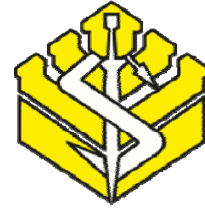




**UNIVERSIDAD DE CARABOBO
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA SALUD
ESCUELA DE BIOANÁLISIS
"PROF. OMARIRA FIGUEROA"
SEDE ARAGUA**



**BIODIVERSIDAD DE PARÁSITOS HAEMOSPORIDIOS DE LOS
GÉNEROS *PLASMODIUM*, *HAEMOPROTEUS* Y *LEUCOCYTOZON*
EN AVES**

**Trabajo de investigación
presentado como requisito para
aprobar la asignatura por:
Br. Jhonatan Gonzalez**

Aragua, noviembre del 2023



**UNIVERSIDAD DE CARABOBO
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA SALUD
ESCUELA DE BIOANÁLISIS
"PROF. "OMARIRA FIGUEROA"
SEDE ARAGUA
DEPARTAMENTO CLÍNICO INTEGRAL
TRABAJO DE INVESTIGACIÓN**



**BIODIVERSIDAD DE PARÁSITOS HAEMOSPORIDIOS DE LOS
GÉNEROS *PLASMODIUM*, *HAEMOPROTEUS* Y *LEUCOCYTOZOOM* EN
AVES**

**Trabajo de investigación
presentado como requisito para
aprobar la asignatura por:
Br. Jhonatan Gonzalez**

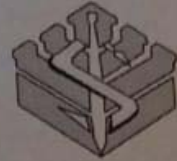
**Tutor científico:
Prof. José Romero**

**Tutora metodológica:
Prof. María Baeta**

Aragua, noviembre del 2023



UNIVERSIDAD DE CARABOBO
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA SALUD
ESCUELA DE BIOANALISIS SEDE ARAGUA
PROFESORA "OMAIRA FIGUEROA"
DEPARTAMENTO CLÍNICO INTEGRAL
ASIGNATURA: TRABAJO DE INVESTIGACIÓN



VEREDICTO

Nosotros los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Trabajo de Investigación titulado: "**Biodiversidad de parásitos haemosporidios de los géneros *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon* en aves**" presentado por el bachiller Jhonatan González con el fin de aprobar la Asignatura Trabajo de Investigación; después de la exposición y discusión pública del citado trabajo, consideramos que el mismo reúne los requisitos para **APROBARLO** como tal. En fe de lo cual se levanta la presente acta, el día martes catorce del mes de noviembre del año dos mil veintitrés, dejando constancia de que, conforme a lo dispuesto por la normativa vigente, actuó como Coordinadora del jurado, la Tutora Metodológica Profesora María Baeta.

Por otra parte se hace constar, para efectos académicos de convalidación, que el presente trabajo representa el equivalente al Trabajo de Grado reconocido en otras instituciones y el contenido del veredicto es auténtico.

Prof. José Romero
C.I.: 9327241
Tutor Científico

Prof. Daniel Vivas
C.I.: 15549745
Jurado Evaluador

Prof. María Baeta
C.I.: 9661810
Coordinadora del Jurado



TI039-MB-2023

AGRADECIMIENTOS

Agradezco especialmente a Dios por todas las bendiciones que nos trae y permitir posible la realización de este trabajo, llenando el camino de buena fortuna y nuevas oportunidades. Todo ello me reconforta a avanzar junto con el gran apoyo de mi familia.

A mis tutores, el Profesor José Romero y la Profesora María Baeta, por su apoyo y dedicación hacia el logro de esta gran labor; profesionales excelentes y muy queridos.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS	5
LISTA DE TABLAS	6
RESUMEN	VII
ABSTRACT	VIII
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVO GENERAL	12
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	12
MATERIALES Y MÉTODOS	13
Tipo de investigación	13
Distribuciones de parásitos.....	13
Reconstrucciones y análisis filogenéticos.....	14
RESULTADOS	16
Haemosporidios en aves a nivel global.	16
Hospedadores y vectores de Haemosporidios.	29
Filogenia de Haemosporidios	36
DISCUSIÓN	43
CONCLUSIONES	51
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	53

LISTA DE FIGURAS

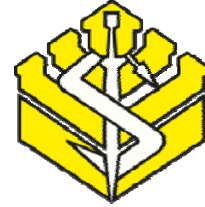
Figura 1. Distribución global de Haemosporidios aviarios, según reportes de investigación hasta la fecha de octubre del 2023.	17
Figura 2. Distribución global de parásitos de los géneros <i>Plasmodium</i> , <i>Haemoproteus</i> y <i>Leucocytozoon</i>	17
Figura 3. Morfoespecies de Haemosporidios tipificados a nivel global.	21
Figura 4. Frecuencia temporal de estudios sobre Haemosporidios en aves .	26
Figura 5. Mapas geográficos de distribución y cantidad de parásitos Haemosporidios por género según reportes de investigación en MalAvi hasta la fecha de octubre del 2023.....	27
Figura 6. Mapa geográfico de Venezuela sobre la distribución y cantidad de parásitos Haemosporidios por género según reportes de investigación hasta la fecha de octubre del 2023.....	28
Figura 7. Linajes de Haemosporidios reportados a nivel mundial.....	29
Figura 8. Morfoespecies de vectores involucrados en la transmisión de parásitos de los géneros de <i>Haemoproteus</i> , <i>Plasmodium</i> y <i>Leucocytozoon</i>	35
Figura 9. Visualización del árbol filogenético de <i>Plasmodium</i> con datos a nivel global según los reportes del MalAvi.	37
Figura 10. Visualización del árbol filogenético de <i>Leucocytozoon</i> con datos a nivel global según los reportes del MalAvi.	38
Figura 11. Visualización del árbol filogenético de <i>Haemoproteus</i> con datos a nivel global según los reportes del MalAvi.	39
Figura 12. Gráficos hipotéticos de los gradientes latitudinales de diversidad (riqueza de linajes) y prevalencia de los hemospordios aviares, hospedadores y vectores.....	42

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Hospedadores aviares de hemoparásitos en Venezuela	7
Tabla 2. Distribución espacio-temporal de Haemosporidios en aves de Venezuela	8
Tabla 3. Distribución en África de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.	18
Tabla 4. Distribución en Asia de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.	18
Tabla 5. Distribución en Europa de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.	19
Tabla 6. Distribución en Norte América y centro América de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.	20
Tabla 7. Distribución en Oceanía de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.	20
Tabla 8. Distribución en Sur América de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.	21
Tabla 9. Morfoespecies del género <i>Plasmodium</i>	22
Tabla 10. Morfoespecies del género <i>Haemoproteus</i>	23
Tabla 11. Morfoespecies del género <i>Leucocytozoon</i>	25
Tabla 12. Linajes de Haemosporidios reportados a nivel mundial	28
Tabla 13. Órdenes de aves involucrados como hospedadores de Haemosporidios en África, Asia y Europa.....	30
Tabla 14. Órdenes de aves involucrados como hospedadores de Haemosporidios en Norte América, Centro América, Sur América y Oceanía.	31
Tabla 15. Órdenes de aves involucrados como hospedadores de Haemosporidios en conjunto de las cantidades respectivas de familias, géneros y especies encontrados a nivel mundial.....	32
Tabla 16. Vectores involucrados como transmisores de parásitos Haemosporidios.....	33



UNIVERSIDAD DE CARABOBO
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA SALUD
ESCUELA DE BIOANÁLISIS
“PROF. OMARIRA FIGUEROA”
SEDE ARAGUA



BIODIVERSIDAD DE PARÁSITOS HAEMOSPORIDIOS DE LOS GÉNEROS *PLASMODIUM*, *HAEMOPROTEUS* Y *LEUCOCYTOZOON* EN AVES

Autor: Br. Jhonatan Gonzalez

Tutor científico: Prof. José Romero

Tutora metodológica: Prof. María Baeta
Aragua, noviembre del 2023

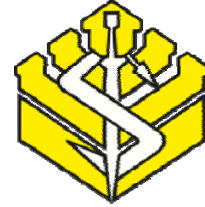
RESUMEN

Los haemosporidios son parásitos microscópicos, protozoos que se encuentran dentro de las células de la sangre y los tejidos de sus hospedadores aviares, requieren de la intervención de insectos dípteros hematófagos como vectores e incluyen tres géneros estrechamente relacionados: *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*; Se desarrollan en una relación ecológica compleja y se encuentran ampliamente distribuidos a nivel global. Debido al perjuicio que los parásitos ejercen en sus hospedadores, estos cobran un especial interés en la biología de la conservación. La falta de información acerca de estos parásitos, hace importante la elaboración de diferentes modelos de análisis que expliquen los patrones de biodiversidad global de los hemosporidios aviares. La investigación será de tipo descriptivo, con el objeto de utilizar datos filogenéticos y de distribución (basado en la base de datos MalAvi) de parásitos Haemosporidios, y de sus hospedadores aves y vectores, en hábitats y tiempos determinados; logrando así evaluar sobre los posibles factores que podrían influir en la composición de las comunidades de parásitos en todo el mundo. Se ha descubierto amplias diferencias biogeográficas entre los géneros de parásitos e identificado puntos críticos de diversidad de los parásitos, así como la de sus hospedadores y vectores. Sin embargo, este estudio reflejó que no existe evidencia de un gradiente latitudinal de biodiversidad para los parásitos Hemosporidios en general. Para poder desenmarañar más de los patrones que causan la biodiversidad se requiere todavía más estudios, así como aumentar el adecuado muestreo de hemosporidios aviares a lo largo del tiempo.

Palabras Clave: Haemosporidios, *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, Biodiversidad.



UNIVERSIDAD DE CARABOBO
FACULTAD DE CIENCIAS DE LA SALUD
ESCUELA DE BIOANÁLISIS
“PROF. OMARIRA FIGUEROA”
SEDE ARAGUA



**BIODIVERSITY OF HAEMOSPORIDIA PARASITES OF THE GENERA
PLASMODIUM, *HAEMOPROTEUS* AND *LEUCOCYTOZOON* IN BIRDS**

Author: Br. Jhonatan Gonzalez

Scientific tutor: Prof. José Romero

Methodological tutor: Prof. María Baeta
Aragua, noviembre del 2023

ABSTRACT

Haemosporidia are microscopic parasites, protozoa found within the blood cells and tissues of their avian hosts, requiring the intervention of hematophagous dipteran insects as vectors and include three closely related genera: *Plasmodium*, *Haemoproteus* and *Leucocytozoon*; They develop in a complex ecological relationship and are widely distributed globally. Due to the damage that parasites exert on their hosts, they are of special interest in conservation biology. The lack of information about these parasites makes it important to develop different analysis models that explain the global biodiversity patterns of avian hemosporidia. The research will be descriptive, with the aim of using phylogenetic and distribution data (based on the MalAvi database) of Haemosporidian parasites, and their hosts, birds and vectors, in specific habitats and times; thus evaluating the possible factors that could influence the composition of parasite communities around the world. Wide biogeographic differences have been discovered between parasite genera and critical points of diversity of parasites as well as that of their hosts and vectors have been identified. However, this study reflected that there is no evidence of a latitudinal biodiversity gradient for Hemosporidian parasites in general. In order to unravel more of the patterns that cause biodiversity, even more studies are required as well as increasing adequate sampling of avian hemosporidia over time.

Keywords: Haemosporidia, *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*, Biodiversity.

INTRODUCCIÓN

El parasitismo se define como la asociación que ocurre cuando un organismo llamado parásito vive a expensas de otro denominado huésped y le inflige daño, comprometiendo así la eficacia biológica del hospedero durante toda o alguna parte de su vida (Becerril, 2014). Esta es la forma de vida más exitosa en el planeta y está tan extendido en la naturaleza, que todo individuo en algún momento de su ciclo de vida ha tenido contacto o ha sido parasitado por algún organismo de este tipo (Martínez de la Puente, 2010; Mena, 2018).

Por otro lado, Torres (2019) considera que el parasitismo es esencial para la vida, ya que los parásitos ejercen presiones selectivas, creando eventos evolutivos que permiten la diversificación de las especies. Por ejemplo, la reproducción sexual podría ser un mecanismo por el cual los organismos hospedadores pudieran incrementar su variabilidad genética y, con ello, mejorar sus mecanismos de defensa ante los parásitos que los infectan (Martínez de la Puente, 2010).

Durante más de tres siglos, la ciencia tiene el conocimiento de que la biodiversidad es mayor en los trópicos, aumentando desde los polos hasta el ecuador. Por lo tanto, la región tropical que alberga la mayor diversidad biológica del planeta, también tiene una muy elevada diversidad de parásitos haemosporidios debido a los factores ambientales que promueven su desarrollo, así como por la diversidad de sus hospederos y vectores en la región (Moens y Pérez-Tris, 2016; Brown, 2014). Debido a que estos factores ecológicos pueden provocar cambios en la dinámica de las enfermedades en las comunidades de aves silvestres, los convierten en un excelente modelo de exploración de dinámica ecológica y evolutiva de la asociación del huésped y parásito.

Los haemosporidios (Sporozoa: Haemosporida), son un grupo de protistas heteroxenos que requieren de la intervención de insectos dípteros hematófagos como vectores. Engloban diferentes familias de parásitos como *Plasmodiidae*, *Haemoproteidae* y *Leucocytozoidae*, de las cuales existen más de 500 especies descritas pertenecientes a 15 géneros dentro del orden Haemosporidia que infectan a anfibios, reptiles, aves y mamíferos (murciélagos, roedores, primates, etc.), utilizando al menos siete familias de vectores dípteros. Son parásitos cosmopolitas de las aves y se encuentran ampliamente distribuidos en Asia, África, Europa, Oceanía y América; en diferentes perfiles altitudinales (Valkiūnas, 2005; Inga, 2017).

En los parásitos haemosporidios aviares la definición de especie es ampliamente debatido. Según Inga (2017), el siguiente orden taxonómico es uno de los más reconocidos: Dominio: Eukarya, Reino: Protista, Sub-reino: Chromalveolata, Superfilo: Alveolata, Filo: Apicomplexa, Clase: Aconoidasida, Orden: Hemosporidia (o haemosporida). Los hemoparásitos del orden Hemosporidia, suborden: Chromatoridae incluyen las familias Plasmodiidae y Haemoproteidae, y los géneros *Plasmodium* y *Haemoproteus* respectivamente.

La distribución, prevalencia y diversidad de los Haemosporidios pueden estar influenciadas por factores bióticos y abióticos, tales como la altitud, latitud, relación parásito-hospedador y barreras biogeográficas como la Cordillera de los Andes. Por lo tanto, existe un debate considerable sobre la importancia de los mecanismos que pueden influir en la biodiversidad de estos parásitos y la de sus hospedadores (intermediarios y definitivos), siendo los procesos ecológicos, evolutivos, históricos y estocásticos defendidos como las causas principales por diferentes investigadores (Willig y Presley, 2018; Doussang, 2019).

De esta manera, se evidencia un mosaico de diferencias espaciales y temporales entre las diferentes regiones geográficas a nivel global cuando de estos parásitos se trata. Por ejemplo, de acuerdo a investigaciones realizadas en algunos países de América latina, se reportan prevalencias del 15,9 a 24,0% en Colombia (Rodríguez y Matta, 2001; Basto *et al.*, 2006), 10,7 a 35,3% en Brasil (Fecchio *et al.*, 2011, LaCorte *et al.*, 2013) y de 16,94 a 41,0% en Venezuela (Belo *et al.*, 2012, Praderes, 2016).

La Malaria aviar es un término que de acuerdo a diversos autores se usa para denominar a las infecciones en aves causadas por Haemosporidios de los géneros *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*; sin embargo, suele estar asociada únicamente al género *Plasmodium* por su protagonismo en la malaria humana. La patogenicidad de los Haemosporidios es muy variable, difiriendo según las diferentes especies de parásitos y de hospedadores. Estas infecciones son comúnmente asociadas con cuadros de anemia, apariencia de sangre delgada y acuosa, agrandamiento en hígado y bazo (hepatomegalia y esplenomegalia respectivamente), enfermedades secundarias, y es común la presencia de pérdida de apetito, apatía, dificultad para respirar y debilidad (Friend *et al.*, 1999; Matta y Rodríguez, 2001; Martínez de la Puente, 2010; Inga, 2017).

Para el diagnóstico de hemoparásitos se emplea en forma complementaria las técnicas de detección molecular a través de la amplificación del gen mitocondrial parasitario en la sangre del ave hospedadora y la caracterización de los hemosporidios a través de sus características morfológicas en el examen microscópico; ya que la observación de frotis sanguíneos en el microscopio óptico permite observar el parásito en el ciclo eritrocítico y cuantificar la intensidad de la infección, mientras que la técnica de PCR permite detectar una baja parasitemia e identificar el género y especie de los parásitos involucrados en la infección.

Es común la presencia de más de un linaje de haemosporidios en aves silvestres, por lo que es recomendable emplear una combinación de las dos técnicas para detectar infecciones mixtas (Borunda, 2019; Torres, 2019).

La malaria humana es una de las enfermedades más antiguas y mortales en humanos presentando de acuerdo a la Organización Mundial de la salud (2021) un estimado de 241 millones de casos y 627.000 muertes en 85 países durante el 2020. Esto explica porque la investigación en aves ha sido un tema tan importante de estudio e históricamente de interés general, debido a que las infecciones en aves representan un modelo de gran utilidad en el estudio de las enfermedades transmitidas por vectores en humanos. Por ejemplo, la primera determinación del ciclo biológico completo de las especies de *Plasmodium* causantes de malaria humana se obtuvieron gracias a estudios realizados con los parásitos de malaria aviar (Loaiza, 2004; Valera *et al.*, 2017).

Los parásitos haemosporidios son un reconocido recurso biológico, como elementos fundamentales para la comprensión de los ciclos biológicos y presiones sobre los ecosistemas, sin embargo, la información disponible es todavía insuficiente, teniendo en cuenta la cantidad de especies conocidas y las que se calcula que existen. Por lo tanto, la falta de información nacional y general acerca de la biología y distribución de estos parásitos y sus vectores, son importantes factores a considerar para la conservación de la biodiversidad de las poblaciones y sus ecosistemas biológicos (Cruz y Posada, 2003; Muriel, 2020).

A diferencia como podría ser con otros organismos, se sabe muy poco como se agrupan las comunidades de parásitos; y aunque es reconocido que las variaciones ambientales y la disponibilidad de nichos son factores de influencia significativa en la mayoría de los taxones de animales y plantas,

aun no se han hecho suficientes estudios para entender completamente el comportamiento y la diversidad de las especies de parásitos a nivel mundial dificultando así nuestra capacidad de predecir cómo el cambio global afectará la aparición de enfermedades parasitarias.

El Convenio sobre la Diversidad Biológica (NU, 1992), reconoce la importancia de la diversidad biológica para la evolución y el mantenimiento de los sistemas necesarios para la vida de la biosfera (Aguilera y Silva, 1997); siendo necesario la conservación de la diversidad biológica y su utilización sostenible como reconocidos puntos de gran importancia a nivel global. Pero para poder llevar a cabo acciones en este sentido es necesario el conocimiento exhaustivo de la biodiversidad en cada país. (Giménez de Mendoza, 2003). De esta manera, en un país megadiverso como Venezuela resulta de gran importancia llevar a cabo estudios en campos como Taxonomía, Sistemática, Genética, Ecología, Morfología y Biogeografía, con fines de conservación y uso sustentable de la diversidad biológica.

En 1973 el Dr. Arnoldo Gabaldón inició labores sobre malaria en aves durante 14 años sin interrupción en Venezuela. Para el 31 de diciembre de 1987 se examinaron la sangre de 25.773 aves, constituyendo así uno de los mayores esfuerzos que se hayan hecho en solicitud de los plasmodios aviarios, contribuyendo al aumento de los conocimientos en este campo de la parasitología y dando como resultados finales la demostración de un modelo realizable con comodidad para el estudio de la holoendemicidad, la revalidación de dos especies suramericanas, la descripción de cinco nuevas y de un nuevo subgénero de parásitos de las aves, reconocidos como válidos en el mundo científico; y aportando luego en lo que concierne a la distribución geográfica de Venezuela, entre 1972 y 1991, la evidencia de Haemosporidios aviarios en 18 entidades federales en las regiones de la Cordillera de la Costa, Los Llanos y Guyana; durante el cual, se

caracterizaron 22 morfoespecies de parásitos hemáticos intracelulares (Requena, 2012; Romero-Palmera *et al.*, 2019).

Después de las investigaciones del Dr. Arnoldo Gabaldón, hasta el 2011 hubo una ausencia en los estudios sobre Haemosporidios en aves en Venezuela. Asimismo, en el marco del 2012, Belo *et al.* (2012) evaluaron 527 aves silvestres encontrando una prevalencia general de parásitos del 41%, representando 17 linajes mitocondriales: 7 parásitos del género *Plasmodium* y 10 del género *Haemoproteus*. Durante el mismo periodo, Mijares *et al.*, (2012) buscaron la presencia de Haemosporidios, encontrando una prevalencia total baja de 11%. Luego le siguieron los estudios de Praderes (2016), que obtuvo una prevalencia general del 16,94%; siendo para el género *Plasmodium* un 9,5%, *Haemoproteus* 4,55% y *Microfilarias* 2,89%; el estudio de Acevedo y Camacaro (2015), encontrando *Plasmodium* sp. (85,7%) y *Haemoproteus* sp. (14,3%) en aves silvestres; y Silva-Sánchez *et al.* (2016) identificando 144 individuos positivos con una prevalencia general del 18,07%; obteniendo para el género *Plasmodium* un 9,66%, para *Haemoproteus* un 8,66%, *Trypanosoma* 0,75% y *Microfilarias* 1,00%.

Las diferencias en la prevalencia, la distribución geográfica y el rango de hospederos de los hemosporidios están asociadas con las preferencias de hábitat, la abundancia y los hábitos de alimentación dentro de esos hábitats de los insectos vectores adecuados, y las diferencias fisiológicas innatas (aun no comprendidas bien) que hacen que algunas aves hospederas sean más susceptibles que otras (Friend *et al.*, 1999). En Venezuela, Gabaldón (1998) predice que el alto índice de infecciones de parásitos del género *Plasmodium* que se encontró en aves de esta parte de la Región Neotropical, atraería especialistas a estudiar el área. De esta manera, reporta como hospedador 13 órdenes, 25 familias y 74 especies, después de evaluar 25.560 aves entre los años 1972 y 1986 (Tabla 1 y 2).

Tabla 1. Hospedadores aviares de hemoparásitos en Venezuela

Orden	1972 - 1986			2004 - 2005			2009			2012 - 2015		
	N°	F	E	N°	F	E	N°	F	E	N°	F	E
Muestreados	25560	25	74	547	11	20	47	12	24	1369	36	110
Anseriformes	26	2	5									
Charadriiformes	6	2	2							7	2	2
Ciconiiformes	142	4	20							1	1	1
Columbiformes	69	1	4				1	1	1	121	3	6
Coraciformes	3	1	1							1	1	1
Falconiformes	8	2	4									
Galliformes	62	4	5									
Gruiformes	52	1	3							1	1	1
Passeriformes	74	7	28	NR	9	14	4	3	4	147	9	32
Pelecaniformes	7	2	2									
Piciformes	1	1	1	NR	1	1				2	1	2
Psittaciformes	1	1	1	NR	1	1				2	1	2
Strigiformes	2	1	2									
Struthioniformes										1	1	1
Total	453	29	78	216	11	16	5	4	3	283	20	48

NR: Datos no representados en la publicación. F: Familia, E: Especie.

Modificado de Romero-Palmera et al. (2019).

A pesar de la importancia de estos estudios, acceder a las informaciones de este tipo ha sido, tradicionalmente, un proceso lento; por lo que resulta imperativo un cambio en esta situación y para ello el desarrollo reciente de tecnologías y análisis de datos han aportado un enorme impulso, mejorando el uso de la información (Lorenzo *et al.*, 2006). Esta es una tarea del área de la bioinformática que, aunque presenta muchos desafíos, también ofrece muchos beneficios significativos para la ciencia que estudia la biodiversidad (Zarate *et al.*, 2017).

De este modo, la informatización de la biodiversidad permite la disponibilidad de datos a nivel de especies en Internet y relacionarlos con otros tipos de datos en áreas tales como biología molecular, ecosistemas y capas geoclimáticas. El análisis y entendimiento de estos datos es clave para poder conservar y proteger la vida en el planeta, incluyendo la especie humana (Garita y Mata, 2007).

Tabla 2. Distribución espacio-temporal de Haemosporidios en aves de Venezuela

Estado	Serie de Tiempo (años)	N°	P	H	L	T	M	Especie de parásitos
Amazonas	1972-1973	4	2	2				<i>Plasmodium (Novyella) vaughani</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
Anzoátegui	1973	4	1	3				<i>Haemoproteus sp.</i>
	2004-2005	NR						<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
Apure	1973-1988	269	203	45	12			<i>Plasmodium (Giovannolaia) sp.</i> ; <i>P. (G) circumflexum</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>P. (H) cathemerium</i> ; <i>P. (H) matutinum</i> ; <i>Plasmodium (Huffa) sp.</i> ; <i>P. (Hu) elongatum</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) yuxtannucleare</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. buconis</i> ; <i>H. ortalidium</i> ; <i>Leucocytozoon</i>
Aragua	1972-1991	256	118	225		5		<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Plasmodium (Giovannolaia) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Huffa) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) bertii</i> ; <i>P. (N) yuxtannucleare</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>Trypanosoma</i>
	2009	5	3	1	1			<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>Leucocytozoon sp.</i>
	2012-2014	962	81	18	3		8	<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Haemoproteus columbae</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>Leucocytozoon sp.</i> ; <i>microfilaria.</i>
Barinas	1974-1990	26	23	3		3		<i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>P. (H) lutzii</i> ; <i>P. (H) relictiuum</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) bertii</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. celi</i> ; <i>Trypanosoma</i>
Bolívar	1973	5		3		3		<i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
Carabobo	1972-1990	20	6	14				<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>P. (H) matutinum</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. handai</i> ; <i>H. ortalidium</i>
Cojedes	1973-1975	39	5	34				<i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) columbae</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
Delta Amacuro	1976	4		4				<i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. plataleae</i>
Falcón	1973-1991	186	58	126		2		<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Plasmodium (Giovannolaia) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>P. (H) cathemerium</i> ; <i>P. (H) relictiuum</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) bertii</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. handai</i> ; <i>H. rotundus</i> ; <i>Trypanosoma</i>
	2004-2005	NR						<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
	2013-2015	797	87	70			8	<i>Plasmodium (Giovannolaia) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. columbae</i> ; <i>Trypanosoma sp.</i> ; <i>microfilaria.</i>
Guárico	1972-1980	49	30	19				<i>Plasmodium (Giovannolaia) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Huffa) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. cracidarum</i>
	2013	45					2	<i>Microfilaria</i>
Lara	1973-1975	33	3	30				<i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) yuxtannucleare</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. ortalidium</i>
	2004-2005	NR						<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
Mérida	1973-1984	11	1	10				<i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. fallisi</i> ; <i>H. hedymelis</i>
Miranda	1975	1	1					<i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i>
Nueva Esparta	2004-2005	NR						<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
Portuguesa	1973-1984	264	66	198				<i>Plasmodium (Giovannolaia) sp.</i> ; <i>P. (G) gabaldoni</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Huffa) sp.</i> ; <i>Haemoproteus ortalidium</i> ; <i>H. rotundus</i>
Sucre	1977-1978	12	1	10				<i>Plasmodium (Giovannolaia) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) relictiuum</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. ortalidium</i> ; <i>H. rotundus</i>
Trujillo	1972-1977	65	24	89				<i>Plasmodium (Giovannolaia) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>P. (H) relictiuum</i> ; <i>P. (H) tejeraei</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) bertii</i> ; <i>P. (N) vaughani</i> ; <i>P. (N) justannucleare</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. ortalidium</i>
Yaracuy	1973-1975	21		21				<i>Haemoproteus sp.</i>
Zulia	2013	242	23	11			8	<i>Plasmodium (Haemamoeba) lutzii</i> ; <i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Haemoproteus cracidarum</i> , <i>H. turtus</i> ; <i>H. ortalidium</i> ; <i>H. spp.</i> ; <i>microfilarias</i>

Modificado de Romero-Palmera et al. (2019).

La necesidad de extraer la mayor información posible de los recursos biológicos ha impulsado incluso el origen de una disciplina denominada informática de la biodiversidad o bioinformática. Esta es una nueva área que desarrolla y utiliza Tecnologías de Información y Comunicación (TIC) para administrar, analizar y comprender información acerca de diversidad biológica, valiéndose de la tecnología y el conocimiento en las ciencias computacionales, sistemas de información geográfica y de bases de datos, percepción remota y estadística para así apoyar su conservación. Por consiguiente, debido a su importancia en la conservación de la biodiversidad, es parte fundamental de iniciativas como el 'Clearing House Mechanism' (CHM) del Convenio sobre la Diversidad Biológica y el 'Global Biodiversity Information Facility'(GBIF) (Soberón y Peterson, 2004; Mata, 2006; Garita y Mata, 2007).

Cuevas *et al.* (2020) define los gradientes latitudinales de diversidad (GLD) 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”. Se han observado gradientes latitudinales de diversidad en estudios sobre protozoos parásitos de primates, virus de roedores y ectoparásitos de peces, entre otros (Rohde y Heap, 1998; Nunn *et al.*, 2005; Bordes *et al.*, 2011; Clark, 2018). A nivel global son pocos los estudios que analizan este patrón de distribución espacial en la distribución de los hemosporidios; sin embargo, en América del sur es donde la mayoría de estos estudios se han llevado a cabo reflejando la influencia de las comunidades de hospedadores y el hábitat sobre la prevalencia y diversidad de los hemosporidios en distintas latitudes (Merino *et al.* 2008; Fecchio *et al.* 2020).

El estudio pionero de las GLD de parásitos haemosporidios fue el de Merino *et al.* (2008), quienes observaron que la prevalencia se asoció

negativamente a bajas latitudes para *Plasmodium* y *Haemoproteus* y por el contrario, se asociaba positivamente en el caso de *Leucocytozoon*. Demostraron, contrario al clásico GLD, que tanto la prevalencia como la diversidad de *Leucocytozoon* disminuyen hacia las regiones tropicales, asociándose a zonas montañosas en latitudes y elevaciones altas, mostrando un gradiente latitudinal de diversidad inverso. Así, este trabajo puso en evidencia que los gradientes geográficos en la prevalencia de hematozoarios aviares difieren entre géneros de parásitos y hemisferios, probablemente en relación con la existencia de interacciones vector-parásito-huésped apropiadas (Fecchio *et al.* 2020) (Gráfica 5 y Figura 11).

Dada la necesidad de estudios que evalúen las influencias a macroescala de los procesos evolutivos y contemporáneos sobre la biodiversidad de los parásitos, se utilizó una base de datos global para evaluar patrones de diversidad de parásitos y estructura filogenética, para así ofrecer un mayor conocimiento sobre la biodiversidad de los parásitos de la malaria aviar a nivel global y especificidad de estos parásitos, vectores y hospedadores, ayudando de esta manera a identificar los posibles factores que gobiernen la propagación global de estos parásitos que causan enfermedades.

La realización y diseño de bases de datos y mapas biogeográficos de parásitos Maláricos y otros Haemosporidios en aves, en la actualidad y a lo largo del tiempo, es lo que promoverá la estimación de la biodiversidad de los parásitos Haemosporidios a nivel global, y sobre todo apuntando a la importancia de la región neotropical (Venezuela) como un importante reservorio de nuevos linajes de Haemosporidios; Además, permitir la disponibilidad de datos a nivel de especies en Internet y relacionarlos con otros tipos de datos abre nuevas vías de análisis y genera información que contribuye activamente a preparar informes de acuerdo con variables que

permitan conocer el estado actual de la biodiversidad y la riqueza de linajes, así como proporcionar aportes en material estadístico y de investigación científica, promoviendo así el desarrollo de áreas como la biología evolutiva, ecología, biogeografía, conservación y manejo de recursos e, incluso, en cuestiones de salud pública (Graham *et al.*, 2004; Lorenzo *et al.*, 2006; Garita y Mata, 2007; Delgadillo & Góngora, 2009; Zarate *et al.*, 2017).

De los resultados obtenidos, este trabajo pondrá en evidencia aquellos patrones biogeográficos que expliquen la diversidad biológica de los haemosporidios aviares, empleándose los factores asociados a su distribución y diversidad (La diversidad de hospedadores, los factores bioclimáticos y la dispersión de linajes). De esta manera, convirtiendo los datos, mapas y esquemas en referencia nacional e internacional, así como una pieza fundamental en la representación de la biodiversidad a nivel global.

OBJETIVO GENERAL

- Determinar la biodiversidad de los parásitos haemosporidios de los géneros *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon* en aves

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir la biogeografía y distribución espacio temporal de parásitos de las familias *Plasmodiidae*, *Haemoproteidae* y *Leucocytozoidae*, así como la de sus hospedadores y vectores.
- Caracterizar los estudios y patrones macroecológicos sobre la biodiversidad de los parásitos haemosporidios.
- Alinear las secuencias genéticas de citocromo b (cyt-b) de cada linaje de haemosporidios por género.
- Analizar las secuencias genéticas para inferir el árbol filogenético correspondiente a cada género.
- Relacionar los datos filogenéticos y de distribución mundial de cada género en un árbol filogenético de distribuciones geográficas ancestrales.
- Evaluar la diversidad y dispersión filogenética de los diferentes géneros de Haemosporidios.
- Determinar los gradientes latitudinales de diversidad de los parásitos maláricos en aves en regiones endémicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Tipo de investigación

El estudio fue de tipo retrospectivo y descriptivo de corte transversal, con el objeto de utilizar y analizar datos filogenéticos y de distribución de parásitos Haemosporidios (géneros *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*), y de sus hospedadores aves y vectores, en hábitats y tiempos determinados; y así tener como finalidad el de ofrecer un mayor conocimiento sobre la biodiversidad de los parásitos de la malaria aviar en Venezuela y a nivel global, identificar especificidad de los parásitos y sus hospedadores y patrones espacio-temporales u otros posibles factores que podrían influir en la composición de las comunidades de parásitos en todo el mundo.

Ubicación: Mundial.

Período de tiempo: actual

Manejo de los datos y distribuciones geográficas

Se recopilaron los datos en el programa “Microsoft Excel 2016” la información de distribución de parásitos y sus respectivas secuencias de linajes únicos de citocromo b (cyt-b) desde una base de datos de código abierto (MalAvi; <http://mbio-serv2.mbioekol.lu.se/Malavi/>) y se añadieron adicionalmente los datos de distribución publicados en Venezuela, como una de las mayores fuentes en investigaciones realizadas sobre los parásitos Haemosporidios hasta la fecha de octubre del 2023.

La información extraída del MalAvi viene dada por un conjunto de datos de distribución y caracterización de parásitos Haemosporidios (*Haemoproteus*, *Plasmodium* y *Leucocytozoon*), así como la de sus hospedadores y vectores, siendo datos rigurosamente analizados y suministrados por diferentes estudios. Los parásitos se detectan mediante PCR y se identifican amplificando un fragmento de la secuencia del citocromo b (cyt-b) pudiéndose entender cada linaje único como un parásito único (Bensch *et al.*, 2004). Dentro del conjunto de datos de cada linaje se especifican las coordenadas donde se realizó el estudio y para las ubicaciones de muestra a las que les faltaban coordenadas geográficas, las latitudes y longitudes se asignaron utilizando las coordenadas centrales del país donde se produjo el muestreo. Los datos se organizaron y se representaron geográficamente con la ayuda del sistema de tablas dinámica de Excel y de la herramienta de conversión de datos e informes en línea de Looker Studio.

Reconstrucciones y análisis filogenéticos

Para las reconstrucciones filogenéticas se descargó el conjunto total de las secuencias de linajes del Malavi en formato Fasta (4917 secuencias) filtrándose aquellas secuencias que cubre un fragmento de código de barras inferior a 405pb (Waldenstrom *et al.*, 2004), asegurando que la información filogenética estuviera disponible para todos los parásitos analizados, y dividiéndose por genero para un total de 4592 secuencias (1777 *Haemoproteus*, 1384 *Plasmodium* y 1431 *Leucocytozoon*). Posteriormente se procedió a alinear por género los conjuntos de secuencias y determinar el modelo de análisis filogenético para el conjunto datos mediante el programa MEGA.

Para el análisis de relaciones filogenéticas se procedió al igual que varias investigaciones anteriores como la de Clark (2018). Las alineaciones de secuencias de cyt-b de parásitos se procesaron en BEAST v1.10.4 (Drummond y Rambaut, 2007), a través de CIPRES Science Gateway (Miller *et al.*, 2010). El modelo utilizado para el análisis de cada género fue el modelo general reversible en el tiempo (GTR) con heterogeneidad de tasa distribuida g y sitios invariantes (indicado como optimo por el análisis previo en MEGA). Se especificó una especiación previa de Yule, y se corrió por género 2 cadenas Markov Chain Monte Carlo (MCMC) de 50.000.000 de generaciones, muestreando cada 10.000 y con un burn-in del 20%.

Se combinaron las parejas de cadenas de cada género y los árboles fueron sometidos a un remuestreo de 160.000 generaciones. Tras el procesamiento de los datos y elaboración del árbol filogenético, se procedió a la visualización, interpretación y de los datos en FigTree v1.4.4. Posteriormente para la correlación de los datos filogenéticos y de distribución mundial se realizó el árbol filogenético de distribuciones geográficas ancestrales y la estimación de patrones espaciales de diversificación geográfica mediante el software RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies) utilizando el modelo BBM (Bayesian Binary MCMC) (Ronquist y Huelsenbeck, 2003, Ali *et al.*, 2012, Yu *et al.*, 2015).

RESULTADOS

Haemosporidios en aves a nivel global.

La distribución global de Haemosporidios aviarios hasta la fecha de octubre del 2023, según 590 reportes de investigación de la Base de Datos de Parásitos Haemosporidios Aviarios (MalAvi) del Departamento de Biología de la Universidad de Lunt, Lituania (<http://mbio-serv2.mbioekol.lu.se/Malavi/>), y en conjunto de los datos recuperados en Venezuela, señala un resultado del 54,37% (Figura 1); del cual esta estimación incluyó los géneros *Leucocytozoon*, *Plasmodium* y *Haemoproteus*, evidenciándose que estos dos últimos son los más prevalentes (Figura 2). De esta manera, se encontró que los Haemosporidios se encuentran ampliamente distribuidos en 112 países de los continentes de Asia, África, Europa, Oceanía, y América, de los que se incluyen una gran diversidad de islas y archipiélagos como las Islas Caimán, Guadalupe, Martinica, Isla de Navidad, Montserrat, Mayotte, entre otras (Tabla 3, 4, 5, 6, 7 y 8).

De acuerdo a lo anterior, gracias a la diversidad de los estudios de linajes mitocondriales del Citocromo B, los haemosporidios se ubican hasta la actualidad en 16692 puntos geográficos, con 2253 especies de hospedadores y 461 especies de vectores involucrados. Del mismo modo, los registros de morfoespecies de parásitos tipificados molecularmente evidencian un total de 4917 linajes del Citocromo b agrupado en 248 morfoespecies (Figura 3), siendo 47 del género *Plasmodium* (Tabla 9), 177 de *Haemoproteus* (Tabla 10) y 24 de *Leucocytozoon* (Tabla 11).

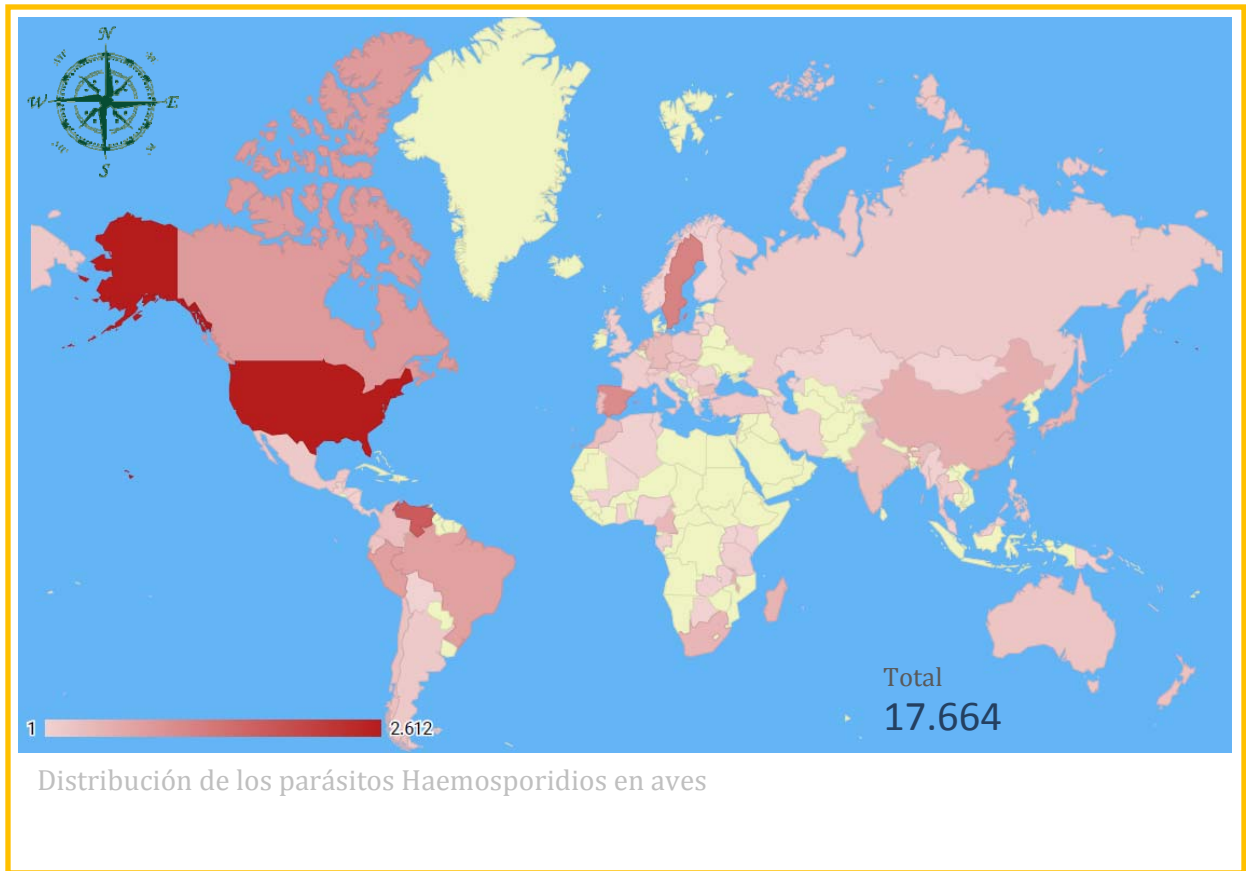


Figura 1. Distribución global de Haemosporidios aviarios, según reportes de investigación hasta la fecha de octubre del 2023.

Nota: Mapa geográfico en base a la cantidad de parásitos encontrados en los reportes de investigación de Venezuela desde 1972 y para las demás regiones los reportes de investigación publicados desde el año 2000 en la base de datos MalAvi.

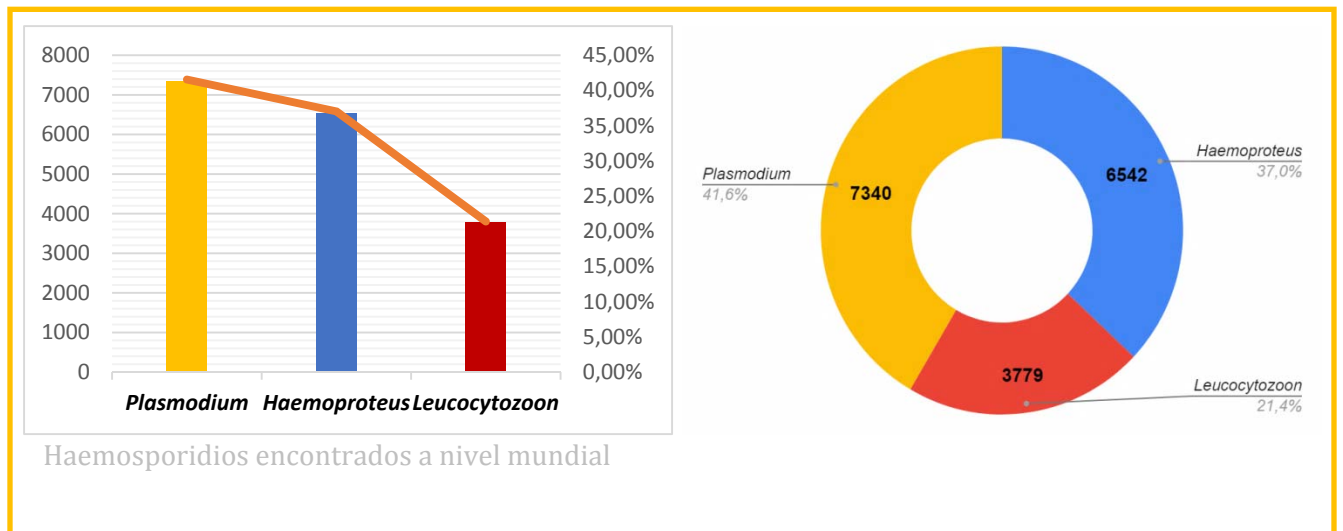


Figura 2. Distribución global de parásitos de los géneros *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*.

Tabla 3. Distribución en África de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.

África				
<i>Países, islas y archipiélagos</i>	Géneros de parásito			Total
	<i>Haemoproteus</i>	<i>Leucocytozoon</i>	<i>Plasmodium</i>	
Algeria	20	2	3	25
Ascension Island	1			1
Benin	*	*	*	*
Botswana	2		2	4
Cameroon	113	*	273	386
Cape Verde	10		15	25
Comoros	2	*	2	4
Equatorial Guinea	*	*	*	*
Gabon	5	*	*	5
Ghana	*	*	4	4
Kenya	5		13	18
Madagascar	71	184	191	446
Malawi	100	164	167	431
Mali			1	1
Mauritius			*	*
Mayotte	2	*	2	4
Morocco	208	46	41	295
Mozambique			*	*
Namibia			*	*
Nigeria	4	3	8	15
Réunion		8	*	8
Rwanda			*	*
São Tomé and Príncipe	*	*	2	2
Seychelles	*		*	*
South Africa	254	8	145	407
Tanzania	6		54	60
Tunisia			8	8
Uganda		*	2	2
Zambia	20		8	28
Zimbabwe			*	*
Total	823	415	941	2179

*Nota: * Cantidades indeterminadas por el registro de envíos del MalAvi.*

Tabla 4. Distribución en Asia de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.

Asia				
<i>Países, islas y archipiélagos</i>	Géneros de parásito			Total
	<i>Haemoproteus</i>	<i>Leucocytozoon</i>	<i>Plasmodium</i>	
Armenia	20		7	27
Azerbaijan	3			3
China	205	111	192	508
India	252		37	289
Irán	40	2	1	43

Israel	1	*	1	2
Japón	50	92	244	386
Kazakhstan	4	*		4
Korea, South	*		*	*
Kyrgyzstan	38		7	45
Malaysia	9	*	16	25
Mongolia	7	1	1	9
Myanmar	*	25	3	28
Philippines	73	12	10	95
Russia	62	8	61	131
Singapore	*		*	*
Thailand	9	75	29	113
Turkey	125	14	32	171
Vietnam			*	*
Total	898	340	641	1879

Nota: * Cantidades indeterminadas por el registro de envíos del MalAvi.

Tabla 5. Distribución en Europa de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.

Europa				
Países, islas y archipiélagos	Géneros de parásito			Total
	<i>Haemoproteus</i>	<i>Leucocytozoon</i>	<i>Plasmodium</i>	
Austria	14	96	120	230
Belgium	*			*
Bosnia and Herzegovina		4	1	5
Bulgaria	141	30	137	308
Czech Republic	18	128	26	172
Finland	9		2	11
France	1		70	71
Germany	43	170	134	347
Greece		11	4	15
Hungary	180		44	224
Italia	11	15	49	75
Latvia	1		1	2
Lithuania	13	*	4	17
Netherlands	315		33	348
Norway		11	8	19
Poland	19	72	48	139
Portugal	93	35	155	283
Romania	6		29	35
Serbia	9	1	6	16
Slovakia	41	21	74	136
España	328	64	629	1021
Sweden	503	160	466	1129
Switzerland	23	5	29	57
Ukraine		*	*	*
United Kingdom	31	1	24	56
Total	1799	824	2093	4716

Nota: * Cantidades indeterminadas por el registro de envíos del MalAvi.

Tabla 6. Distribución en Norte América y centro América de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.

Norte América y centro América				
<i>Países, islas y archipiélagos</i>	Géneros de parásito			Total
	<i>Haemoproteus</i>	<i>Leucocytozoon</i>	<i>Plasmodium</i>	
Belize	2		2	4
Bermuda			21	21
Canada	199	453	141	793
Cayman Islands	5			5
Costa Rica	1	*	*	1
Dominica	*		*	*
Dominican Republic			*	*
Grenada			*	*
Guadeloupe	292		241	533
Guatemala	5	3		8
Honduras		3		3
Martinique	145		187	332
Mexico	86	33	13	132
Nicaragua		10		10
Panama	2			2
Saint Lucia			*	*
The Bahamas	*			*
Trinidad and Tobago	*			*
United States	294	1214	1104	2612
Total	1031	1716	1709	4456

*Nota: * Cantidades indeterminadas por el registro de envíos del MalAvi.*

Tabla 7. Distribución en Oceanía de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.

Oceanía				
<i>Países, islas y archipiélagos</i>	Géneros de parásito			Total
	<i>Haemoproteus</i>	<i>Leucocytozoon</i>	<i>Plasmodium</i>	
Australia	123	*	61	184
Christmas Island	25			25
French Polynesia			9	9
New Caledonia			2	2
New Zealand		*	230	230
Northern Mariana Islands			*	*
Papua New Guinea	23		5	28
Vanuatu			2	2
Total	171	*	309	480

*Nota: * Cantidades indeterminadas por el registro de envíos del MalAvi.*

Tabla 8. Distribución en Sur América de Haemosporidios. Cantidades de parásitos encontrados por género según reportes de investigación de la base de datos MalAvi.

<i>Países, islas y archipiélagos</i>	Sur América			Total
	Géneros de parásito			
	<i>Haemoproteus</i>	<i>Leucocytozoon</i>	<i>Plasmodium</i>	
Argentina	29	70	36	135
Bolivia	4		1	5
Brasil	235	37	434	706
Chile	80	93	52	225
Colombia	111	80	76	267
Ecuador	122	5	60	187
Falkland Islands (Islas Malvinas)	1			1
Guyana	*		*	*
Perú	302	183	252	737
Uruguay	*		*	*
Venezuela	936	16	736	1688
Total	1820	484	1647	3951

*Nota: * Cantidades indeterminadas por el registro de envíos del MalAvi.*

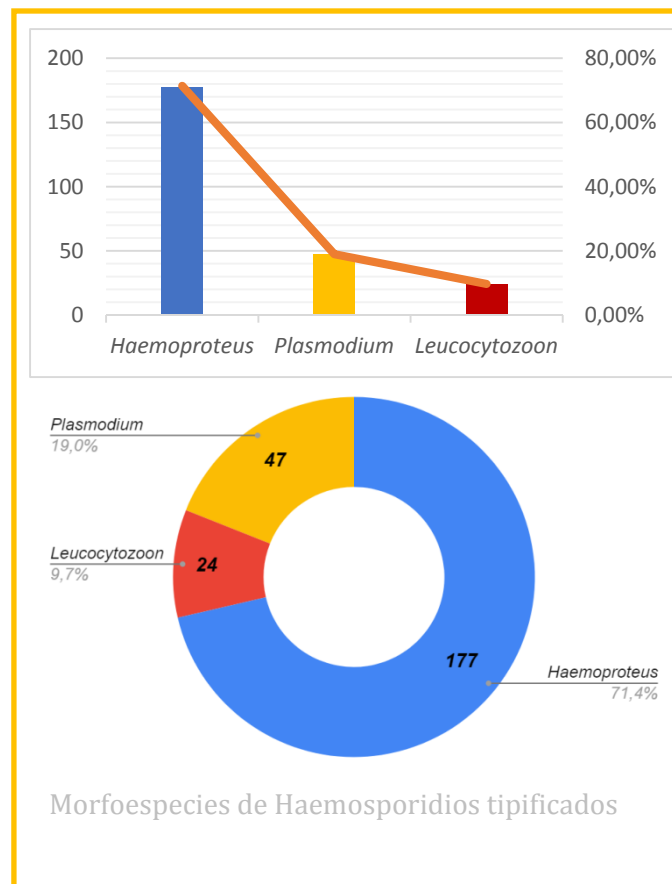


Figura 3. Morfoespecies de Haemosporidios tipificados a nivel global.

Tabla 9. Morfoespecies del género *Plasmodium*

Especies de <i>Plasmodium</i>	Regiones	Referencias bibliográficas
<i>Plasmodium ashfordi</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África	Valkiunas <i>et al</i> 2007b
<i>Plasmodium cathemerium</i>	Europa, Medio Oriente y Norte de África, Norte América, Centro América, Sur América, Asia, Oceanía	Aly <i>et al</i> 2020; Cadena-Ortiz <i>et al</i> 2018; Wiersch <i>et al</i> 2005
<i>Plasmodium circumflexum</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Norte América, Asia	Palinauskas <i>et al</i> 2007; Valkiunas <i>et al</i> 2014
<i>Plasmodium collidatum</i>	Europa, Asia, Oceanía	Patanova <i>et al</i> 2021
<i>Plasmodium delichoni</i>	Europa	Valkiunas <i>et al</i> 2016a
<i>Plasmodium elongatum</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Norte América, Centro América, Sur América, Asia, Oceanía	Valkiunas <i>et al</i> 2008a
<i>Plasmodium gallinaceum</i>	Norte América, Sur América, Asia	Perkins y Schall 2002
<i>Plasmodium globularis</i>	África subsahariana	Valkiunas <i>et al</i> 2008b
<i>Plasmodium homocircumflexum</i>	Europa, África subsahariana, Norte América, Sur América	Palinauskas <i>et al</i> 2015
<i>Plasmodium homonucleophilum</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Asia	Ilgunas <i>et al</i> 2013
<i>Plasmodium homopolare</i>	Norte América, Sur América	Gonzalez <i>et al</i> 2015; Walther <i>et al</i> 2014
<i>Plasmodium juxtannucleare</i>	Asia	Martinsen <i>et al</i> 2007; Murata <i>et al</i> 2008; Omori <i>et al</i> 2007;
<i>Plasmodium lucens</i>	África subsahariana	Valkiunas <i>et al</i> 2009a
<i>Plasmodium lutzi</i>	Norte América, Sur América	Gonzalez <i>et al</i> 2015; Mantilla <i>et al</i> 2013a
<i>Plasmodium matutinum</i>	Europa, Norte América, Asia, Oceanía	Valkiunas <i>et al</i> 2017a
<i>Plasmodium megaglobularis</i>	África subsahariana	Valkiunas <i>et al</i> 2008b
<i>Plasmodium multivacuolaris</i>	África subsahariana	Valkiunas <i>et al</i> 2009a
<i>Plasmodium nucleophilum</i>	Norte América, Centro América, Sur América	Chagas <i>et al</i> 2013
<i>Plasmodium parahexamerium</i>	África subsahariana	Valkiunas <i>et al</i> 2009a
<i>Plasmodium paranucleophilum</i>	Norte América, Sur América	Tostes <i>et al</i> 2017
<i>Plasmodium polare</i>	Europa	Beadell <i>et al</i> 2006
<i>Plasmodium relictum</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Norte América, Centro América, Sur América, Asia, Oceanía	Ilgunas <i>et al</i> 2013; Kazlauskienė <i>et al</i> 2013; Palinauskas <i>et al</i> 2007; Valkiunas <i>et al</i> 2007b; Valkiunas <i>et al</i> 2018
<i>Plasmodium rouxi</i>	Medio Oriente y Norte de África	Marzal <i>et al</i> 2011; Zhu unpubl 3
<i>Plasmodium sp.</i>	Norte América, Centro América, Sur América, Asia	Escalante <i>et al</i> 1998; Zhu unpubl 1; Zhu unpubl 2
<i>Plasmodium tejeraei</i>	Sur América	Silveira <i>et al</i> 2013
<i>Plasmodium unalis</i>	Norte América, Centro América, Sur América	Mantilla <i>et al</i> 2013b; Tostes <i>et al</i> 2018
<i>Plasmodium vaughani</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Norte América, Sur América, Asia, Oceanía	Zehntindjiev <i>et al</i> 2012

Tabla 10. Morfoespecies del género *Haemoproteus*

Especies de <i>Haemoproteus</i>	Regiones	Referencias bibliográficas
<i>Haemoproteus antigonis</i>	Norte América, Asia	Bertram <i>et al</i> 2017
<i>Haemoproteus asymmetricus</i>	Europa, Norte América, Sur América	Valkiunas <i>et al</i> 2021
<i>Haemoproteus attenuatus</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África	Valkiunas <i>et al</i> 2006
<i>Haemoproteus balmorali</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Asia	Hellgren <i>et al</i> 2007a; Valkiunas <i>et al</i> 2008c; Valkiunas <i>et al</i> 2013a
<i>Haemoproteus belopolskyi</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Asia	Valkiunas <i>et al</i> 2007a; Valkiunas <i>et al</i> 2013a
<i>Haemoproteus brachiatus</i>	Europa, Asia	Valkiunas <i>et al</i> 2019
<i>Haemoproteus bukaka</i>	Oceanía	Goulding <i>et al</i> 2016
<i>Haemoproteus catharti</i>	Norte América	Yabsley <i>et al</i> 2018
<i>Haemoproteus coatneyi</i>	Norte América, Centro América, Sur América, Oceanía	Gonzalez <i>et al</i> 2015; Mantilla <i>et al</i> 2016; Martinsen <i>et al</i> 2008
<i>Haemoproteus columbae</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Norte América, Sur América, Asia	Chagas <i>et al</i> 2016
<i>Haemoproteus concavocentralis</i>	Europa	Dimitrov <i>et al</i> 2014
<i>Haemoproteus coraciae</i>	Europa	Vaclav <i>et al</i> 2016
<i>Haemoproteus cyanomitrae</i>	África subsahariana	Iezhova <i>et al</i> 2010
<i>Haemoproteus danilewskyii</i>	Medio Oriente y Norte de África	Martinsen <i>et al</i> 2006
<i>Haemoproteus enucleator</i>	África subsahariana	Beadell <i>et al</i> 2006
<i>Haemoproteus erythrogravidus</i>	Centro América, Sur América	Mantilla <i>et al</i> 2016
<i>Haemoproteus fringillae</i>	Europa, Medio Oriente y Norte de África, Norte América	Krizanauskiene <i>et al</i> 2006; Martinsen <i>et al</i> 2008; Valkiunas <i>et al</i> 2008c
<i>Haemoproteus fuscae</i>	África subsahariana	Ivanova <i>et al</i> 2018
<i>Haemoproteus gavrilovi</i>	Europa	Dimitrov <i>et al</i> 2016
<i>Haemoproteus hirundinis</i>	Europa, Medio Oriente y Norte de África	Valkiunas <i>et al</i> 2014
<i>Haemoproteus homobelopolskyi</i>	África subsahariana	Iezhova <i>et al</i> 2011
<i>Haemoproteus homogoneae</i>	Europa	Valkiunas <i>et al</i> 2019
<i>Haemoproteus homohandai</i>	Sur América	Valkiunas <i>et al</i> 2017b
<i>Haemoproteus homoleiothrichus</i>	Asia	Ishtiaq <i>et al</i> 2018
<i>Haemoproteus homominutus</i>	Europa, Medio Oriente y Norte de África	Valkiunas <i>et al</i> 2019
<i>Haemoproteus homopalloris</i>	Europa	Chagas <i>et al</i> 2018
<i>Haemoproteus homopicae</i>	Europa	Valkiunas <i>et al</i> 2019
<i>Haemoproteus homovelans</i>	Europa	Dimitrov <i>et al</i> 2014
<i>Haemoproteus ilanpapernai</i>	Asia	Karadjian <i>et al</i> 2014
<i>Haemoproteus iwa</i>	África subsahariana, Norte América, Centro América, Sur América, Oceanía	Levin <i>et al</i> 2011
<i>Haemoproteus jenniae</i>	Europa, Sur América	Levin <i>et al</i> 2012
<i>Haemoproteus killangoi</i>	África subsahariana, Oceanía	Clark <i>et al</i> 2016; Ivanova <i>et al</i> 2018
<i>Haemoproteus lanii</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Asia	Hellgren <i>et al</i> 2007a; Valkiunas <i>et al</i> 2013a
<i>Haemoproteus laeae</i>	Asia	Inumaru <i>et al</i> 2020
<i>Haemoproteus leiothrichus</i>	Asia	Ishtiaq <i>et al</i> 2018
<i>Haemoproteus macrovacuolatus</i>	Sur América	Matta <i>et al</i> 2014b

<i>Haemoproteus magnus</i>	Europa, Medio Oriente y Norte de África	Krizanauskiene <i>et al</i> 2006; Martinsen <i>et al</i> 2008
<i>Haemoproteus majoris</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Norte América, Asia	Ilgunas <i>et al</i> 2019; Krizanauskiene <i>et al</i> 2006
<i>Haemoproteus manwelli</i>	Europa	Dimitrov <i>et al</i> 2016
<i>Haemoproteus micronuclearis</i>	África subsahariana	Iezhova <i>et al</i> 2011
<i>Haemoproteus minchini</i>	África subsahariana	Chavette <i>et al</i> 2017
<i>Haemoproteus minutus</i>	Europa, Medio Oriente y Norte de África, Norte América, Sur América, Asia	Hellgren <i>et al</i> 2007a; Palinauskas <i>et al</i> 2013; Valkiunas <i>et al</i> 2008c; Valkiunas <i>et al</i> 2013a
<i>Haemoproteus motacillae</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Asia	Dimitrov <i>et al</i> 2013
<i>Haemoproteus multipigmentatus</i>	Centro América, Sur América	Valkiunas <i>et al</i> 2010b
<i>Haemoproteus multivolutus</i>	África subsahariana	Valkiunas <i>et al</i> 2013c
<i>Haemoproteus noctuae</i>	Europa, Asia	Bukauskaite <i>et al</i> 2015
<i>Haemoproteus nucleocentralis</i>	Sur América	Anjos <i>et al</i> 2021
<i>Haemoproteus nucleoccondensus</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África	Krizanauskiene <i>et al</i> 2012; Valkiunas <i>et al</i> 2013a
<i>Haemoproteus nucleofascialis</i>	África subsahariana	Iezhova <i>et al</i> 2011
<i>Haemoproteus ortolidum</i>	Sur América	Chagas <i>et al</i> 2017
<i>Haemoproteus pallidulus</i>	Europa	Krizanauskiene <i>et al</i> 2010
<i>Haemoproteus pallidus</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Norte América, Asia, Oceanía	Krizanauskiene <i>et al</i> 2006; Valkiunas <i>et al</i> 2008c; Valkiunas <i>et al</i> 2013a
<i>Haemoproteus palloris</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Asia	Dimitrov <i>et al</i> 2016
<i>Haemoproteus parabelopolskyi</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África	Valkiunas <i>et al</i> 2007a; Valkiunas <i>et al</i> 2013a; Valkiunas <i>et al</i> 2014; Valkiunas <i>et al</i> 2019
<i>Haemoproteus parahirundinis</i>	Europa	Valkiunas <i>et al</i> 2020
<i>Haemoproteus paramultipigmentatus</i>	Norte América, Centro América, Sur América	Valkiunas <i>et al</i> 2013c
<i>Haemoproteus paranucleophilus</i>	África subsahariana	Iezhova <i>et al</i> 2011
<i>Haemoproteus paraortalidum</i>	Sur América	Ferreira-Junior <i>et al</i> 2018a
<i>Haemoproteus paruli</i>	Norte América, Sur América	Ricklefs y Fallon 2002
<i>Haemoproteus passeris</i>	Europa, Medio Oriente y Norte de África, Asia	Martinsen <i>et al</i> 2006; Martinsen <i>et al</i> 2008
<i>Haemoproteus pastoris</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Asia	Valkiunas <i>et al</i> 2014
<i>Haemoproteus payevskyi</i>	Europa, África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África	Krizanauskiene <i>et al</i> 2006; Valkiunas <i>et al</i> 2013a
<i>Haemoproteus picae</i>	Norte América	Martinsen <i>et al</i> 2008
<i>Haemoproteus ptilotis</i>	Oceanía	Clark <i>et al</i> 2015a
<i>Haemoproteus sacharovi</i>	Norte América, Sur América	Krizanauskiene <i>et al</i> 2013
<i>Haemoproteus sanguinis</i>	África subsahariana, Medio Oriente y Norte de África, Asia	Martinsen <i>et al</i> 2006
<i>Haemoproteus syrniai</i>	Europa, Medio Oriente y Norte de África	Bukauskaite <i>et al</i> 2015; Karadjian <i>et al</i> 2013; Valkiunas <i>et al</i> 2014
<i>Haemoproteus tartakovskyi</i>	Europa, Medio Oriente y Norte de África, Norte América, Centro América, Asia	Valkiunas <i>et al</i> 2008c; Valkiunas <i>et al</i> 2013a; Zehtindjiev <i>et al</i> 2012
<i>Haemoproteus thraupi</i>	África subsahariana, Norte	Ricklefs y Fallon 2002

	América	
<i>Haemoproteus tinnunculi</i>	Europa	Valkiunas <i>et al</i> 2019
<i>Haemoproteus turtur</i>	Medio Oriente y Norte de África	Martinsen <i>et al</i> 2006
<i>Haemoproteus vacuolatus</i>	África subsahariana	Valkiunas <i>et al</i> 2008b
<i>Haemoproteus valkiunasi</i>	Centro América, Oceanía	Merino <i>et al</i> 2012
<i>Haemoproteus velans</i>	Norte América	Groff <i>et al</i> 2019
<i>Haemoproteus vireonis</i>	Norte América, Centro América, Sur América	Gonzalez <i>et al</i> 2015; Perkins 2008
<i>Haemoproteus witti</i>	Sur América	Gonzalez <i>et al</i> 2015
<i>Haemoproteus zosteropsis</i>	África subsahariana, Oceanía	Clark <i>et al</i> 2016

Tabla 11. Morfoespecies del género *Leucocytozoon*

Especies de <i>Leucocytozoon</i>	Regiones	Referencias bibliográficas
<i>Leucocytozoon buteonis</i>	Europa, Norte América	Valkiunas <i>et al</i> 2010a
<i>Leucocytozoon californicus</i>	Europa, Norte América	Walther <i>et al</i> 2016b
<i>Leucocytozoon caulleryi</i>	Asia	Omori <i>et al</i> 2008
<i>Leucocytozoon danilewskyi</i>	Europa	Ortego y Cordero 2009
<i>Leucocytozoon fringillinarum</i>	Norte América, Centro América, Sur América	Lotta <i>et al</i> 2013 Perkins 2008
<i>Leucocytozoon grallariae</i>	Sur América	Lotta <i>et al</i> 2019
<i>Leucocytozoon lovati</i>	Asia	Sato <i>et al</i> 2007
<i>Leucocytozoon majoris</i>	Europa, Norte América, Centro América, Asia	Perkins 2008
<i>Leucocytozoon mathisi</i>	Europa, Norte América, Asia	Valkiunas <i>et al</i> 2010a
<i>Leucocytozoon neotropicalis</i>	Sur América	Lotta <i>et al</i> 2019
<i>Leucocytozoon polynuclearis</i>	Norte América	Groff <i>et al</i> 2022
<i>Leucocytozoon quynzae</i>	Sur América	Matta <i>et al</i> 2014a
<i>Leucocytozoon sabrazesi</i>	Asia	Hirakawa <i>et al</i> unpubl
<i>Leucocytozoon schoutedeni</i>	África subsahariana, Asia	Sehgal <i>et al</i> 2006b
<i>Leucocytozoon sp.</i>	Sur América	Lotta <i>et al</i> 2015
<i>Leucocytozoon toddi</i>	África subsahariana	Barracough <i>et al</i> 2008

La amplitud de distribución de las diferentes comunidades de Haemosporidios se ha demostrado en todas las regiones geográficas del mundo, a excepción de la Antártica, así como en territorios específicos donde la falta de estudios de la misma es evidente; lo que sugiere necesario aumentar los estudios y reportes adecuados que finalmente apoyen a una mejor estimación de la biodiversidad de estos parásitos. Hasta la actualidad sigue en aumento los números de dichas investigaciones, sin embargo desde el 2013 (año con mayor cantidad de estudios publicados) la tendencia ha sido decreciente (Figura 4).

La mayor concentración de parásitos Haemosporidios reportados en la actualidad ha sido en Estados Unidos, seguido de Venezuela, Suecia, España, Canadá, Perú, Brasil, el archipiélago de Guadalupe y China (Figura 5). Por el contrario cuando se estima la distribución específica por género, *Haemoproteus* y *plasmodium* se observan con una mayor prevalencia en regiones tropicales y algunas regiones de climas templados, a diferencia del género *Leucocytozoon* que aumenta su prevalencia en climas más fríos y latitudes mayores. Por ejemplo, cuando se estima las diferentes prevalencias de estos parásitos en un país neotropical como Venezuela se observa como la distribución y cantidad de las comunidades de los parásitos de los géneros *Haemoproteus* y *plasmodium* es mayor en comparación con los reportados para *Leucocytozoon* (Figura 6). Por otro lado, Sur América tiene la mayor diversidad de linajes de Haemosporidios en comparación a otras regiones (Tabla 12), siendo a su vez el género *Haemoproteus* el que posee la mayor diversidad de linajes reportados hasta ahora (1954 linajes) (Figura 7).

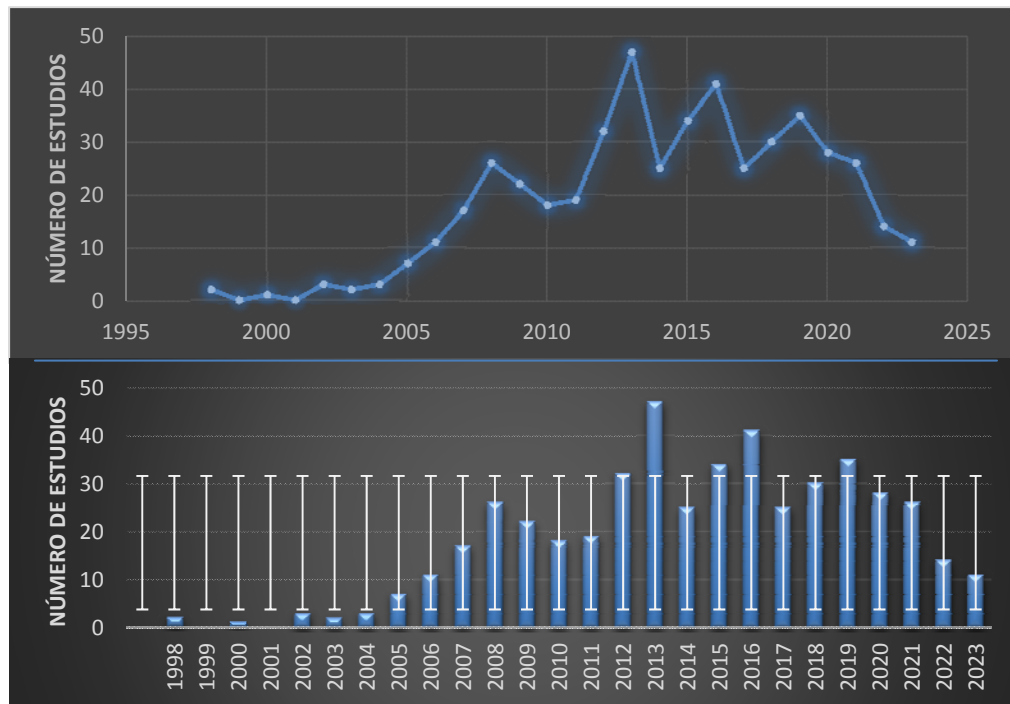


Figura 4. Frecuencia temporal de estudios sobre Haemosporidios en aves

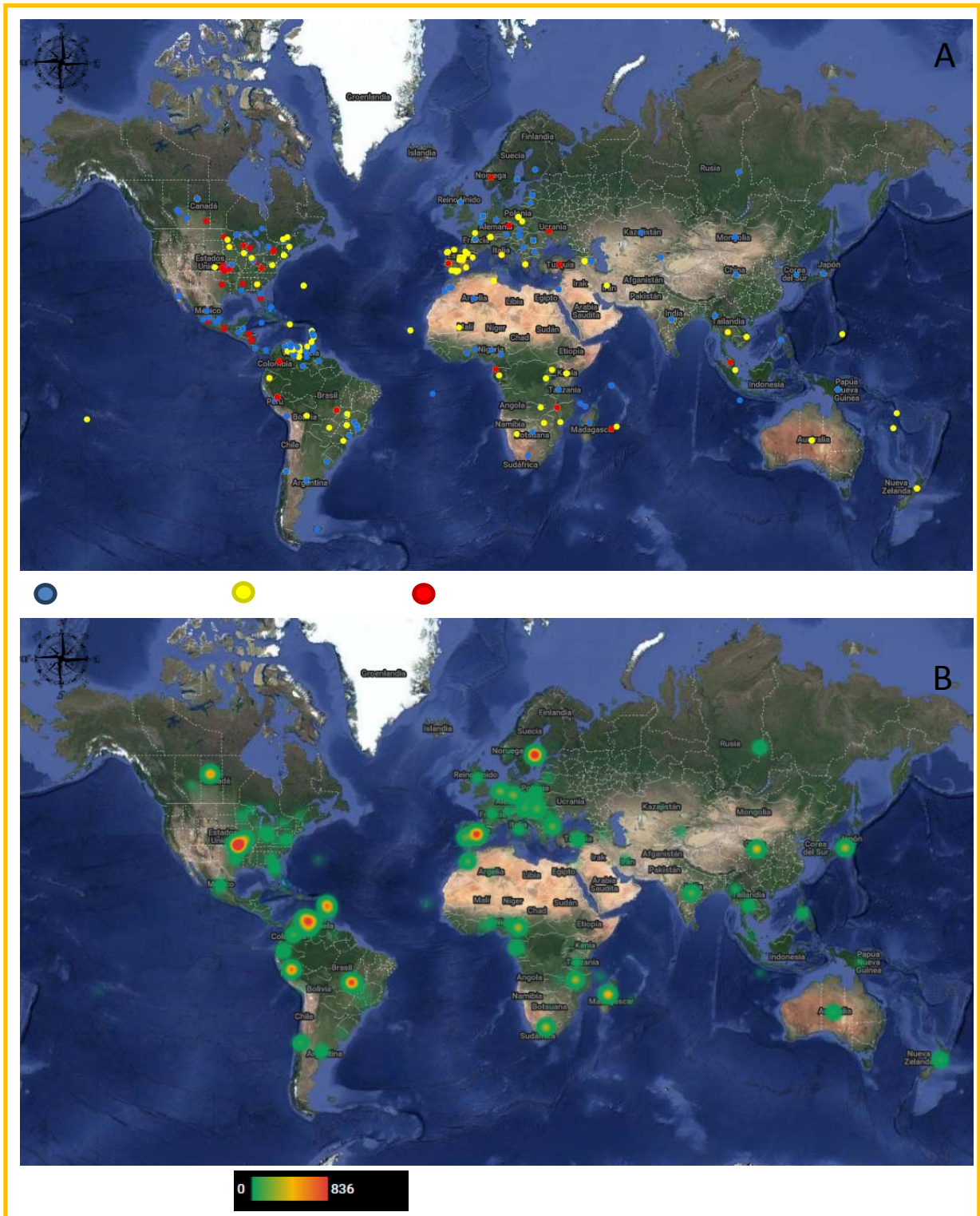


Figura 5. Mapas geográficos de distribución y cantidad de parásitos Haemosporidius por género según reportes de investigación en Malawi hasta la fecha de octubre del 2023.

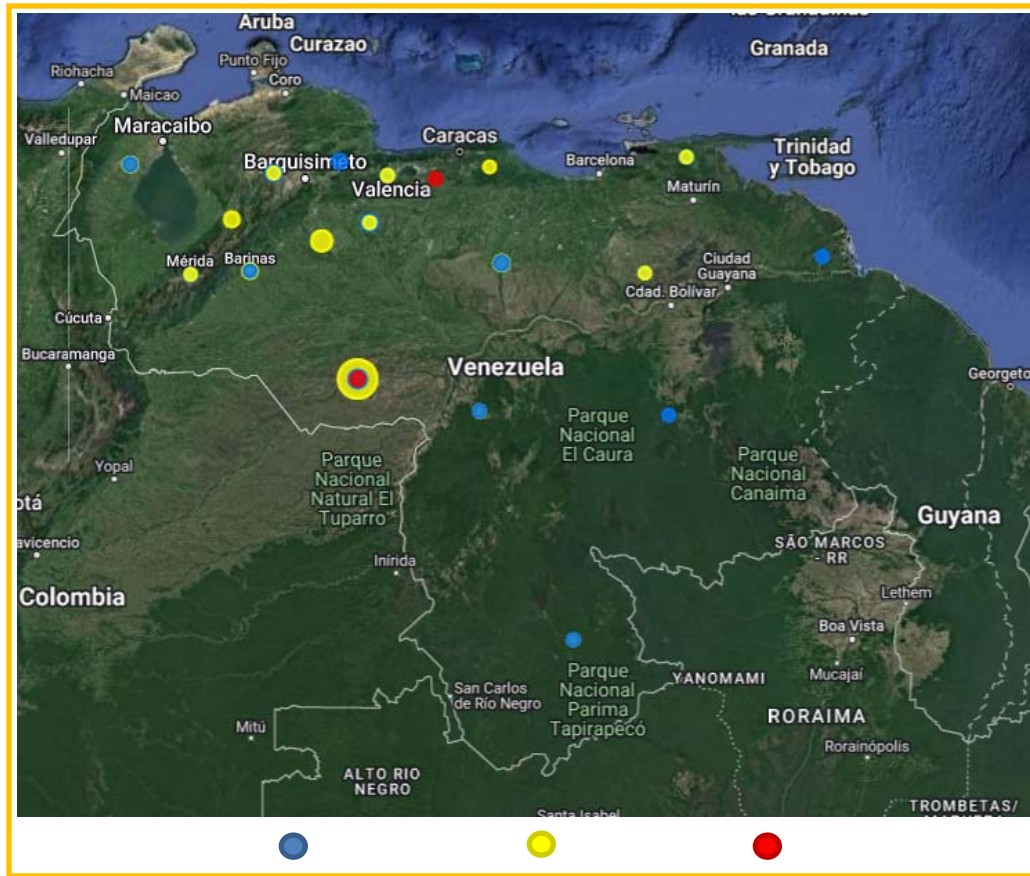


Figura 6. Mapa geográfico de Venezuela sobre la distribución y cantidad de parásitos Haemosporidios por género según reportes de investigación hasta la fecha de octubre del 2023.

Tabla 12. Linajes de Haemosporidios reportados a nivel mundial

Género de parásito	AS	MO y NA	NA	CA	SA	E	A	O	Total
<i>Haemoproteus</i>	321	114	236	101	458	279	335	181	1954
<i>Plasmodium</i>	258	42	111	53	641	203	178	71	1483
<i>Leucocytozoon</i>	248	66	280	34	254	264	206	13	1472
Total	827	222	627	188	1353	748	719	265	4915

AS: África subsahariana; MO y NA: Medio Oriente y norte de África; NA: Norte América; CA: Centro América; SA: Sur América; E: Europa; A: Asia; O: Oceanía.

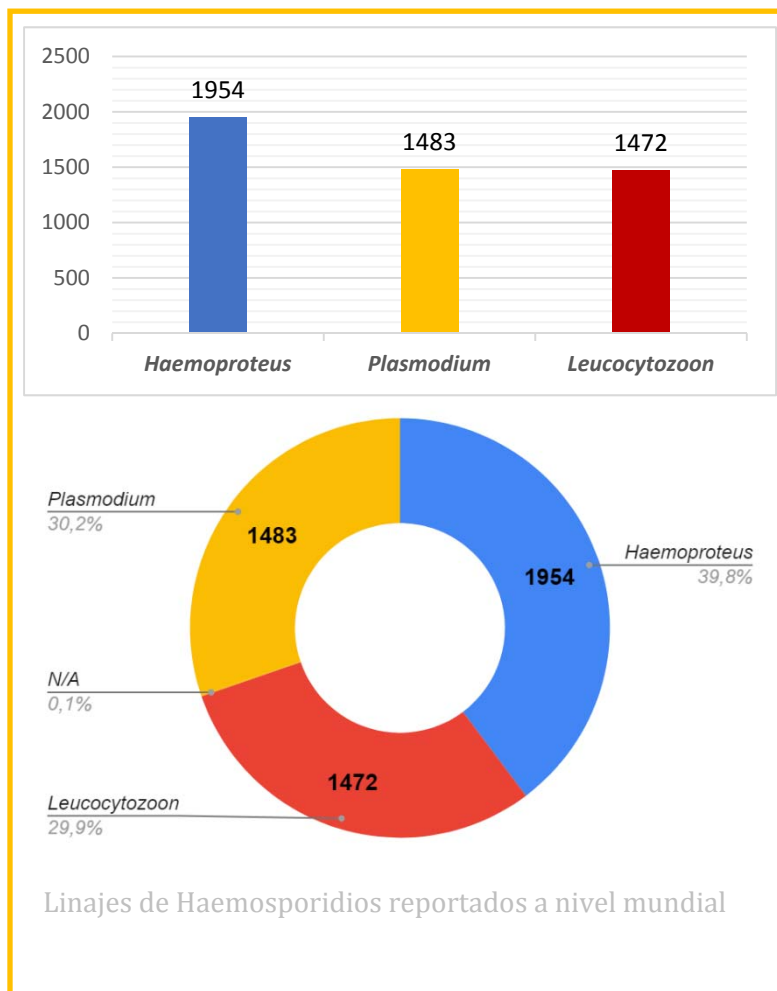


Figura 7. Linajes de Haemosporidios reportados a nivel mundial

Hospedadores y vectores de Haemosporidios.

Las aves se clasifican en base a varias características como; tamaño, color, tipo del ala, tipo de pico, entre otras. En Venezuela, por ejemplo, se cuenta con una guía de campo titulada: Birds of Venezuela, de Steve Hilty (2003), de acuerdo a la cual existen 20 órdenes, 82 familias, 589 géneros y 1384 especies de aves registradas en Venezuela. Como interacción basal, la infección de hospederos aviares tiene una larga historia co-evolutiva, y es ancestral a las infecciones que vemos en humanos por *P. falciparum* y *P.*

vivax (Praderes, 2016; Chang, 2017). Hasta la fecha en los envíos de la base de datos MalAvi se han reportado 4917 linajes del Citocromo b en 2253 especies de 27 órdenes, distribuidos en todos los continentes a nivel mundial (Tablas 13, 14 y 15).

Tabla 13. Órdenes de aves involucrados como hospedadores de Haemosporidios en África, Asia y Europa.

Órdenes de hospedadores	África				Asia				Europa			
	Géneros de parásito			Total	Géneros de parásito			Total	Géneros de parásito			Total
	H	L	P		H	L	P		H	L	P	
Anseriformes			1	1	3	11	3	17		3	2	5
Apodiformes												
Apterygiformes												
Bucerotiformes	2	2	1	5								
Caprimulgiformes							1	1				
Charadriiformes			1	1	10	2	4	16	3	7	4	14
Ciconiiformes	1	6		7	1	4	6	11	1	1	4	6
Coliiformes			1	1								
Columbiformes	21	3	1	25	11	4	1	16	4	16	5	25
Coraciiformes	27	7	5	39	5	5	2	12	4		7	11
Cuculiformes	9	3	2	14	2	1		3				
Falconiformes	1	7	2	10	28	29	15	72	13	57	14	84
Galbuliformes												
Galliformes	3	6	1	10	1	53	19	73	1	10	11	22
Gaviiformes										1	1	2
Gruiformes	11	5	8	24	3	3	11	17		2	6	8
Musophagiformes	2			2		2		2				
Passeriformes	269	273	727	1269	390	92	229	711	325	176	679	1180
Pelecaniformes	1		1	2	1			1				
Phoenicopteriformes		4		4							1	1
Piciformes	7	1	4	12						2		2
Psittaciformes		3	1	4								
Sphenisciformes					2		14	16			2	2
Strigiformes	3	9		12	25	12	13	50	5	14	7	26
Tinamiformes												
Trochiliformes												
Trogoniformes	1	1	1	3								
Total	358	330	757	1445	482	218	318	1018	356	289	743	1388

Nota: H: *Haemoproteus*, P: *Plasmodium*, L: *Leucocytozoon*.

Tabla 14. Órdenes de aves involucrados como hospedadores de Haemosporidios en Norte América, Centro América, Sur América y Oceanía.

<i>Ordenes de hospedadores</i>	Norte América y Centro América			Sur América			Oceanía					
	Géneros de parásito			Total	Géneros de parásito			Total	Géneros de parásito			
	<i>H</i>	<i>L</i>	<i>P</i>		<i>H</i>	<i>L</i>	<i>P</i>		<i>H</i>	<i>L</i>	<i>P</i>	
Anseriformes	16	43	18	77	5	1	18	24				
Apodiformes					1			1			1	
Apterygiformes										3	3	
Bucerotiformes												
Caprimulgiformes	1			1	1	2		3	1		1	
Charadriiformes	1	1	6	8	8		1	9		6	6	
Ciconiiformes	5		1	6	1		6	7		1	1	
Coliiformes												
Columbiformes	14			14	112	2	11	125		1	1	
Coraciiformes					2	3	1	6	2		2	
Cuculiformes					2			2	1		1	
Falconiformes	7	23	2	32	1		4	5				
Galbuliformes					8		12	20				
Galliformes	19	23	6	48	1		5	6				
Gaviiformes		1	1	2								
Gruiformes	4			4		1	3	4				
Musophagiformes												
Passeriformes	391	719	483	1593	425	209	816	1450	54	2	112	168
Pelecaniformes	7			7	3			3	5			5
Phoenicopteriformes							1	1				
Piciformes		7		7	6	6	10	22				
Psittaciformes					2		3	5			7	7
Sphenisciformes			3	3			6	6	2			2
Strigiformes	5	13	4	22	3		4	7				
Tinamiformes					2		1	3				
Trochiliformes	3	1		4	54	35	37	126				
Trogoniformes												
Total	473	831	524	1828	637	259	939	1835	65	2	131	198

Nota: H: *Haemoproteus*, P: *Plasmodium*, L: *Leucocytozoon*.

Tabla 15. Órdenes de aves involucrados como hospedadores de Haemosporidios en conjunto de las cantidades respectivas de familias, géneros y especies encontrados a nivel mundial.

Órdenes de hospedadores	Familias	Géneros	Especies
Anseriformes	1	16	31
Apodiformes	1	2	2
Apterygiformes	1	1	2
Bucerotiformes	1	2	3
Caprimulgiformes	2	3	5
Charadriiformes	5	18	28
Ciconiiformes	4	14	18
Coliiformes	1	1	1
Columbiformes	1	15	37
Coraciiformes	5	15	25
Cuculiformes	4	7	12
Falconiformes	2	17	48
Galbuliformes	2	6	10
Galliformes	5	21	28
Gaviiformes	1	1	2
Gruiformes	3	11	19
Musophagiformes	1	3	3
Passeriformes	62	494	1151
Pelecaniformes	3	4	7
Phoenicopteriformes	1	2	3
Piciformes	4	19	32
Psittaciformes	2	8	12
Sphenisciformes	2	5	7
Strigiformes	2	11	26
Tinamiformes	1	1	2
Trochiliformes	1	26	48
Trogoniformes	1	1	1

Por otro lado, los insectos del género *Culicoides* (Ceratopogonidae) son los principales vectores de *Haemoproteus*, los culícidos (Culicidae) de *Plasmodium* y los simúlidos (Simuliidae) de *Leucocytozoon* (Tabla 16). Además, los parásitos del género de *Plasmodium* tiene la mayor cantidad de Morfoespecies de vectores involucrados (51), seguido de *Haemoproteus* (31) y *Leucocytozoon* (20) (Figura 8).

Tabla 16. Vectores involucrados como transmisores de parásitos Haemosporidios.

Vector	Género de parásito	Territorios	Referencias bibliográficas
<i>Aedes albopictus</i>	<i>Plasmodium</i>	Brazil, Italy y Japan	Guimaraes <i>et al.</i> 2021; Martínez-de la Puente <i>et al.</i> 2015; Ejiri <i>et al.</i> 2008; Odagawa <i>et al.</i> 2022; Tanigawa <i>et al.</i> 2013
<i>Aedes canadensis</i>	<i>Plasmodium</i>	United States	Kimura <i>et al.</i> 2010
<i>Aedes esoensis</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Ejiri <i>et al.</i> 2011c
<i>Aedes quadrivittatus</i>	<i>Plasmodium</i>	Mexico	Abella-Medrano <i>et al.</i> 2018
<i>Aedes vexans</i>	<i>Haemoproteus</i> , <i>Plasmodium</i>	Turkey	Inci <i>et al.</i> 2012
<i>Anopheles mascarensis</i>	<i>Plasmodium</i>	Madagascar	Schmid <i>et al.</i> 2017a
<i>Armigeres subalbatus</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Kim y Tsuda 2012
<i>Coquillettidia aurites</i>	<i>Haemoproteus</i> , <i>Plasmodium</i>	Cameroon	Njabo <i>et al.</i> 2009; Njabo <i>et al.</i> 2011
<i>Coquillettidia metallica</i>	<i>Plasmodium</i>	Cameroon	Njabo <i>et al.</i> 2009
<i>Coquillettidia pseudoconopas</i>	<i>Plasmodium</i>	Cameroon	Njabo <i>et al.</i> 2009; Njabo <i>et al.</i> 2011
<i>Culex annulioris</i>	<i>Plasmodium</i> , <i>Haemoproteus</i>	Cameroon y Madagascar	Njabo <i>et al.</i> 2011; Schmid <i>et al.</i> 2017a
<i>Culex bitaeniorhynchus</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Kim y Tsuda 2012
<i>Culex boninensis</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Inumaru <i>et al.</i> unpubl a
<i>Culex coronator</i>	<i>Plasmodium</i>	Brazil	Guimaraes <i>et al.</i> 2021
<i>Culex quiarti</i>	<i>Plasmodium</i>	Cameroon	Njabo <i>et al.</i> 2011
<i>Culex hortensis</i>	<i>Plasmodium</i>	Italy	Martínez-de la Puente <i>et al.</i> 2015
<i>Culex inatomii</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Kim y Tsuda 2012; Kim y Tsuda 2015
<i>Culex maxi</i>	<i>Plasmodium</i>	Brazil	Guimaraes <i>et al.</i> 2021
<i>Culex modestus</i>	<i>Haemoproteus</i> , <i>Plasmodium</i>	Spain	Ferraguti <i>et al.</i> 2013a
<i>Culex neavei</i>	<i>Haemoproteus</i> , <i>Plasmodium</i>	Cameroon	Njabo <i>et al.</i> 2011
<i>Culex nigripalpus</i>	<i>Plasmodium</i>	Brazil	Guimaraes <i>et al.</i> 2021
<i>Culex nigropunctatus</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Ejiri <i>et al.</i> 2011b
<i>Culex perexiguus</i>	<i>Haemoproteus</i> , <i>Plasmodium</i>	Spain	Ferraguti <i>et al.</i> 2013a
<i>Culex perfidiosus</i>	<i>Haemoproteus</i> , <i>Plasmodium</i>	Cameroon	Njabo <i>et al.</i> 2011
<i>Culex pipiens</i>	<i>Leucocytozoon</i> , <i>Plasmodium</i> , y <i>Haemoproteus</i>	Austria, Czech Republic, France, Italy, Japan, Lithuania, Madagascar, Portugal, Spain, Switzerland, Turkey y United States	Schoener <i>et al.</i> 2017; Synek <i>et al.</i> 2013b; Zele <i>et al.</i> 2014; Iurescia <i>et al.</i> unpubl; Martínez-de la Puente <i>et al.</i> 2015; Ejiri <i>et al.</i> 2009; Ejiri <i>et al.</i> 2011a; Ejiri <i>et al.</i> 2011c; Inumaru <i>et al.</i> 2021a; Kim y Tsuda 2010; Kim y Tsuda 2012; Kim y Tsuda 2015; Kim <i>et al.</i> 2009b; Odagawa <i>et al.</i> 2022; Shirovani <i>et al.</i> 2009; Kazlauskienė <i>et al.</i> 2013; Schmid <i>et al.</i> 2017a; Ventim <i>et al.</i> 2012c; Ferraguti <i>et al.</i> 2013a; Glaizot <i>et al.</i> 2012; Lalubin <i>et al.</i> 2013; Inci <i>et al.</i> 2012; Kimura <i>et al.</i> 2010;
<i>Culex poicilipes</i>	<i>Plasmodium</i>	Cameroon	Njabo <i>et al.</i> 2011
<i>Culex quinquefasciatus</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Ejiri <i>et al.</i> 2008; Inumaru <i>et al.</i>

			unpubl a
<i>Culex restuans</i>	<i>Plasmodium</i>	Mexico United States	Carlson <i>et al</i> 2011; Abella-Medrano <i>et al</i> 2018; Kimura <i>et al</i> 2010
<i>Culex sasai</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Kim <i>et al</i> 2009a
<i>Culex sp.</i>	<i>Plasmodium</i>	Brazil	Ferreira <i>et al</i> 2016; Guimaraes <i>et al</i> 2021
<i>Culex theileri</i>	<i>Plasmodium y Haemoproteus</i>	Portugal, Spain y Turkey	Ventim <i>et al</i> 2012c; Ferraguti <i>et al</i> 2013a; Inci <i>et al</i> 2012
<i>Culex tritaeniorhynchus</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Inumaru <i>et al</i> 2021a; Kim y Tsuda 2012
<i>Culicoides arakawae</i>	<i>Haemoproteus</i>	Japan	Inumaru <i>et al</i> 2023
<i>Culicoides circumscriptus</i>	<i>Haemoproteus</i>	Bulgaria, Spain	Bobeva <i>et al</i> 2013; Ferraguti <i>et al</i> 2013b
<i>Culicoides festivipennis</i>	<i>Haemoproteus, Plasmodium</i>	Czech Republic y Lithuania	Synek <i>et al</i> 2013b; Chagas <i>et al</i> 2022
<i>Culicoides impunctatus</i>	<i>Haemoproteus</i>	Russia	Ziegyte <i>et al</i> 2017
<i>Culicoides kibunensis</i>	<i>Haemoproteus, Plasmodium</i>	Czech Republic, Germany, Japan y Lithuania	Synek <i>et al</i> 2013b; Santiago-Alarcon <i>et al</i> 2013; Inumaru <i>et al</i> 2023; Chagas <i>et al</i> 2022
<i>Culicoides nubeculosus</i>	<i>Haemoproteus</i>	Lithuania	Ziegyte <i>et al</i> 2016
<i>Culicoides obsoletus</i>	<i>Haemoproteus</i>	Lithuania	Chagas <i>et al</i> 2022
<i>Culicoides pallidicornis</i>	<i>Haemoproteus</i>	Lithuania	Chagas <i>et al</i> 2022
<i>Culicoides pictimargo</i>	<i>Haemoproteus</i>	Japan	Inumaru <i>et al</i> 2023
<i>Culicoides pictipennis</i>	<i>Haemoproteus</i>	Bulgaria, Germany y Lithuania	Bobeva <i>et al</i> 2013; Santiago-Alarcon <i>et al</i> 2013; Chagas <i>et al</i> 2022
<i>Culicoides punctatus</i>	<i>Haemoproteus</i>	Japan	Inumaru <i>et al</i> 2023
<i>Culicoides scoticus</i>	<i>Haemoproteus</i>	Germany	Santiago-Alarcon <i>et al</i> 2013
<i>Culicoides segnis</i>	<i>Haemoproteus</i>	Czech Republic, Lithuania	Synek <i>et al</i> 2013b; Chagas <i>et al</i> 2022
<i>Culicoides sigaensis</i>	<i>Haemoproteus, Plasmodium</i>	Japan	Inumaru <i>et al</i> 2023
<i>Culicoides sp.</i>	<i>Haemoproteus</i>	Czech Republic	Synek <i>et al</i> 2016
<i>Culiseta annulata</i>	<i>Plasmodium</i>	Turkey	Inci <i>et al</i> 2012
<i>Gigantodax misitu</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Colombia	Lotta <i>et al</i> 2016
<i>Greniera denaria</i>	<i>Leucocytozoon</i>	United States	Murdock <i>et al</i> 2015
<i>Lutzia fuscans</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Ejiri <i>et al</i> 2008
<i>Lutzia vorax</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Ejiri <i>et al</i> 2009; Kim <i>et al</i> 2009b
<i>Mansonia pseudotitillans</i>	<i>Plasmodium</i>	Brazil	Ferreira <i>et al</i> 2016
<i>Mansonia sp.</i>	<i>Haemoproteus, Plasmodium</i>	Brazil	Guimaraes <i>et al</i> 2021
<i>Mansonia sp. 1 BR-2012</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Ejiri <i>et al</i> 2008
<i>Mansonia titillans</i>	<i>Plasmodium</i>	Brazil	Ferreira <i>et al</i> 2016
<i>Mansonia uniformis</i>	<i>Plasmodium</i>	Cameroon	Njabo <i>et al</i> 2011
<i>Microlynychia galapagoensis</i>	<i>Haemoproteus</i>	Ecuador	Valkiunas <i>et al</i> 2010b
<i>Ochlerotatus caspius</i>	<i>Plasmodium</i>	Spain	Ferraguti <i>et al</i> 2013a
<i>Ochlerotatus scapularis</i>	<i>Haemoproteus, Plasmodium</i>	Brazil	Guimaraes <i>et al</i> 2021
<i>Ochlerotatus taeniorhynchus</i>	<i>Haemoproteus, Plasmodium</i>	Ecuador, Mexico	Bataille <i>et al</i> 2012; Carlson <i>et al</i> 2011
<i>Prosimulium hirtipes</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Japan	Sato <i>et al</i> 2009
<i>Psorophora discrucians</i>	<i>Haemoproteus</i>	Brazil	Ferreira <i>et al</i> 2016
<i>Simulium angustipes</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Germany	Chakarov <i>et al</i> 2020
<i>Simulium asakoae</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Thailand	Pramual <i>et al</i> 2020
<i>Simulium aureum</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Germany	Chakarov <i>et al</i> 2020

<i>Simulium bicoloratum</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Colombia	Lotta <i>et al</i> 2016
<i>Simulium chumpornense</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Thailand	Pramual <i>et al</i> 2020
<i>Simulium exulatum</i>	<i>Leucocytozoon</i>	United States	Murdock <i>et al</i> 2015
<i>Simulium japonicum</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Japan	Sato <i>et al</i> 2009
<i>Simulium lineatum</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Turkey	Inci <i>et al</i>
<i>Simulium lundstromi</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Germany	Chakarov <i>et al</i> 2020
<i>Simulium muiscorum</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Colombia	Lotta <i>et al</i> 2016
<i>Simulium petricolum</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Germany	Chakarov <i>et al</i> 2020
<i>Simulium rubzovianum</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Germany	Chakarov <i>et al</i> 2020
<i>Simulium securiforme</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Czech Republic	Synek <i>et al</i> 2013b
<i>Simulium silvestre</i>	<i>Leucocytozoon</i>	United States	Murdock <i>et al</i> 2015
<i>Simulium uchidai</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Japan	Sato <i>et al</i> 2009
<i>Simulium vernum</i>	<i>Leucocytozoon</i>	Czech Republic y Germany	Synek <i>et al</i> 2016; Chakarov <i>et al</i> 2020
<i>Tripteroides bambusa</i>	<i>Plasmodium</i>	Japan	Odagawa <i>et al</i> 2022
<i>Uranotaenia alboabdominalis</i>	<i>Haemoproteus</i> , <i>Plasmodium</i>	Madagascar	Schmid <i>et al</i> 2017a
<i>Uranotaenia neireti</i>	<i>Plasmodium</i>	Madagascar	Schmid <i>et al</i> 2017a
<i>Uranotaenia sp.</i>	<i>Haemoproteus</i> , <i>Plasmodium</i>	Madagascar	Schmid <i>et al</i> 2017a
<i>Wyeomyia adelpha</i>	<i>Plasmodium</i>	Mexico	Abella-Medrano <i>et al</i> 2018

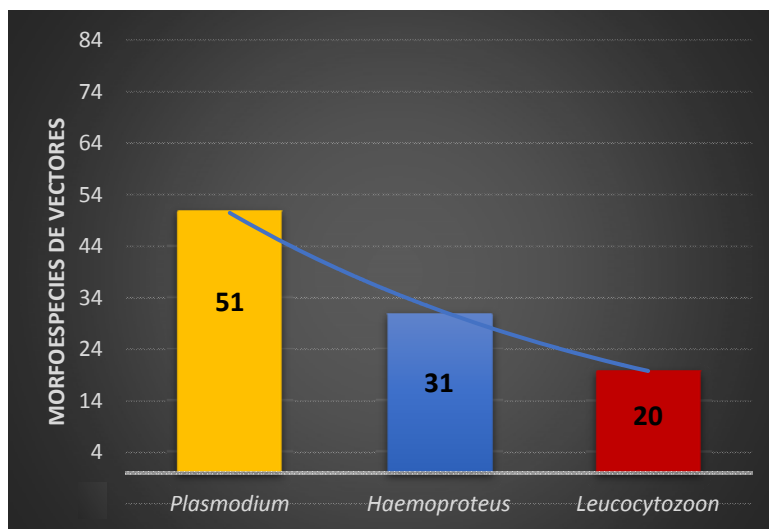


Figura 8. Morfoespecies de vectores involucrados en la transmisión de parásitos de los géneros de *Haemoproteus*, *Plasmodium* y *Leucocytozoon*

Filogenética de Haemosporidios

Una vez obtenidas las alineaciones de secuencias de cyt-b de *Plasmodium*, *Haemoproteus*, y *Leucocytozoon* de la base de datos MalAvi se procesaron en BEAST v1.10.4 para la posterior elaboración del árbol filogenético, para su consecuente visualización e interpretación de datos en FigTree v1.4.4. En las figuras 9, 10 y 11 podemos apreciar una muestra de los árboles procesados en FigTree para cada género, presentando en cada nodo su respectivo valor de dispersión posterior expresado en porcentaje (los múltiples archivos de datos correspondientes a cada análisis se pueden consultar en https://mega.nz/folder/mAMmUISL#y9XEiSihwbC_VB4NHXm_iQ).

La Conjunción de los datos filogenético y de distribución mundial de los parásitos permitió la estimación de patrones espaciales de diversificación geográfica representados en un árbol filogenético para cada género (figura 12). De acuerdo a los resultados, las predicciones fueron positivas a la diversidad filogenética para los tres parásitos, es decir, la diversidad de hemosporidios y la composición de la comunidad variaron ampliamente entre regiones a escala global

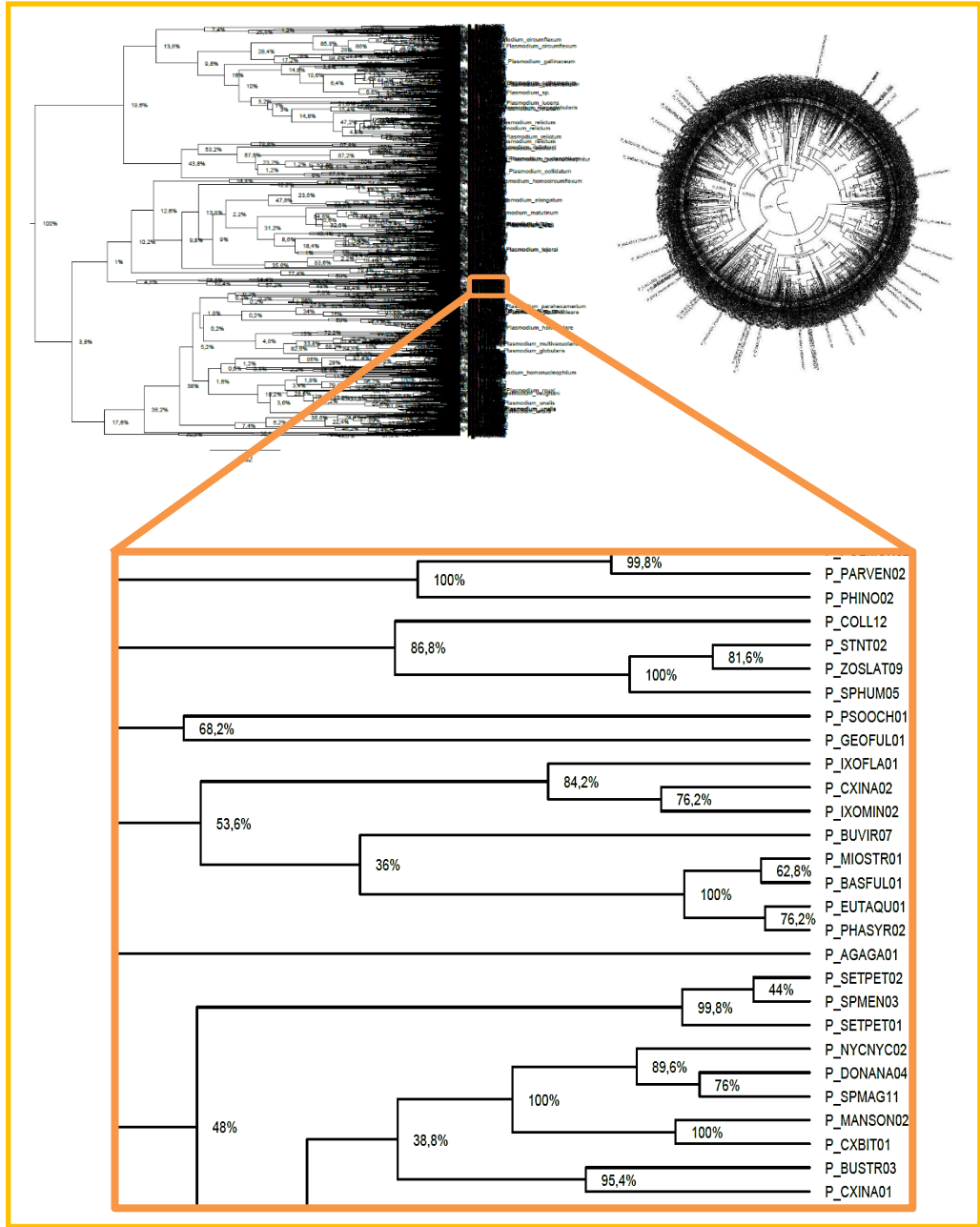


Figura 9. Visualización del árbol filogenético de *Plasmodium* con datos a nivel global según los reportes del MalAvi.

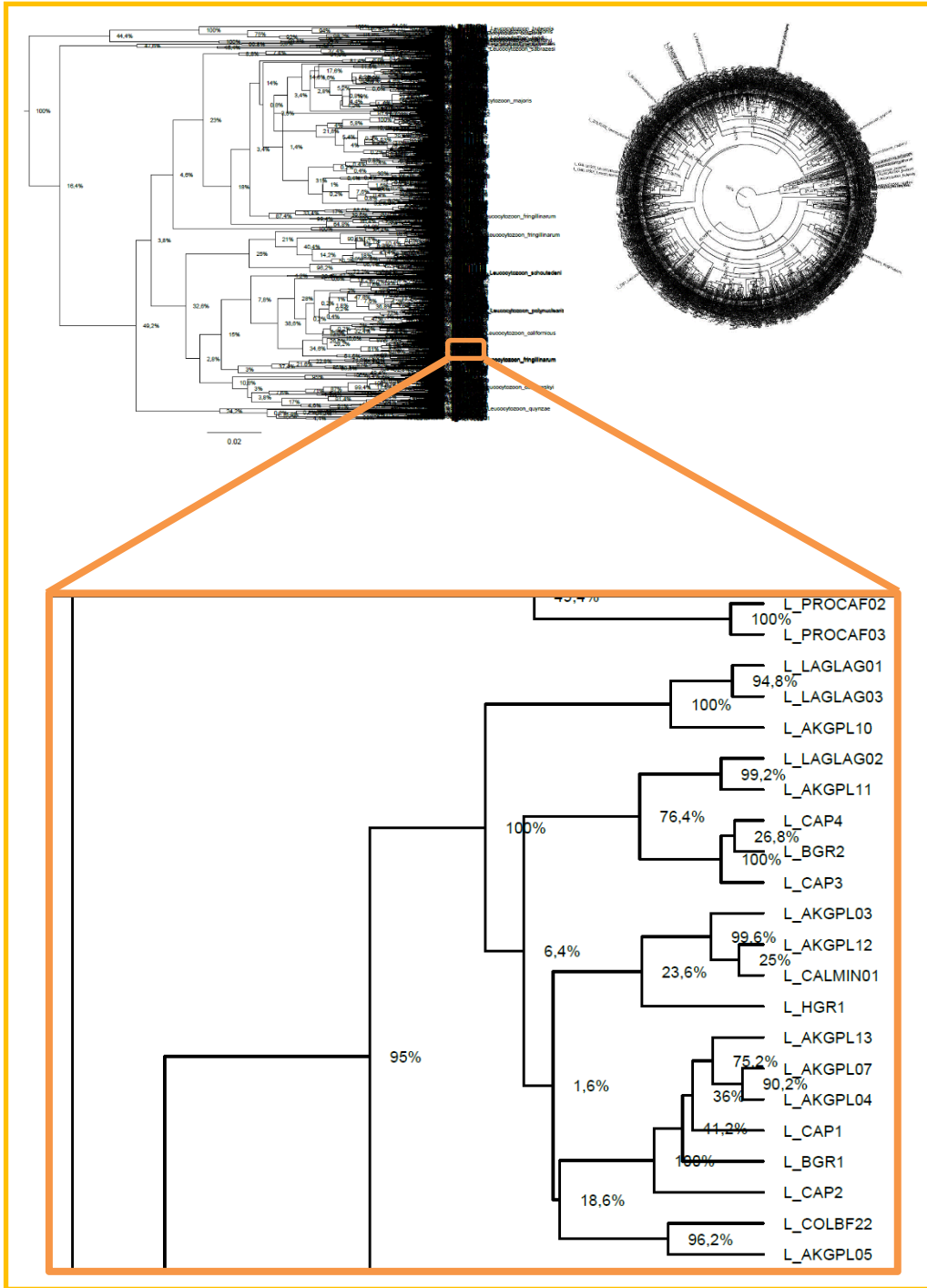


Figura 10. Visualización del árbol filogenético de *Leucocytozoon* con datos a nivel global según los reportes del MalAvi.

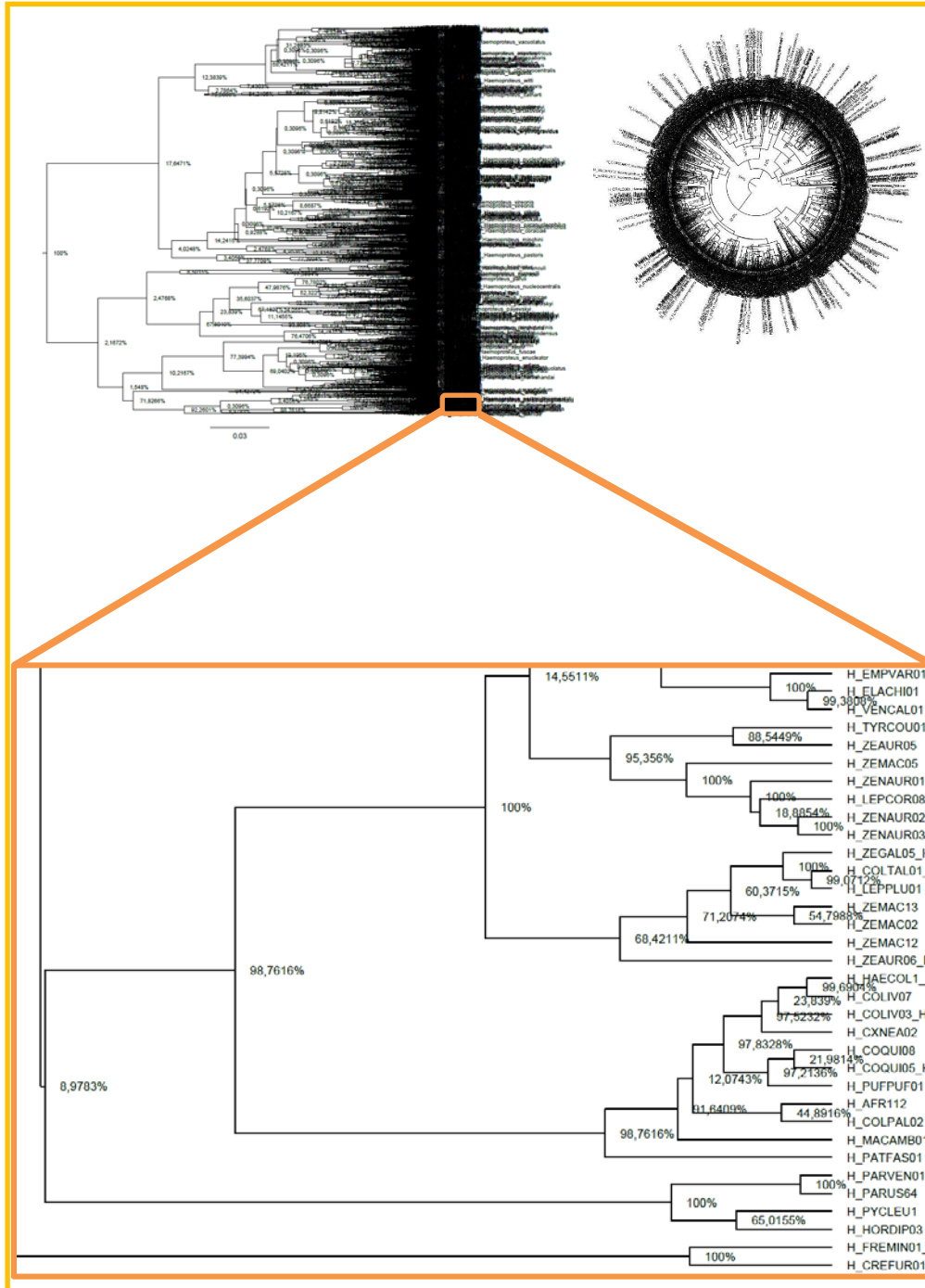


Figura 11. Visualización del árbol filogenético de *Haemoproteus* con datos a nivel global según los reportes del MalAvi.

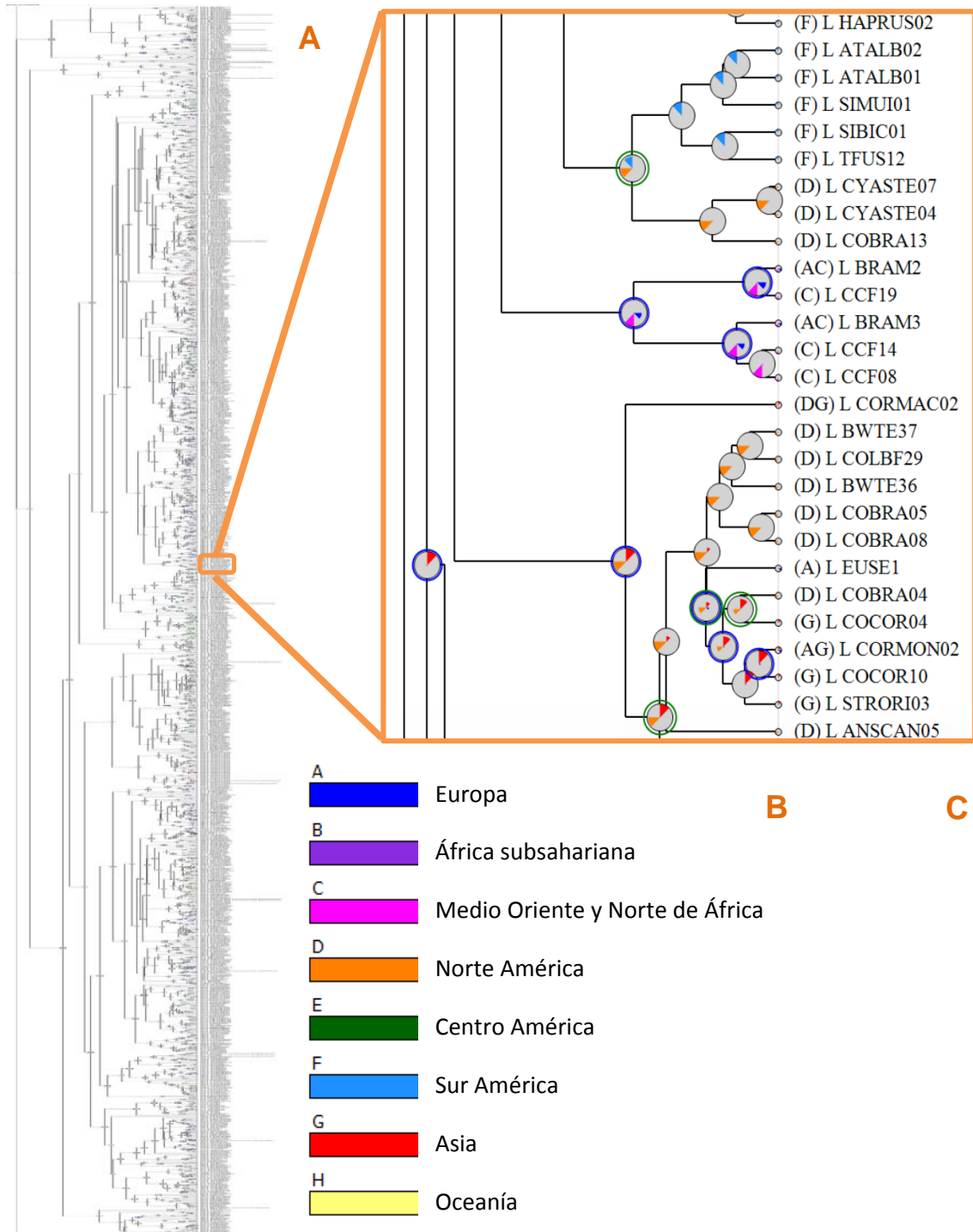


Figura 12. Visualización de árboles filogenéticos de distribuciones geográficas ancestrales por género.

Nota: C: *Leucocytozoon*; A: *Plasmodium*; B: *Haemoproteus*.

Como se ha demostrado a lo largo de los resultados, los factores asociados a la distribución y diversidad de los hemosporidios aviares pueden estar asociados primero a la diversidad de hospedadores, donde se evidencia que el ensamble de las comunidades de Haemosporidios es influenciado de manera distinta dependiendo del género y la latitud, esto a su vez asociado a las condiciones favorables en los hábitats de los hospedadores; seguido a los factores bioclimáticos como la temperatura, precipitación y hábitat, los cuales crean las condiciones idóneas para el desarrollo parasitario y/o la competencia vectorial, encontrándose que dependiendo de la latitud pueden funcionar como filtros ambientales, observándose fácilmente en los mapas anteriormente expuestos; y por último, otros factores como la migración de las aves y las barreras geográficas facilitan o restringen respectivamente la dispersión de linajes. Por ejemplo: La cordillera de los Andes que, dependiendo de su elevación, facilitara la dispersión de linajes en distintas latitudes (Cuevas *et al.*, 2020). Todo lo planteado se puede resumir en una serie de gráficas hipotéticas a continuación (Figura 12):

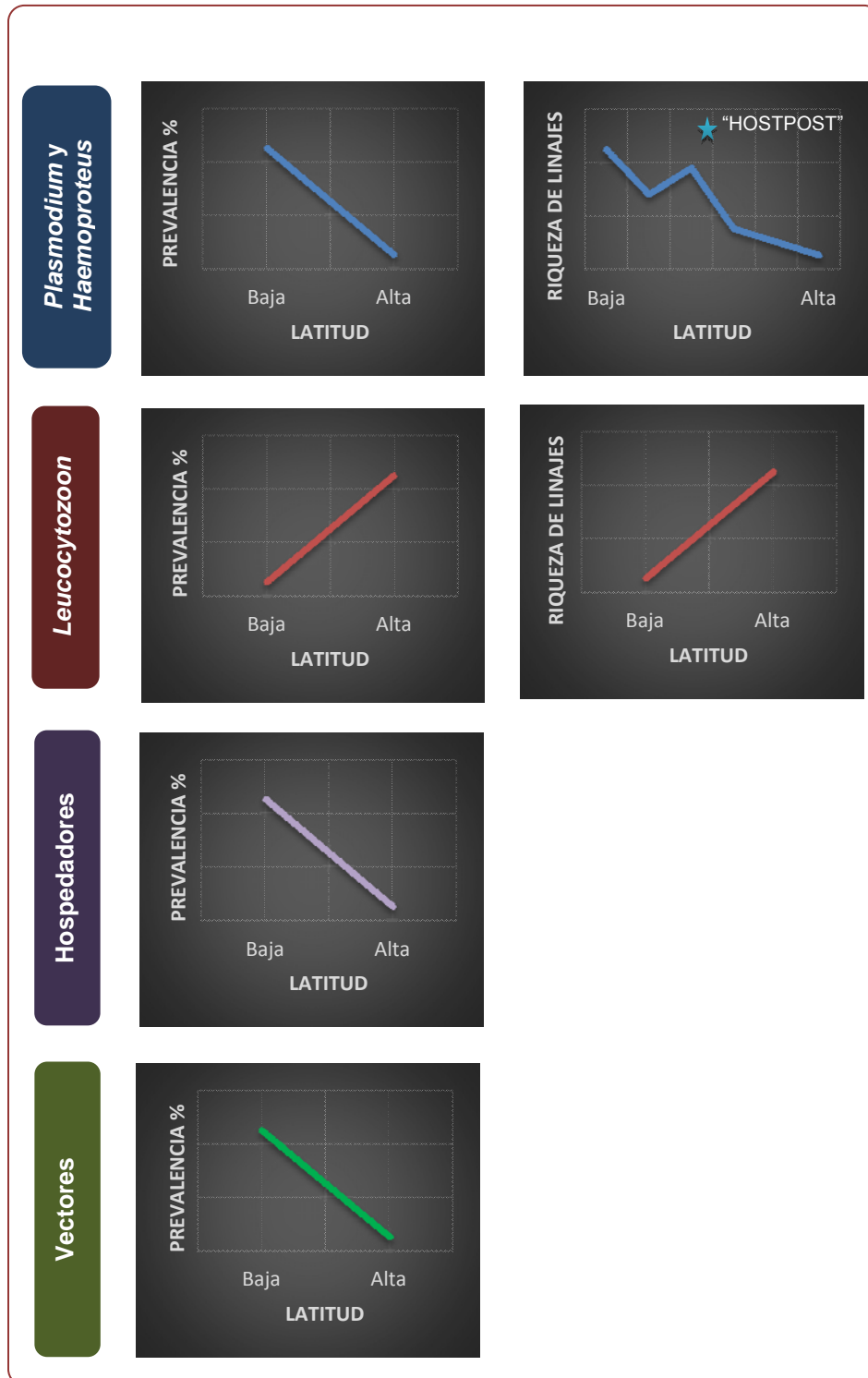


Figura 13. Gráficos hipotéticos de los gradientes latitudinales de diversidad (riqueza de linajes) y prevalencia de los hemosporidios aviares, hospedadores y vectores.

DISCUSIÓN

Los parásitos causantes de la malaria aviar son un grupo sumamente diverso, sin embargo, su distribución geográfica y el éxito en su dinámica de transmisión depende de las condiciones del ecosistema, la distribución de las especies huésped y las del vector artrópodo, y de la capacidad invasora del parásito (Marzal, 2012; Moens y Pérez-Tris, 2016).

Debido al perjuicio que los parásitos ejercen en sus hospedadores, estos cobran un especial interés en la biología de la conservación, dado que las infecciones por parásitos sanguíneos se presentan como una de las posibles causas de la pérdida de biodiversidad, exhibiendo una profunda importancia en la extinción de las especies endémicas. Así, el estudio del parasitismo se presenta también como una herramienta fundamental para comprender el efecto de éstos en el mantenimiento de sus poblaciones hospedadoras (Warner, 1968; Praderes, 2016).

Existen dos aspectos fundamentales a considerar sobre el efecto de los Haemosporidios en sus hospedadores, los cuales tienen una gran influencia en la biodiversidad, abundancia y patrones de distribución espacial en diversos escenarios ecológicos y climáticos. En primer lugar, los parásitos afectan directa e indirectamente en sus hospedadores, a causa de los procesos que ejercen para sobrevivir y reproducirse; y por los mecanismos de defensa del vertebrado asociados a la respuesta inmunológica. De este modo, los parásitos ejercen sobre sus hospedadores una enorme presión selectiva por medios como puede ser el de afectar sus capacidades de supervivencia y reproducción, lo cual hace que tengan una gran relevancia en la modulación del tamaño poblacional de los hospedadores. En segundo lugar, está el efecto deletéreo que ejercen los parásitos sanguíneos sobre las aves (Romero-Palmera *et al.*, 2019).

Los factores bióticos (asociados a los hospedadores) y abióticos (p.ej., condiciones climáticas, barreras geográficas), así como las intervenciones humanas en el ambiente, son útiles para comprender los patrones de diversidad de los parásitos hemosporidios, sus vectores y la susceptibilidad de hospedadores. Por lo tanto, algunos de estos factores que pueden explicar las diferencias de biodiversidad de los parásitos Haemosporidios encontrados entre las familias y especies huéspedes se mencionan a continuación.

El primer factor que causa una gran diferencia en los datos obtenidos es la temperatura y humedad, dado que los insectos son animales ectotérmicos, por lo que los cambios de la temperatura ambiental tienen gran efecto sobre el parásito. Las temperaturas altas, hasta cierto límite superior, permiten una finalización más rápida del ciclo de vida del parásito dentro del vector, de esta manera, los ambientes más cálidos estimulan las tasas de crecimiento, la capacidad reproductiva y los estados infecciosos de los parásitos; por otro lado, el clima húmedo permite que los vectores estén activos durante todo el año y que las aves sean residentes permanentes (Hernández-Lara *et al.*, 2017; Torres, 2019; Cuevas *et al.*, 2020).

La estacionalidad, es la segunda variable a mencionar en la prevalencia y parasitemia de Haemosporidios porque los vectores son muy sensibles a las condiciones climáticas locales. Muchos estudios han informado una mayor prevalencia de parásitos Haemosporidios durante los meses cálidos y lluviosos del año porque la precipitación y la temperatura permiten una mayor abundancia y actividad de los mosquitos hematófagos (Hernández-Lara *et al.*, 2017). Otra variable importante es la elevación o latitud, considerando que la malaria aviar tiene niveles altos de transmisión en tierras bajas, intermitente a elevaciones medias y baja o inexistente en

elevaciones altas; la abundancia y/o diversidad del vector suele disminuir hacia latitudes más altas y también existen efectos negativos por la baja temperatura en el desarrollo del parásito (Marzal *et al.*, 2011; Montalvo, 2021).

La deforestación es otro de los factores más contundentes que intervienen en las enfermedades infecciosas emergentes y reemergentes alterando todos los elementos de los ecosistemas locales. Estas alteraciones interrumpen las interacciones entre el hospedador y el parásito aumentando el riesgo de brotes epizooticos en vertebrados salvajes; además, afectan el nivel de estrés de los animales a través del hacinamiento y desplazamiento de sus territorios, lo cual afecta la respuesta inmune del huésped. Por otra parte, las pérdidas de hábitat, en las etapas iniciales, tienden a aumentar las densidades de los organismos que dependen de los fragmentos de bosques restantes, por lo que la tasa de transmisión de patógenos dentro del fragmento aumenta junto con el impacto del patógeno sobre la población huésped. De esta manera, especies endémicas con rangos geográficos reducidos son más vulnerables a infecciones (Yasuoka y Levins, 2007; Bonneaud *et al.* 2009; Inga, 2017; Montalvo, 2021).

La gran diferencia de distribución de los parásitos Haemosporidios mostrados en los resultados también guarda relación con el hospedador (Migración, tipo de nido y sociabilidad). Diversos estudios señalan que las aves que participan en bandadas mixtas son mayormente infectadas con *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*, y que las aves residentes podrían estar más infectadas que las aves migratorias (Montalvo, 2021). Por otro lado, el tiempo de incubación de los huevos está inversamente relacionado con la prevalencia de hemoparásitos, mostrando que el mayor tiempo de incubación permite un mejor desarrollo de un sistema inmune (Moller y Nielsen, 2007). Fecchio *et al.* (2011), demostró en su estudio que existen mayores niveles de

parasitismo por *Haemoproteus* en aves neotropicales que viven en grupos y se reproducen cooperativamente, y mayores niveles de parasitismo por *Plasmodium* en especies que anidan en cavidades o copas cerradas. Así, los parámetros reproductivos y de comportamiento de los huéspedes pueden ser responsables de su exposición diferencial a los vectores.

Por último, existe una asociación entre la prevalencia de hemoparásitos y la búsqueda de alimento o la altura del nido porque los vectores son más abundantes hacia el dosel (Montalvo, 2021). De esta manera, la exposición diferencial a vectores haemosporidios es otro campo de estudio que apoya la comprensión de los mecanismos que producen esta variación espacial.

Estos factores han sido muy relevantes para entender procesos asociados a la relación parasito-hospedador en distintas zonas biogeográficas. De esta manera la rápida propagación que presentan estos parásitos se explica considerando el elevado número de mosquitos presentes en zonas donde estos insectos se reproducen, la reducida cantidad de aves disponibles para su alimentación y los impactos humanos en el medio ambiente, ya sea a través del cambio climático o impactos directos en el hábitat, de los cuales desempeñan un papel en la aparición de enfermedades infecciosas que dan lugar a epidemias (Bonneaud *et al.* 2009; Montalvo, 2021).

Todos estos factores bióticos y abióticos hacen que los patrones de transmisión puedan variar como un mosaico geográfico. De este modo, los parásitos haemosporidios tienen un rol fundamental en la estructuración de las comunidades de hospederos, pudiendo afectar la abundancia de diferentes especies, así como regular su evolución (Torres, 2019).

En contraste a los resultados de esta investigación, en febrero del 2018, Romero-Palmera *et al.* (2019) señalaron que la distribución de los parásitos haemosporidios en aves a nivel global se encontraba en un 52,74%, siendo acorde con otras investigaciones en las que se evidencian un aumento en el número de reportes sobre estos parásitos, aunado a la amplitud de la diversidad y distribución en más de la mitad de los países a nivel mundial; por lo que se estima un aumento gradual y continuo de dichas cifras tanto como de sus reportes asociados. Además, se sigue reflejando una variación constante en la estructura biogeográfica entre los géneros de parásitos y como el número de las morfoespecies del género *Haemoproteus* siguen predominando con respecto a *Plasmodium* y *Leucocytozoon*, siendo este último el que posee la menor cantidad de tipificaciones a nivel molecular actualmente.

El análisis global de las comunidades de hemsporidios aviares dio a conocer puntos críticos de diversidad y así como sus constantes reportes en todas las regiones geográficas del mundo, a excepción de la Antártica, donde los vectores necesarios para su transmisión están ausentes por las condiciones climáticas. Además, la distribución geográfica en cuanto a las relaciones filogenéticas de Haemosporidios, la especificidad de linajes es alta para Norteamérica y más generalista para los otros continentes (Outlaw y Ricklefs, 2009; Torres, 2019).

Los estudios de hemsporidios aviares han ido aumentando hasta la actualidad, sin embargo, desde el 2013 la tendencia ha disminuido, lo que podría dificultar poder hacer mejores estudios en el futuro, considerando que conocer la biogeografía del parásito nos puede ayudar, además, a reflejar diferencias fundamentales en las tendencias de cambio de huésped, similitudes en la composición filogenética del huésped o el momento de las radiaciones evolutivas del huésped aviar (Clark, 2018).

Cuando se sondea los linajes únicos de los géneros de Haemosporidios reportados es evidente que el *Haemoproteus* es el que posee la mayor diversidad, al contrario de los demás géneros. Entre las posibles causas, la más destacada es que podría reflejar la capacidad de cambio de hospedador del parásito, donde una mayor tendencia al cambio de huésped podría reducir la diversidad si menos parásitos ocupan nichos de espacio relativamente más amplios en una región. De esta forma, se podría evidenciar una hipótesis importante resaltada por varios estudios, donde la especificidad del huésped del parásito influye en la biodiversidad de la comunidad. Así, las diferencias que influyen en la biodiversidad pueden estar relacionadas con el comportamiento heteroxénico de los parásitos y las características intrínsecas de cada especie de ave (Gabaldon, 1998; Clark, 2018).

Por otro lado, los Passeriformes en todas las regiones a nivel global suponen el orden con la mayor cantidad de infecciones de Haemosporidios muestreadas, además de tener la mayor cantidad de familias, géneros y especies encontradas con estos parásitos; por ello en diversos estudios utilizan las aves Passeriformes como modelo ideal para determinar la influencia de los factores ambientales, la transmisión y prevención, así como las interacciones entre huéspedes y parásitos (Marzal, 2012; Mena, 2018).

Otros posibles impulsores de la diversidad filogenética de haemosporidios incluyen la diversidad y especificidad de vectores. Este último fue claro entre los diferentes géneros de Haemosporidios, donde los insectos del género Culicoides (Ceratopogonidae) son los principales vectores de *Haemoproteus*, los culícidos (Culicidae) de *Plasmodium* y los simúlidos (Simuliidae) de *Leucocytozoon*, siendo los parásitos del género de *Plasmodium* los que tienen la mayor cantidad de Morfoespecies de vectores

involucrados. Las posibles influencias de la biología de los hospedadores y los vectores en la diversidad regional de Haemosporidios representan importantes modelos para la investigación de los hemosporidios, sin olvidar también que se requiere un conjunto más amplio de marcadores moleculares para aumentar la resolución filogenética de estos parásitos (Gabaldón, 1998; Clark, 2018).

La observación filogenética de los Haemosporidios permitió exhibir resultados consistentes con la hipótesis del conservadurismo de nicho tropical, donde las regiones que demostraron una mayor diversidad fueron congruentes a una mayor singularidad filogenética. De esta manera, fue posible evidenciar que las regiones tropicales favorecen una alta diversificación neta y una dispersión limitada de linajes evolutivos a áreas no tropicales, suceso que ha sido postulado y comprobado por varios estudios, concluyendo que las comunidades diversas comparten menos de sus historias evolutivas que con las regiones circundantes. Por lo tanto, investigar los mecanismos históricos que han dado forma al ensamblaje de la comunidad anfitriona podría ser más importante que otros posibles factores (Holt *et al.*, 2013; Murray *et al.*, 2015; Clark, 2018).

Este estudio reflejó que la variación global en la diversidad filogenética y geográfica de las comunidades de hemosporidios aviares en general no siguen un gradiente latitudinal; Sin embargo, se ha demostrado tendencias de diversidad (riqueza de linajes) y prevalencias positivas para los géneros de *Haemoproteus* y *Plasmodium* que se asocia a regiones que son “hotspots” de biodiversidad para sus hospedadores aviares, guardando de esta manera preferencias por regiones tropicales y algunas regiones de climas templados. Por el contrario, en el caso del género *Leucocytozoon*, tanto la prevalencia como la diversidad disminuyen hacia las regiones tropicales, asociándose positivamente a zonas montañosas en latitudes y

elevaciones altas, mostrando un gradiente latitudinal de diversidad inverso, contrario al clásico GLD y confirmando las hipótesis de diversos estudios.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Para que la transmisión de los hemosporidios sea efectiva se necesitan de factores asociados al hospedador, al parásito y al vector en un medio ambiente permisivo, y su estudio representa una herramienta fundamental para comprender el efecto de éstos en el mantenimiento de sus poblaciones hospedadoras. En este sentido, los parásitos cobran un especial interés en la biología de la conservación, y como su propagación e infección son una de las posibles causas de la pérdida de biodiversidad, se sitúan como una de las causas más importante de la pérdida de endemismos. Como consecuencia, se ha convertido en una seria preocupación para la salud aviar y para la conservación de los ecosistemas.

Aunque los gradientes latitudinales y los climas tropicales todavía no explican los patrones de biodiversidad global de los hemosporidios aviares, se ha descubierto amplias diferencias biogeográficas entre los géneros de parásitos e identificado puntos críticos de diversidad de los parásitos, así como la de sus hospedadores y vectores. Sin embargo, para poder desenmarañar estos patrones y así identificar los diferentes mecanismos causales requiere todavía más estudios, así como aumentar el adecuado muestreo de hemosporidios aviares a lo largo del tiempo.

Así mismo, resulta importante ampliar en el futuro los estudios relacionados al comportamiento y distribución de los vectores y hospedadores asociadas a los parásitos haemosporidios, presentándose especialmente que el comportamiento y la especificidad de los vectores y las aves hospedadoras tiene un importante impacto que podría ayudar a explicar la distribución de estos parásitos.

Los procesos y mecanismos que subyacen la variación espacial de los GLD, seguirán siendo un fenómeno importante para investigar, ya que 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. De esta manera, la documentación de patrones globales de biodiversidad, examinar la interacción entre la historia evolutiva compartida y la diversidad filogenética, y la comprensión de los mecanismos que producen estas variaciones puede proporcionar información importante sobre los impulsores de la biodiversidad de parásitos a escalas globales y agregar pasos críticos en el diseño de estrategias globales de conservación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo, M. & Camacaro, M. (2015). *Prevalencia y caracterización morfológica de parásitos maláricos y otros Haemosporidios en aves silvestres sector Puerta Negra Lago de Valencia estado Aragua 2013-2014*. Trabajo especial de grado, Universidad de Carabobo Sede Aragua. La Morita, Venezuela.
- Aguilera, M., & Silva, J. F. (1997). Especies y biodiversidad. *Interciencia*, 22(6), 299-306.
- Ali, S. S., Yu, Y., Pfosser, M., & Wetschnig, W. (2012). Inferences of biogeographical histories within subfamily Hyacinthoideae using S-DIVA and Bayesian binary MCMC analysis implemented in RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). *Annals of Botany*, 109(1), 95-107. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr274>
- Basto, N., Rodríguez, O. A., Marinkelle, C. J., Gutiérrez, R., y Matta, N. E. (2006). Hematozoarios en aves del Parque Nacional Natural La Macarena (Colombia). *Caldasia*, 28(2), 371-378.
- Becerril, F. M. A. (2014). *Parasitología médica*. (4ª edición). McGraw-Hill Interamericana. Ciudad de México, México. <https://booksmedicos.org/parasitologia-medica-becerril-4a-edicion-pdf/#more-121755>.
- Belo, N. O., Rodriguez-Ferraro, A., Braga, E. M., y Ricklefs, R. E. (2012). Diversity of avian haemosporidians in arid zones of northern Venezuela. *Parasitology*, 139(8), 1021-1028.
- Benítez, A. S., y Rodríguez, A. Á. R. (2005). Metadatos para la preservación de colecciones digitales. *Cuadernos de documentación multimedia*, 16, 21.
- Bensch, S., Perez-Tris, J., Waldenström, J., & Hellgren, O. (2004). Linkage between nuclear and mitochondrial DNA sequences in avian malaria parasites: Multiple cases of cryptic speciation?. *Evolution*, 58, 1617–1621.
- Bonneaud, C., Sepil, I., Milá, B., Buermann, W., Pollinger, J., Sehgal, R. N. *et al.* (2009). The prevalence of avian Plasmodium is higher in

- undisturbed tropical forests of Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 25(4), 439-447.
- Bordes, F., Guégan, J. F., & Morand, S. (2011). Microparasite species richness in rodents is higher at lower latitudes and is associated with reduced litter size. *Oikos*, 120, 1889–1896.
- Borunda, M. A. S. (2019). El parasitismo entre hemosporidios y aves. En J. H. M. Guerrero & M. E. P. Solís (comps.), *Ecología y salud de la fauna silvestre* (p. 117). <https://www.researchgate.net/publication/336010232>
- Brown, J. H. (2014). Why are there so many species in the tropics?. *Journal of biogeography*, 41(1), 8-22.
- Chang van Oordt, D. A. (2017). *Factores que la prevalencia de parásitos hemosporidios en una población silvestre del gorrión de collar rufo, Zonotrichia capensis*. Tesis de pregrado, Universidad Peruana Cayetano Heredia. Lima, Perú.
- Clark, N. J. (2018). Phylogenetic uniqueness, not latitude, explains the diversity of avian blood parasite communities worldwide. *Global Ecology and Biogeography*, 27(6), 744-755.
- Colección de Parásitos Maláricos y otros Haemosporidios en aves "Dr. Arnoldo Gabaldon". (2014). *Boletín de Malariología y Salud Ambiental*, 54(2), 261-262. http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1690-46482014000200016&lng=es&tying=es.
- Cruz, B. C. A. y Posada, F. F. (2003). Evaluación de la biodiversidad de la zona cafetera colombiana representada en la colección de artrópodos de Cenicafé. *Revista Colombiana de Entomología*, 29(1), 107-112.
- Cuevas, E., Doussang, D. D., Cevitanes, A., & Quirici, V. (2020). Hemosporidios aviares y gradientes latitudinales: oportunidades y desafíos en el Cono Sur de América. *Ecosistemas*, 29(2), 1974.
- Delgadillo, I., y Góngora, F. (2009). Colecciones Biológicas: Estrategias didácticas en la enseñanza-aprendizaje de la Biología. *Bio-grafía*, 2(3), 131-140.
- Doussang, O. D. I. (2019). *Distribución, prevalencia y filogeografía de Haemoproteus y Plasmodium en aves del orden Passeriformes en el cono sur de Sudamérica*. Tesis Doctoral, Universidad de Concepción. Chillán. Chile.

- Drummond, A. J., & Rambaut, A. (2007). BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7, 214.
- 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(2), 423-435.
- Fecchio, A., Lima, M. R., Silveira, P., Braga, É. M., y Marini, M. Â. (2011). High prevalence of blood parasites in social birds from a neotropical savanna in Brazil. *Emu*, 111(2), 132-138.
- Friend, M., Franson, J. C., & Ciganovich, E. A. (Eds.). (1999). *Field manual of wildlife diseases: general field procedures and diseases of birds*. US Geological Survey.
- Friend, M., Franson, J. C., y Ciganovich, E. A. (Eds.). (1999). *Field manual of wildlife diseases: general field procedures and diseases of birds*. US Geological Survey.
- Gabaldón, A. (1998). *Malaria Aviaria en un país de la región neotropical Venezuela*. Fondo Editorial Interfundaciones. Caracas, Venezuela.
- Garita, C., y Mata, E. (2007). Desarrollo de Capacidades en Informática para la Biodiversidad en América Latina. <https://www.researchgate.net/publication/259334366>.
- Giménez de Mendoza, L. (2003). Presentación Fundación Polar. En. M. Aguilera, E. J. González & A. Azócar (Eds.), *Biodiversidad en Venezuela*. (pp. 958-981). Fundación Polar, Fonacit. Caracas, Venezuela.
- Graham, C. H., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C., & Peterson, A. T. (2004). New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in ecology & evolution*, 19(9), 497-503.
- 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.
- Holt, B. G., Lessard, J.-P., Borregaard, M. K., Fritz, S. A., Ara_ujo, M. B., Dimitrov, D., et al. (2013). An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 4, 74-48.

- Inga Diaz, W. G. (2017). *Diversidad de Haemosporidios aviáres en dos áreas naturales protegidas de Madre de Dios*. Tesis de pregrado, Universidad Alas Peruanas. Lima, Perú.
- Lacorte, G. A., Félix G. M. F., Pinheiro R. R. B., Chaves A. V., Almeida-Neto G., Neves F. S., *et al.* (2013). Exploring the diversity and distribution of neotropical avian malaria parasites—a molecular survey from Southeast Brazil. *PloS one*, 8(3).
- Loaiza, J. D. R. (2004). *Detección de Plasmodium sp. (Haemosporina: Plasmodiidae) en mosquitos (Diptera: Culicidae) mediante la técnica de La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) en Panamá*. Tesis Doctoral, Universidad de Panamá.
- Lorenzo, C., Espinoza, E., y Briones, M. (Eds.). (2006). *Colecciones mastozoológicas de México*. UNAM. <https://www.researchgate.net/publication/348428713>.
- Martínez de la Puente, J. (2010). *Interrelaciones entre hospedadores, vectores y parásitos sanguíneos en poblaciones de aves silvestres*. Tesis Doctoral, Universidad de Complutense De Madrid.
- Marzal A. (2012). Recent Advances in Studies on Avian Malaria Parasites. En. O. O. Okwa (Ed.), *Malaria Parasites* (pp. 135- 151). InTech.
- 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).
- Mata, E. (2006). Informatización del conocimiento para la conservación de la biodiversidad. *Ecosistemas*, 15(2). <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/186>.
- Matta, N. E., y Rodríguez, O. A. (2001). Hemoparásitos aviáres. *Acta Biológica Colombiana*, 6(1), 27-34.
- Mena Martínez, K. E. (2018). *Determinación de Hemoparásitos en aves silvestres de las familias Trochilidae, Tyrannidae, Furnariidae, Columbidae, en las provincias de Zamora Chinchipe y Pastaza*. Tesis de pregrado, Universidad Central del Ecuador. Quito, Ecuador.
- 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.
- Mijares, A., Rosales, R., & Silva-Iturriza, A. (2012). Hemosporidian parasites in forest birds from Venezuela: genetic lineage analyses. *Avian Diseases*, 56(3), 583-588.
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. (2010, November). Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. In *Proceedings of the Gateway Computing Environments workshop (GCE)* (pp. 1–8). New Orleans, LA.
- Moens, M. A., & Pérez-Tris, J. (2016). Discovering potential sources of emerging pathogens: South America is a reservoir of generalist avian blood parasites. *International Journal for Parasitology*, 46(1), 41-49.
- Moller, A. P., & Nielsen, J. T. (2007). Malaria and risk of predation: a comparative study of birds. *Ecology*, 88(4), 871-881.
- Montalvo, E. (2021). *Malaria en aves silvestres*. Departamento de Biología, Escuela Politécnica Nacional.
<http://bibdigital.epn.edu.ec/handle/15000/21318>
- Muriel, J. (2020). Evaluación ecofisiológica de las infecciones por hemosporidios sanguíneos en aves. *Ecosistemas*, 29(2), 1979.
- Murray, K. A., Preston, N., Allen, T., Zambrana-Torrel, C., Hosseini, P.R., & Daszak, P. (2015). Global biogeography of human infectious diseases. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 112, 12746–12751.
- Naciones Unidas. (1992). Convenio sobre Biodiversidad.
- Nunn, C. L., Altizer, S. M., Sechrest, W., & Cunningham, A. A. (2005). Latitudinal gradients of parasite species richness in primates. *Diversity and Distributions*, 11, 249–256.
- Outlaw, D. C., & Ricklefs, R. E. (2009). On the phylogenetic relationships of haemosporidian parasites from raptorial birds (Falconiformes and Strigiformes). *Journal of Parasitology*, 95(5), 1171-1176.
- Praderes, G. (2016). *Prevalencia de parásitos malaricos y otros haemosporidios en aves en la Estación del Planetario Simón Bolívar Maracaibo Estado Zulia*. Trabajo de grado de Maestría, Universidad Central de Venezuela. Maracay, Venezuela.

- Requena, J. (2012). El quehacer científico. En. A. Baptista, J. Balza y R. Piñango (Eds.), *Suma del pensar venezolano* (pp. 633-637). Fundación Empresas Polar, Fonacit. Caracas, Venezuela.
- Rodríguez, O. A., y Matta, N. E. (2001). Blood parasites in some birds from eastern plains of Colombia. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96 (8), 1173-1176.
- Rohde, K. & Heap, M. (1998). Latitudinal differences in species and community richness and in community structure of metazoan endo- and ectoparasites of marine teleost fish. *International Journal for Parasitology*, 28, 461–474.
- Romero-Palmera J., Valera K. R. & Silva-Sánchez, C. J. (2019). Aportes de Venezuela a la distribución espacial de Haemosporidios aviarios. *Boletín de Malariología y Salud Ambiental*, 59(1), 2-18.
- Ronquist, F., & Huelsenbeck, J. P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(12), 1572-1574. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>
- Silva-Sánchez, C. J., Arévalo, C., Vilorio, N., & Romero Palmera, J. (2016). Prevalencia de hemoparásitos en aves silvestres, en zona oriental del estado Falcón, Venezuela 2013-2015. *Boletín de Malariología y Salud Ambiental*, 56(2), 172-184.
- Soberón, J., & Peterson, T. (2004). Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1444), 689-698.
- Torres Redrován, J. A. (2019). *Identificación de plasmodium spp. y haemoproteus spp. mediante técnicas moleculares y microscópicas en aves del orden Passeriformes en dos zonas de las estribaciones andinas del Ecuador*. Tesis de pregrado, Universidad de las Fuerzas Armadas. Sangolquí, Ecuador.
- Valera, K. R., Velásquez, L. D., Silva-Sánchez, C. J., Arevalo, C. O., y Romero-Palmera, J. (2017). Hemoparásitos en aves Columbidae de Venezuela 2012-2015. *Boletín de Malariología y Salud Ambiental*, 57(2), 69-79.
- Valkiūnas, G. (2005). *Avian malaria parasites and other haemosporidia*. CRC press. <https://doi.org/10.1201/9780203643792>

- Waldenstrom, J., Bensch, S., Hasselquist, D., & Ostman, O. (2004). A new nested polymerase chain reaction method very efficient in detecting Plasmodium and Haemoproteus infections from avian blood. *Journal of Parasitology*, 90, 191–194.
- Warner, R. E. (1968). The role of introduced diseases in the extinction of the endemic Hawaiian avifauna. *The Condor*, 70(2), 101-120.
- WHO. (2021). World malaria report 2021. Geneva: World Health Organization. Disponible: <https://www.who.int/publications/i/item/9789240040496> (consulta agosto 20, 2022).
- Willig, M. R., y Presley, S. J. (2018). Latitudinal Gradients of Biodiversity: Theory and Empirical Patterns. En: D. A. DellaSala, and M. I. Goldstein (eds.) *The Encyclopedia of the Anthropocene* (vol. 3, pp. 13-19). Oxford: Elsevier.
- Yasuoka, J., & Levins, R. (2007). Impact of deforestation and agricultural development on anopheline ecology and malaria epidemiology. *The American journal of tropical medicine and hygiene*, 76(3), 450-460.
- Yu, Y., Harris, A. J., Blair, C., & He, X. (2015). RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Molecular phylogenetics and evolution*, 87, 46-49. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.03.008>
- Zarate, M., Braun, G., y Almonacid, S. (2017). Transformando datos de biodiversidad en linked data. En: *XIX Workshop de Investigadores en Ciencias de la Computación (WICC 2017, ITBA, Buenos Aires)*.