impacts on 'apapane *Himatione sanguinea*. *Journal of Avian Biology* 41: 357–366.
- Bensch, S., Hellgren, O., Pérez-Trist, J. 2009. MalAvi: a public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages. *Molecular Ecology Resources* 9: 1353–1358.
- Bensch, S., Stjernman, M., Hasselquist, D., Hansson, B., Westerdahl, H., Pinheiro, R.T. 2000. Host specificity in avian blood parasites: a study of *Plasmodium* and *Haemoproteus* mitochondrial DNA amplified from birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267: 1583–1589.
- Carmona-Isunza, M.C., Ancona, S., Figuerola, J., Gonzalez-Voyer, A., Martínez-de la Puente, J. 2020. An urge to fill a knowledge void: Malaria parasites are rarely investigated in threatened species. *PLoS Pathogens* 16: e1008626.
- Cheng, T.C. 1978. *Parasitología general*. Traducción de: General parasitology, 2ªed. Ed. AC. Madrid, España.
- Cuevas, E., Doussang, D., Cevadanes, A., Quirici, V. 2020. Hemosporidiosis aviaries en gradientes latitudinales: oportunidades y desafíos en el Cono Sur de América. *Ecosistemas* 29(2):1974. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1974>
- Ferraguti, M., Martínez-de la Puente, J., Bensch, S., Roiz, D., Ruiz, S., Viana, D.S., et al. 2018. Ecological determinants of avian malaria infections: An integrative analysis at landscape, mosquito and vertebrate community levels. *Journal of Animal Ecology* 87: 727–740.
- Ferraguti, M., Martínez-de la Puente, J., Roiz, D., Ruiz, S., Soriguer, R., Figuerola, J. 2016. Effects of landscape anthropization on mosquito community composition and abundance. *Scientific Reports* 6: 29002.
- Fix, A.S., Waterhouse, C., Greiner, E.C., Stoskopf, M.K. 1988. *Plasmodium relictum* as a cause of avian malaria in wild-caught Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Journal of Wildlife Diseases* 24: 610–619.
- Garamszegi, L.Z. 2011. Climate change increases the risk of malaria in birds. *Global Change Biology* 17: 1751–1759.
- García del Río, M., Castaño-Vázquez, F., Merino, S. 2020. Efectos del cambio climático sobre las interacciones ave-parásito. *Ecosistemas* 29(2):1981. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1981>
- García-Longoria, L., Ruiz-López, M.J. 2020. Importancia de la genómica en aves para entender su interacción con patógenos. *Ecosistemas* 29(2):1969. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1969>
- Gutiérrez-López, R., Martínez-de la Puente, J. 2020. Factores de relevancia en la dinámica de transmisión de malaria aviar: patrón de alimentación de los mosquitos y capacidad de desarrollo de *Plasmodium*. *Ecosistemas* 29(2):1964. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1964>
- Hellgren, O., Waldenström, J., Bensch, S. 2004. A new PCR assay for simultaneous studies of *Leucocytozoon*, *Plasmodium*, and *Haemoproteus* from avian blood. *The Journal of Parasitology* 90: 797–802.
- Illera, J.C., Perera, A. 2020. ¿Qué hemos aprendido sobre las relaciones entre los vertebrados terrestres nativos y sus parásitos en Macaronesia? *Ecosistemas* 29(2):1971. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1971>
- Kilpatrick, A.M., Altizer, S. 2010. Disease ecology. *Nature Education Knowledge* 1: 408.
- Koprivnikar, J., Johnson, P.T. 2016. The rise of disease ecology and its implications for parasitology - a review. *The Journal of Parasitology* 102: 397–409.
- Kuris, A.M., Hechinger, R.F., Shaw, J.C., Whitney, K.L., Aguirre-Macedo, L., Boch, C.A., Dobson, A.P., et al. 2008. Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature* 454: 515–518.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Poorter, M. 2000. *100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database* (vol. 12). Invasive Species Specialist Group Auckland, New Zealand.
- Magallanes, S., García-Longoria, L., Muriel, J., de Lope, F., Marzal, A. 2020. El volumen de la glándula uropigial y la infección por malaria varía entre hábitats urbano – rural en el gorrión común. *Ecosistemas* 29(2):1977. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1977>
- Marquardt, W.C., Demaree, R.S., Grieve, R.B. 2000. *Parasitology and Vector Biology*, 2ªed. Academic Press, San Diego, CA, Estados Unidos.
- Martínez-de la Puente, J., Figuerola, J., Soriguer, R.C. 2015. Fur or feather? Feeding preferences of species of Culicoides biting midges in Europe. *Trends in Parasitology* 31: 16–22.
- Martínez-de la Puente, J., Martínez, J., Rivero-de Aguilar, J., Herrero, J., Merino, S. 2011. On the specificity of avian blood parasites: revealing specific and generalist relationships between haemosporidians and biting midges. *Molecular Ecology* 20: 3275–3287.
- Martínez-de la Puente, J., Merino, S., Tomás, G., Moreno, J., Morales, J., Lobato, E., et al. 2010. The blood parasite *Haemoproteus* reduces survival in a wild bird: a medication experiment. *Biology Letters* 6: 663–665.
- Marzal, A., De Lope, F., Navarro, C., Møller, A.P. 2005. Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird. *Oecologia* 142: 541–545.
- Merino, S., Moreno, J., José Sanz, J., Arriero, E. 2000. Are avian blood parasites pathogenic in the wild? A medication experiment in blue tits (*Parus caeruleus*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 267: 2507–2510.

- Møller, A.P. 1997. Parasitism and the evolution of host life history. En: Clayton, D.H., Moore, J. (eds) *Host-parasite evolution: General principles and avian models*, pp. 105-127. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Møller, A.P. 2010. Host-parasite interactions and vectors in the barn swallow in relation to climate change. *Global Change Biology* 16: 1158-1170.
- Møller, A.P., Nielsen, J.T., 2007. Malaria and risk of predation: a comparative study of birds. *Ecology* 88: 871-881.
- Møller, A.P., Merino, S., Soler, J.J., Antonov, A., Badás, E.P., Calero-Torralbo, M.A., et al. 2013. Assessing the effects of climate on host-parasite interactions: a comparative study of European birds and their parasites. *PLoS One* 8: e82886.
- Muriel, J. 2020. Evaluación ecofisiológica de las infecciones por hemoparidiosis sanguíneas en aves. *Ecosistemas* 29(2):1979. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1979>
- Palinauskas, V., Valkiūnas, G., Bolshakov, C.V., Bensch, S. 2008. *Plasmodium relictum* (lineage P-SGS1): effects on experimentally infected passerine birds. *Experimental Parasitology* 120: 372-380.
- Poulin, R. 1998. *Evolutionary Ecology of Parasites: From Individuals to Communities*. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.
- Poulin, R. 1999. The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? *International Journal of Parasitology* 29: 903-914.
- Price, P.W. 1980. *Evolutionary biology of parasites*. Princeton, University Press. Princeton, NJ. Estados Unidos.
- Rivero, A., Gandon, S. 2018. Evolutionary ecology of avian malaria: past to present. *Trends in Parasitology* 34: 712-726.
- Rivero-de Aguilar, J., Hussing, L. 2020. Malaria aviar y sistema inmunitario: la función del MHC. *Ecosistemas* 29(2):1976. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1976>
- 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.
- Tomás, G., Merino, S., Moreno, J., Morales, J., Martínez-de la Puente, J. 2007. Impact of blood parasites on immunoglobulin level and parental effort: a medication field experiment on a wild passerine. *Functional Ecology* 21: 125-133.
- Valkiūnas, G. 2005. *Avian malaria parasites and other haemosporidia*. CRC press, Boca Ratón, FL, Estados Unidos.
- Valkiūnas, G., Zickus, T., Shapoval, A.P., Iezhova, T.A. 2006. Effect of *Haemoproteus belopolskyi* (Haemosporida: Haemoproteidae) on body mass of the blackcap *Sylvia atricapilla*. *Journal of Parasitology* 92: 1123-1125.
- Van Riper III, C., Van Riper, S.G., Goff, M.L., Laird, M. 1986. The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds. *Ecological Monographs* 56: 327-344.
- Veiga, J., Valera, F. 2020. Aridez y ectoparásitos aviares: ¿quiénes, cuántos y dónde?. *Ecosistemas* 29(2):1986. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1986>
- Videvall, E., Cornwallis, C.K., Åhrén, D., Palinauskas, V., Valkiūnas, G., Hellgren, O. 2017. The transcriptome of the avian malaria parasite *Plasmodium ashfordi* displays host-specific gene expression. *Molecular Ecology* 26: 2939-2958.
- Videvall, E., Cornwallis, C.K., Palinauskas, V., Valkiūnas, G., Hellgren, O. 2015. The avian transcriptome response to malaria infection. *Molecular Biology and Evolution* 32: 1255-1267.
- Yan, J., Gangoso, L., Martínez-de la Puente, J., Soriguer, R.C., Figuerola, J. 2017. Avian phenotypic traits related to feeding preferences in two *Culex* mosquitoes. *The Science of Nature* 104: 76.