

3.2. INTERACCIONES ENTRE AVES, ECTOPARÁSITOS Y BACTERIAS

GUSTAVO TOMÁS
EEZA - CSIC

El parasitismo: clave en la arquitectura de la biodiversidad

El parasitismo es una de las presiones selectivas más importantes a que se enfrentan los organismos. Las interacciones entre parásitos y hospedadores están ampliamente extendidas en la naturaleza. Prácticamente todos los seres vivos han de lidiar con algún parásito a lo largo de su vida, y en muchos casos, con una diversidad considerable de ellos. Por ejemplo, se ha calculado que cada especie de ave hospeda en promedio a nueve especies de helmintos parásitos (Poulin, 1999; Poulin y Morand, 2000). Sin ir más lejos, en los seres humanos se han identificado nada menos que 342 especies de helmintos parásitos y 70 de protozoos (Crompton, 1999). Así, se estima que más de la mitad de los seres vivos conocidos son parásitos (Price, 1980; De Meeûs y Renaud, 2002; Dobson *et al.*, 2008). Estos números se ven incrementados considerablemente si ampliamos el término parásito de modo que englobe desde artrópodos, helmintos y protozoos hasta hongos, bacterias y virus. Los parásitos son integrantes fundamentales en la arquitectura de la biodiversidad, no solo en términos absolutos de número de especies, sino que se ha estimado que en torno a un 75 % de los nodos en las redes tróficas son especies parásitas (Lafferty *et al.*, 2006 y 2008; Sukhdeo 2012). Estos datos ponen de manifiesto la relevancia de los parásitos en la naturaleza, haciéndose cada vez más evidente que un ecosistema sano ha de incluir una nutrida representación de especies parásitas (Hudson *et al.*, 2006).

En tiempos recientes se ha hecho hincapié en la necesidad urgente de catalogar y conservar los parásitos para asegurar un correcto funcionamiento de los ecosistemas (Gómez y Nichols, 2013; Lafferty, 2016; Carlson *et al.*, 2020). La extinción de una especie hospedadora supondría la extinción de su fauna parasitaria asociada, especialmente en el caso de parásitos con una alta especificidad (Spencer y Zuk, 2016; Carlson *et al.*, 2017; Carmona-Isunza *et al.*, 2020). Además, la extinción de los parásitos acarrea la pérdida de los servicios ecosistémicos que estos proporcionan, y que engloban desde el control y la regulación de las poblaciones de hospedadores (Dobson *et al.*, 2008; Spencer y Zuk, 2016), hasta la eliminación de contaminantes del ambiente (Sures, 2003). Finalmente, cabe destacar que la ocurrencia de infecciones moderadas se considera beneficiosa para el bienestar a largo plazo de sus hospedadores, puesto que tiene consecuencias positivas para un desarrollo apropiado del sistema inmunitario que haga frente a infecciones futuras, por parte del mismo o de otros agentes infecciosos (Stringler y Linklater, 2014; Spencer y Zuk, 2016). Por tanto, la conservación de los parásitos es beneficiosa para la salud y la supervivencia de sus hospedadores.

Prácticamente desde sus inicios, la ecología del parasitismo se ha apoyado fuertemente en modelos animales, y las aves han sido unos de los organismos hospedadores que más han contribuido al conocimiento de las interacciones entre parásitos y hospedadores. Un ejemplo reseñable lo constituyen las investigaciones sobre los parásitos de la malaria aviar, que desde hace más de un siglo vienen sirviendo para profundizar en nuestra comprensión sobre los procesos ecológicos y los mecanismos implicados en la evolución del parasitismo (Cox, 2010; Rivero y Gandon, 2018). El primero de los cuatro premios Nobel de Medicina con que se ha reconocido a investigadores de la malaria se concedió por estudios sobre malaria aviar (Ross, 1902). Las investigaciones sobre las interacciones entre aves y parásitos se han compilado en sucesivas monografías de gran repercusión, que dan fe de lo boyante de estos sistemas de estudio, y que han puesto de manifiesto numerosos ejemplos ya clásicos de ecología y evolución de hospedadores mediados por parásitos (Loye y Zuk, 1991; Clayton y Moore, 1997; Valkiunas, 2005).

Los ectoparásitos, aquellos parásitos que habitan en el exterior de sus hospedadores durante alguna fase de su ciclo vital, y que se alimentan principalmente de su sangre y otros fluidos, están representados, en el caso de las aves, por un nutrido elenco de diversos tipos de artrópodos, incluyendo adultos y larvas de dípteros, ácaros, garrapatas, pulgas y piojos (Clayton *et al.*, 2010). Numerosas investigaciones han determinado sus efectos deletéreos sobre el estado de salud, el desempeño reproductor y la supervivencia de sus hospedadores aviares (Fitze *et al.*, 2004). Además de estos efectos directos, los ectoparásitos hematófagos actúan como importantes vectores de diversos protozoos, bacterias y virus (López Rull y Macías García, 2015). Debido a los costes que los parásitos infligen a sus hospedadores, estos últimos han de intentar evitar ser infectados por los parásitos ellos, pero, además, han desarrollado estrategias para reducir el impacto negativo de los parásitos una vez que estas primeras barreras defensivas han sido traspasadas (López Rull y Macías García, 2015). Por su parte, los parásitos han de superar las distintas estrategias y líneas de defensa impuestas por los hospedadores, a fin de conseguir maximizar su éxito de infección. Así, las interacciones entre parásitos y hospedadores representan un clásico ejemplo de una carrera de armamentos coevolutiva. Abordar su estudio de manera integral requiere aproximaciones a distintos niveles que tengan en cuenta tanto el enfoque desde el punto de vista del hospedador como desde el del parásito. Por lo tanto, el estudio de los mecanismos que emplean los parásitos para detectar e infectar a sus hospedadores, y de las estrategias antiparasitarias llevadas a cabo por los hospedadores, resulta clave para avanzar en el conocimiento de estas interacciones.

Mecanismos de detección de hospedadores por ectoparásitos

La interacción entre un parásito y un hospedador comienza estableciendo contacto. El parásito tiene que localizar y aproximarse al hospedador. Para ello, los ectoparásitos detectan a sus hospedadores siguiendo diversas pistas, entre las que destacan el calor corporal, el dióxido de carbono, o diferentes olores (Lehane, 2005; Takken y Verhulst, 2010; Yan *et al.*, 2021). En general, se asume que la búsqueda de hospedador se basa en pistas químicas para detección a larga distancia, que son combinadas con pistas visuales y de temperatura a corta distancia (Cardé, 2015; Yan *et al.*, 2021). No se conocen bien los estímulos que facilitan la detección de hospedadores, y un ejemplo de esto es que continuamente se están determinando nuevos compuestos implicados en la atracción

de ectoparásitos (Syed y Leal, 2009). Gran parte de nuestro conocimiento sobre los mecanismos de detección de hospedadores está basado en investigaciones con unas pocas especies de parásitos con importancia médica y veterinaria (Mullen y Durden, 2002). Sin embargo, diferentes tipos de parásitos pueden utilizar diferentes distintos mecanismos sensoriales para detectar a los hospedadores. Conocer con precisión los mecanismos de detección de hospedadores es un paso clave para conocer la epidemiología, la ecología y la evolución de los parásitos, así como ~~de~~ las enfermedades que estos transmiten. No hay que olvidar que puede también ayudar a desarrollar medidas de protección frente a los parásitos.

Un aspecto que apenas había sido investigado previamente es la posibilidad de que las señales sonoras emitidas por los hospedadores puedan afectar a la detección por parte de los parásitos. En la historia vital de las aves, la comunicación acústica juega un papel primordial. Además del canto y de las vocalizaciones características de las aves adultas, los polluelos emiten conspicuas y repetidas llamadas de petición de alimento durante toda su fase de dependencia de sus padres. Estas llamadas de petición conllevan un riesgo importante al revelar la posición del nido a sus depredadores (Magrath *et al.*, 2010; Haff y Magrath, 2011). Al igual que los depredadores, los ectoparásitos también podrían hacer uso de estas pistas auditivas para localizar a los polluelos. Esta posibilidad supondría un coste adicional de los comportamientos de petición, y no había sido contemplada con anterioridad.

Son varias las evidencias que nos llevaron a sugerir que las llamadas de petición podrían atraer a los ectoparásitos. En primer lugar, como hemos visto antes, el hecho de que existan muchas lagunas de conocimiento en torno a los mecanismos de detección de hospedadores por los ectoparásitos. Además, la existencia en los artrópodos de sistemas auditivos muy eficientes, con órganos auditivos en distintas partes del cuerpo (Robert y Hoy, 2007) y que se sabe que tienen un papel importante en la comunicación intraespecífica, el cortejo o la evitación de la depredación (Matthews y Matthews, 2010). En el caso de los ectoparásitos, cabría suponer que la detección de hospedadores pudiera haber contribuido a la evolución de estos sistemas auditivos. Finalmente, se conocen varios grupos de dípteros parásitos que localizan a sus hospedadores usando las señales acústicas que estos emiten. Esto ocurre en algunas moscas parasitoides de grillos (Lehmann, 2003) y de cigarras (Farris *et al.*, 2009), y también en miembros de tres familias distintas de mosquitos que son parásitos hematófagos de ranas (Toma *et al.*, 2005; Borkent, 2008).

Presentamos formalmente una hipótesis según la cual los ectoparásitos podrían utilizar las señales acústicas de sus hospedadores aviares dándole un adecuado marco teórico (Tomás y Soler, 2016). Además, hicimos extensible esta hipótesis a otros taxones que realizan comportamientos de petición aparte de las aves, como los mamíferos y algunos reptiles e insectos, y también a otras señales acústicas como el canto de las aves. Hemos llevado a cabo varias investigaciones para poner a prueba esta hipótesis.

Realizamos un primer experimento de campo con trampas para la captura de insectos en una zona de marismas que presenta elevadas abundancias de mosquitos (figura 1). Colocamos junto a cada trampa un estímulo sonoro, mediante un altavoz, reproduciendo en bucle las llamadas de petición de polluelos de estornino (*Sturnus unicolor*), o bien reproduciendo un sonido sintético artificial de similar frecuencia e intensidad. Una tercera parte de las trampas se mantuvo como control sin reproducir ningún sonido. En todas las

trampas se añadió un flujo constante y estandarizado de dióxido de carbono como estímulo adicional atrayente de mosquitos. Las trampas estuvieron en funcionamiento durante cinco horas desde el amanecer, y los ectoparásitos colectados fueron identificados y cuantificados posteriormente en el laboratorio. Contrariamente a lo que esperábamos, los resultados no mostraron una mayor captura de mosquitos en las trampas suplementadas con las llamadas de petición. Sin embargo, las capturas sí disminuyeron en las trampas junto a las que se reproducía el sonido sintético (Tomás, Zamora Muñoz y Soler, datos no publicados). Este resultado indicaría que los ectoparásitos sí son sensibles a los estímulos sonoros, sugiriendo que el sonido sí podría jugar algún papel en la detección de hospedadores. Existen evidencias de que la contaminación sonora afecta a las interacciones tróficas entre artrópodos (Barton *et al.*, 2017), incluidos los mosquitos (Dieng *et al.*, 2019). La contaminación sonora puede interferir en la precisión de la detección de señales y alterar la comunicación intra- e interespecífica a través de varios mecanismos, por ejemplo, enmascarando otros sonidos o actuando como distractores, afectando así a las relaciones entre diferentes taxones de las comunidades en la naturaleza (Senzaki *et al.*, 2020; Classen Rodríguez *et al.*, 2021). El estudio de cómo afecta el sonido, en sentido amplio, a la localización de hospedadores por parte de los ectoparásitos y a su comportamiento plantea nuevas cuestiones en las que es necesario profundizar.

Figura 1. Dispositivo para la captura de insectos en el campo, con un estímulo sonoro y una fuente de dióxido de carbono.

Realizamos un segundo experimento de campo con trampas de captura de insectos (figura 1), en este caso combinando estímulos sonoros con estímulos olfativos de abubilla (*Upupa epops*). En esta especie de ave, la glándula uropigial de los polluelos, y de las hembras durante la reproducción, produce una secreción maloliente, que contiene bacterias enterococos que producen sustancias antibióticas (Soler *et al.*, 2008; Martín Vivaldi *et al.*, 2009 y 2010). Las aves recogen esta secreción con el pico y la extienden sobre el plumaje, la piel, los huevos, y sobre los materiales del nido. Además de su función antimicrobiana, esta secreción está implicada también en contextos de selección sexual, o de interacción con depredadores (Jacob y Ziswiler, 1982; Amo *et al.*, 2012; Díaz-Lora *et al.*, 2020), y podría también tener un papel en la atracción de ectoparásitos (Soler *et al.*, 2010). No hay consenso sobre si los ectoparásitos pueden usar la secreción uropigial para localizar a sus hospedadores aviares, aspecto sugerido por algunos estudios (Bennett *et al.*, 1972; Russell y Hunter, 2005), que no ha sido corroborado en otros (Garvin *et al.*, 2018; Díez Fernández *et al.*, 2019). En nuestro experimento con estímulos de abubillas tampoco encontramos efectos de las llamadas de petición de los polluelos sobre la abundancia de ectoparásitos capturados en las trampas, pero sí encontramos efectos de los estímulos olfativos. Como estímulos olfativos empleamos secreción uropigial, así como cultivos de las bacterias presentes en la secreción, y también materiales del nido. Se dispusieron también, asimismo, trampas control sin ningún estímulo olfativo. Pudimos detectar que tanto la secreción uropigial, como los cultivos de las bacterias presentes en la secreción, y también los materiales del nido —que están impregnados con la secreción—, tienen efectos sobre la abundancia de mosquitos (Culicidae) y de jejenes (Ceratopogonidae) capturados en las trampas (Tomás *et al.*, 2020) (figura 2). En contra de lo esperado, estos estímulos no fueron atrayentes, sino repelentes

de estos **ectoparásitos**, ya que se capturaron menos **ectoparásitos de ellos** en las trampas suplementadas con estos estímulos olfativos. ~~Ello~~ Lo que nos indica que la secreción uropigial, al menos en el caso de la abubilla, puede tener una función de defensa frente a ectoparásitos, y que las bacterias presentes en la secreción jugarían un importante papel en este proceso. Este resultado pone de manifiesto la importancia de las bacterias simbiotes de los hospedadores en el resultado de las interacciones con sus ectoparásitos (Mazorra Alonso *et al.*, 2021), abriendo interesantes vías de investigación que requieren ser exploradas.

Figura 2. Muestra de ectoparásitos colectados en las trampas en el marco de un experimento de campo para evaluar la atracción de ectoparásitos hacia estímulos sonoros y olfativos de las aves.

Estrategias antiparasitarias

La importante presión selectiva impuesta por el parasitismo ha llevado a la evolución de numerosos mecanismos de defensa en los hospedadores. En el caso de las aves, existen barreras externas, como el plumaje, que en sí mismo impide el acceso de muchos ectoparásitos, de forma que parásitos como los mosquitos solo pueden acceder a través de partes del cuerpo no emplumadas, como las patas o las áreas alrededor de los ojos. Otro ejemplo de barreras externas son las toxinas químicas, que se han descrito en tan solo unas pocas especies de aves (Moyer y Clayton, 2004). El mérgulo empenachado (*Aethia cristatella*) emite unas sustancias que repelen a piojos, garrapatas y mosquitos (Douglas *et al.*, 2004; Douglas, 2013). Se conocen también cinco especies de aves, de los géneros *Ifrita* y *Pitohui* de Nueva Guinea, que presentan una batracotoxina en sus plumas, obtenida a partir de escarabajos que incorporan en su dieta, y que parece funcionar repeliendo a los piojos (Dumbacher *et al.*, 1992, 2000). Un nuevo caso de defensa química sería el encontrado en la glándula uropigial de la abubilla y que hemos comentado en el apartado anterior (Tomás *et al.*, 2020).

Otra de las defensas con las que cuentan los hospedadores para hacer frente a los parásitos son las defensas comportamentales (Bush y Clayton, 2018). Estas podríamos dividir las en defensas preventivas para evitar el asentamiento de los parásitos, y defensas de control para librarse de ellos o reducir sus efectos negativos. En las aves se conocen defensas preventivas como la selección de parejas libres de parásitos, o también la evitación de lugares de nidificación infestados (Loye y Carroll, 1998). En cuanto a las medidas de control de parásitos, se han estudiado con cierta profusión los comportamientos implicados en el saneamiento del nido.

Uno de los comportamientos más interesantes que se han postulado como implicados en el saneamiento del nido conlleva la adición de plantas verdes, frescas, normalmente aromáticas, con que las aves adultas de algunas especies tapizan la parte superior de los nidos. Este comportamiento está bastante extendido, y ha sido documentado en especies tan distantes ecológica y filogenéticamente, como paseriformes, cigüeñas o aves rapaces. Sin embargo, es en herrerillos (*Cyanistes caeruleus*) y estorninos (estornino negro *Sturnus unicolor* y estornino pinto *S. vulgaris*) donde más se ha estudiado este comportamiento. En ambas especies, sabemos que la incorporación de plantas verdes al nido tiene un componente de señalización sexual. En el herrerillo, donde las plantas son añadidas por la hembra, pudimos comprobar que la adición experimental de plantas

provocaba un incremento en la inversión de los machos, que toman mayores riesgos para alimentar a los polluelos. A su vez, esta mayor inversión de los machos se relacionaba positivamente con el éxito reproductor (Tomás *et al.*, 2013). También sabemos que la incorporación de plantas aromáticas a los nidos de herrerillo, en interacción con la experiencia de la hembra, puede reducir la abundancia de algunos tipos de ectoparásitos del nido (Tomás *et al.*, 2012; ~~pero~~ véase también Mennerat *et al.*, 2008). Asimismo, se ha demostrado también que las plantas aromáticas tienen efectos beneficiosos sobre la salud y la condición de los polluelos (Mennerat *et al.*, 2009a), y estos efectos podrían estar mediados por una reducción en la abundancia y diversidad de bacterias presentes en la su piel y las sus plumas de los polluelos (Mennerat *et al.*, 2009b).

Entre los estorninos, son los machos los que meten introducen las plantas en el nido. Se ha documentado que las meten colocan durante el cortejo y dejan de meterlas hacerlo una vez que empieza la puesta (figura 3). Seleccionan especies de plantas ricas en compuestos volátiles (Ruiz Castellano *et al.*, 2017), y estas plantas tienen una función bien conocida en la señalización sexual, induciendo variaciones en la inversión reproductora de la hembra, en sus niveles hormonales o en la razón de sexos de la descendencia (López Rull y Gil 2009; Polo *et al.*, 2004 y 2010). Hemos demostrado que la presencia de plantas aromáticas en los nidos tiene el potencial de alterar las comunidades bacterianas presentes en el ambiente del nido (Ruiz Castellano *et al.*, 2016), lo que puede estar detrás de cambios fisiológicos beneficiosos detectados en los polluelos (Soler *et al.*, 2017).

Figura 3. Nido de estornino negro con polluelos recién nacidos mostrando algunas de las plantas aromáticas que las aves adultas incorporan a sus nidos.

En lo que atañe a los posibles efectos de las plantas aromáticas sobre los ectoparásitos en los nidos de estornino, existen evidencias contradictorias. Mientras que algunos autores encontraron que las plantas verdes reducían la abundancia de ácaros en los nidos (Clark, 1991), otros no han encontrado estos efectos (Dubiec *et al.*, 2013; Scott-Baumann y Morgan, 2015). Estamos evaluando en detalle el comportamiento de acarreo de plantas al nido por parte de los estorninos. Encontramos que los estorninos utilizan una gran variedad de especies de plantas, habiendo identificado más de cuarenta especies diferentes, principalmente de las familias Labiatae y Compositae, que suelen ser ricas en compuestos volátiles aromáticos. Y hemos visto también que el comportamiento de acarreo de plantas al nido ocurre en respuesta a una manipulación experimental de la abundancia de la mosca *Carnus hemapterus*, el artrópodo ectoparásito más abundante en nuestra población de estudio (Tomás, Martín-Gálvez, Ruiz-Castellano y Soler, datos no publicados). Previamente habíamos demostrado que la presencia de este ectoparásito incrementa significativamente la abundancia y la riqueza de especies de bacterias en los nidos, algunas de las cuales pueden tener efectos nocivos sobre las aves (Tomás *et al.*, 2018). De nuevo, parece que el estudio conjunto de los ectoparásitos y de las bacterias resulta clave para una mejor comprensión de determinadas estrategias con potencial antiparasitario, como puede ser el acarreo de plantas aromáticas a los nidos por parte de las aves.

La mayoría de las investigaciones sobre las defensas antiparasitarias en aves, y sobre interacciones entre aves y parásitos en general, se han centrado únicamente en el entorno del nido, en estudios durante la reproducción. Este sesgo es el resultado de razones

prácticas obvias, pues el confinamiento de las aves en sus nidos facilita la captura y monitoreo de las mismas. Hay una serie de comportamientos, que podríamos denominar defensas antiparasitarias de mantenimiento corporal, para las que se presupone que tienen función antiparasitaria, pero para las que solo existen pruebas aisladas, y que requieren un estudio detallado. Se ha estimado que las aves, de media, dedican un 10 % del tiempo al mantenimiento del plumaje, principalmente al acicalamiento. Aunque no hay muchos estudios sobre la función del acicalamiento, se sabe que algunas especies de aves poseen estructuras especializadas como salientes en el pico y uñas pectinadas —con forma de peine— que les sirven para liberarse de algunos ectoparásitos como los piojos (Clayton *et al.*, 2005; Goodman *et al.*, 2020).

Muchas especies de aves llevan a cabo determinados comportamientos conspicuos similares a un «aseo», a las que podemos llamar genéricamente baños. Son baños en agua, baños de arena, baños de sol y «baños» de hormigas (Bush y Clayton, 2018). Los baños de agua —o incluso baños en nieve— son una actividad frecuente en el día a día de muchas especies de aves. Pueden servir para mantener la elasticidad de las plumas, y para eliminar la suciedad o el exceso de grasas de la glándula uropigial (Brilot y Bateson, 2012). No se han estudiado sus efectos sobre los ectoparásitos, e incluso se ha sugerido que los baños de agua podrían afectar positivamente a los ectoparásitos o a las bacterias si ambos grupos se benefician de un aumento en la humedad de las plumas (Clayton *et al.*, 2010). Es común también observar a algunas especies de aves dándose baños de arena, actividad en la que mueven vigorosamente sus cuerpos y sacuden las alas en el suelo, sobre sustratos arenosos, permitiendo que las partículas de arena penetren entre las plumas. Se ha sugerido que este comportamiento podría reducir la carga de ectoparásitos al reducir la cantidad de lípidos en las plumas —que son fuente de alimento para algunos ectoparásitos— o al causar la desecación de la cutícula de los parásitos (Clayton *et al.*, 2010). Pero no hay pruebas rigurosas de esta hipótesis. Los baños de sol representan también un comportamiento muy extendido, en el que las aves se exponen a la radiación solar pegándose al suelo con las alas extendidas. Lo realizan normalmente en días con temperaturas muy altas —se han documentado temperaturas del sustrato por encima de los 50 °C—, y se ha sugerido que este comportamiento podría reducir la carga de ectoparásitos o inhibir el crecimiento de bacterias degradadoras de plumas (Blem y Blem, 1993; Moyer y Wagenbach, 1995). En el caso de los ectoparásitos, los baños de sol podrían matarlos por tres mecanismos no excluyentes: por desecación, por la radiación ultravioleta, o aumentando su vulnerabilidad al acicalamiento (Gutiérrez *et al.*, 2020). Finalmente, existe otro comportamiento en el que algunas especies de aves se frotan o ungen activamente el plumaje con determinadas sustancias. Por ejemplo, se ha visto recientemente que varias especies de pinzones de Darwin se frotan con hojas de un árbol, y los extractos de estas hojas tienen actividad como repelente de mosquitos y retrasan el crecimiento de las larvas de la mosca parásita *Philornis* (Cimadom *et al.*, 2016). Muchas especies de aves usan distintos invertebrados para ungir sus plumas, en especial hormigas, pero también ciempiés, por ejemplo. En este caso, las aves se frotan activamente el plumaje y la piel con estas hormigas, ellas o bien se tumban sobre o cerca de un hormiguero y dejan que los hormigas insectos se les suban encima y recorran su plumaje. Se ha postulado que estos baños de hormigas tendrían un efecto insecticida debido al ácido fórmico que liberan las hormigas, aunque esto no ha sido puesto a prueba (Potter, 1970). Por otra parte, hay un estudio que no encontró un efecto de estos dichos baños de hormigas sobre las bacterias o los hongos del plumaje (Revis y Waller, 2004). También se ha sugerido que este comportamiento podría ser una estrategia de las aves para, al forzar la expulsión del ácido fórmico, hacer a las hormigas estos insectos más digeribles

(Eisner *et al.*, 2008). ~~Però~~ sin embargo, la mayoría de las especies de aves no se comen a las hormigas después de estos baños. Así, no hay evidencias concluyentes ni investigaciones rigurosas sobre las sus posibles funciones ~~de estos baños~~, más allá de unos pocos reportes aislados (López-Rull y Macías García, 2015; Bush y Clayton, 2018). Al margen de los efectos sugeridos sobre ectoparásitos o bacterias, estos comportamientos podrían tener importantes efectos sobre el mantenimiento de las plumas. Tanto la su coloración como la integridad de las plumas mismas pueden verse afectadas por estos baños. ~~p~~ Pero son pocos los estudios que han examinado el potencial de las aves para modificar el color de las plumas o su apariencia después de la muda del plumaje. Aquí juega un papel importante, de nuevo, la secreción uropigial, que se asocia con rasgos de calidad que pueden expresarse a través del plumaje. El potencial del plumaje para cambiar a lo largo del tiempo podría ser importante y proporcionar información fiable y actualizada sobre la calidad de los individuos. Las plumas se pueden degradar se con el tiempo, lo que puede interpretarse como una pérdida de calidad, como hemos visto que ocurre, por ejemplo, con estructuras ornamentales como las plumas de la garganta en los machos de estornino (Ruiz-Rodríguez *et al.*, 2015). ~~Però~~ No obstante, el desgaste de las plumas puede ser también adaptativo, por ejemplo, permitiendo una mayor expresión de un carácter sexual secundario, como en el caso del babero de los gorriones (*Passer domesticus*; González *et al.*, 2002), o incrementando el camuflaje como parece ocurrir en muchos aláudidos (Negro *et al.*, 2019). Los patógenos como los ectoparásitos pueden tener, asimismo, un papel importante afectando el color del plumaje o a su degradación, con consecuencias nefastas para la señalización sexual o incluso, las capacidades de vuelo. Las bacterias también juegan un papel importante en el mantenimiento del plumaje. De hecho, una de las características de ciertas bacterias que habitan en el plumaje de las aves es su actividad queratinolítica, degradando la queratina que compone las plumas (Soler *et al.*, 2010). Estos tres niveles —ectoparásitos, bacterias y calidad del plumaje— están íntimamente interrelacionados, puesto que sabemos que la actividad de los ectoparásitos puede aumentar la abundancia de bacterias (Tomás *et al.*, 2018), y ambos, parásitos y bacterias, pueden afectar a la coloración y degradación del plumaje. Un estudio combinado de los posibles efectos sobre los ectoparásitos, las bacterias y la integridad del plumaje puede ayudar a desvelar el significado funcional de estos y otros comportamientos para los que se presupone una actividad antiparasitaria.

Visión

El estudio de las interacciones entre parásitos y hospedadores es un tema central en eEcología eEvolutiva, con repercusión a largo alcance para el bienestar y la salud animal y humana. El apropiado conocimiento de estas interacciones requiere una aproximación integrativa que combine los mecanismos fisiológicos e inmunológicos involucrados en las defensas de los hospedadores frente a las infecciones parasitarias, con las implicaciones a nivel comportamental y ecológico para la evolución de las historias vitales de ambos, hospedadores y parásitos. En este contexto, debemos profundizar en un mejor conocimiento de las estrategias comportamentales que exhiben los hospedadores en respuesta al parasitismo, así como de los mecanismos empleados por los parásitos para explotar a sus hospedadores en esta carrera de armamentos coevolutiva. Además, la necesaria incorporación de las bacterias en el estudio de la biología animal tiene enorme potencial para comprender mejor tanto las causas próximas como últimas de muchos comportamientos animales (Ezenwa *et al.*, 2012). El reconocimiento de las bacterias, los seres vivos más abundantes sobre el planeta, como moduladores de la ecología y de la

evolución de los organismos en la naturaleza es imparable, y está cambiando, quizá sin precedentes, nuestro conocimiento sobre las interacciones ecológicas y las historias vitales de los animales (McFall-Ngai *et al.*, 2013). La ecología del parasitismo no es una excepción, y ha de abrazar con decisión el estudio de los efectos que los microbiomas tienen sobre sus hospedadores, las poblaciones y los ecosistemas en la naturaleza.

Resumen

El parasitismo es un tipo de interacción de gran importancia en el entramado de las comunidades en la naturaleza. Las investigaciones sobre las interacciones entre parásitos y hospedadores son un asunto central en la ecología evolutiva, y pueden tener repercusión a largo alcance para el bienestar y la salud animal y humana. Un apropiado conocimiento de estas interacciones requiere una aproximación integrativa que combine los mecanismos fisiológicos e inmunológicos involucrados en las defensas de los hospedadores frente a las infecciones parasitarias, con sus implicaciones a nivel ecológico y comportamental para la evolución de las estrategias vitales tanto de los parásitos como de los hospedadores. Se revisan algunas de las últimas investigaciones sobre los mecanismos que emplean los parásitos para detectar e infectar a sus hospedadores aviares, así como algunas estrategias comportamentales llevadas a cabo por las aves para reducir el impacto de los parásitos, dos aspectos clave en la interacción parásito-hospedador. Finalmente, se hace hincapié en la necesaria incorporación del estudio de las bacterias en las investigaciones sobre la ecología del parasitismo, para avanzar en el conocimiento de estas interacciones y sus implicaciones evolutivas.

Summary

Parasitism is a type of interaction of enormous importance to the structuring of communities in nature. The study of host-parasite interactions is a major issue in evolutionary ecology, with broad consequences for life histories of organisms, and far-reaching repercussions on animal and human welfare. A proper understanding of host-parasite interactions requires an integrated approach, combining the underlying physiological and immunological mechanisms involved in host defenses against parasitic infection, with behavioral and ecological implications, in the life-history evolution of both hosts and parasites. This overview presents some of the latest research on the mechanisms employed by parasites to detect and infect their avian hosts, and on some behavioral strategies displayed by birds to mitigate the impact of parasites, two key issues in parasite-host interaction. Finally, it stresses the need to incorporate bacteria in research on parasite ecology, to advance our knowledge on these interactions and on their evolutionary implications.

Bibliografía

AMO, [Luisa](#); AVILÉS, [Jesús](#) M.; PAREJO, [Deseada](#); PEÑA, [Aránzazu](#); RODRÍGUEZ, [Juan](#) y TOMÁS, [Gustavo](#). «Sex recognition by odour and variation in the uropygial gland secretion in starlings», *Journal of Animal Ecology* 81 (2012), pp. 605-613; DOI: 10.1111/j.1365-2656.2011.01940.x.

- BARTON, [Brandon](#) T.; HODGE, [María](#) E.; SPEIGHTS, [Cori](#) J.; AUTREY, [Anna](#) M.; LASHLEY, [Marcus](#) A. y KLINK, [Vincent](#) P. «Testing the AC/DC hypothesis: Rock and roll is noise pollution and weakens a trophic cascade», *Ecology and Evolution* 8 (2018), pp. 7649-7656; [disponible en línea:](#) <https://doi.org/10.1002/ece3.4273> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- BENNETT, [Gordon](#) F.; FALLIS, A. [Murray](#) y CAMPBELL, A. [Gillian](#). «The response of *Simulium (Eusimulium) euryadmiculum* (Davies) (Diptera: Simuliidae) to some olfactory and visual stimuli», *Canadian Journal of Zoology* 50 (1972), pp. 793-800; DOI: 10.1139/z72-108.
- BLEM, [Charles](#) R. y BLEM, [Leann](#) B. «Do Swallows sunbathe to control ectoparasites? An experimental test», *The Condor* 95 (1993), pp. 728-730
- BORKENT, [Art](#). «The frog-biting midges of the world (Corethrellidae: Diptera)», *Zootaxa* 1804 (2008), pp. 1-456.
- BRILOT, [Ben](#) O. y BATESON, [Melissa](#). «Water bathing alters threat perception in starlings», *Biology Letters* 8 (2012), pp. 379-381.
- BUSH, [Sarah](#) E. y Clayton, [Dale](#) H. «Anti-parasite behaviour of birds», *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 373 (2018), pp. 20170196; [disponible en línea:](#) <https://doi.org/10.1098/rstb.2017.0196> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- CARDÉ, [Ring](#) T. «Multi-cue integration: how female mosquitoes locate a human host», *Current Biology* 25 (2015), pp. R793-R795.
- CARLSON, [Collin](#) J.; DALLAS, [Tad](#) A.; ALEXANDER, [Laura](#) W.; PHELAN, [Alexandra](#) L. y PHILLIPS, [Anna](#) J. «What would it take to describe the global diversity of parasites?», *Proceedings of the Royal Society of London B* 287 (2020), 20201841; [disponible en línea:](#) <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.1841> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- CARLSON, [Colin](#) J.; BURGIO, [Kevin](#) R.; DOUGHERTY, [Eric](#) R.; PHILLIPS, [Anna](#) J.; BUENO, [Veronica](#) M.; CLEMENTS, [Christopher](#) F.; CASTALDO, [Giovanni](#); DALLAS, [Tad](#) A.; CIZAUSKAS, [Carrie](#) A.; CUMMING, [Graeme](#) S.; DOÑA, [Jorge](#); HARRIS, [Nyeema](#) C.; JOVANI, [Roger](#); MIRONOV, [Sergey](#); MUELLERKLEIN, [Oliver](#) C.; PROCTOR, [Heather](#) C. y GETZ, [Wayne](#) M. 2017. «Parasite biodiversity faces extinction and redistribution in a changing climate», *Science Advances* 3 (2017), e1602422; [disponible en línea:](#) <https://doi.org/10.1126/sciadv.1602422> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- CARMONA ISUNZA, [María Cristina](#); ANCONA, [Sergio](#); FIGUEROLA, [Jordi](#); GONZALEZ VOYER, [Alejandro](#) y MARTÍNEZ DE LA PUENTE, [Josué](#). «An urge to fill a knowledge void: Malaria parasites are rarely investigated in threatened species», *PLoS Pathogens* 16 (2020), e1008626; [disponible en línea:](#) <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1008626> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- CIMADOM, [Arno](#); CAUSTON, [Charlotte](#); CHA, [Dong](#) H.; DAMIENS, [David](#); FESSL, [Birgit](#); HOOD-NOWOTNY, [Rebecca](#); LINCANGO, [Piedad](#); MIELES, [Alejandro](#) E.; NEMETH, [Erwin](#); SEMLER, [Elizabeth](#) M.; TEALE, [Stephen](#) A. y TEBBICH, [Sabine](#). «Darwin's finches treat their feathers with a natural repellent», *Scientific Reports* 6: (2016), pp. 1-9. <https://doi.org/10.1038/srep34559> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- CLARK, [L](#). «The nest protection hypothesis: the adaptive use of plant secondary compounds by European starlings», en J. E. Loye & M. Zuk (eds), *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution and Behaviour*, Oxford, Oxford University Press, 1991, pp. 205-221.
- CLASSEN-RODRÍGUEZ, [Leticia](#); TINGHITELLA, [Robin](#) y FOWLER-FINN, [Kasey](#). «Anthropogenic noise affects insect and arachnid behavior, thus changing interactions within and between species», *Current Opinion in Insect Science* 47 (2021), pp. 142-153
- CLAYTON, [Dale](#) H. y MOORE, [Janice](#). *Host-Parasite Evolution: General Principles and Avian Models*, Oxford, Oxford University Press, 1997.

- CLAYTON, Dale H.; KOOP, Jennifer A. H.; HARBISON, Christopher W.; MOYER, Brett R. y BUSH, Sarah E. «How birds combat ectoparasites», *Open Ornithology Journal* 3 (2010), pp. 41-71.
- CLAYTON, Dale H.; MOYER, Brett R.; BUSH, Sarah E.; JONES, Tony G.; GARDINER, David W.; RHODES, Barry B. y GOLLER, Franz. «Adaptive significance of avian beak morphology for ectoparasite control», *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272 (2005), pp. 811-817; [disponible en línea: https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3036](https://doi.org/10.1098/rspb.2004.3036) [consulta: 19-05-2022].
- COX, Francis E. G. «History of the discovery of the malaria parasites and their vectors», *Parasites & Vectors* 3 (2010), p. 5.
- CROMPTON, D. W. T. «How much helminthiasis is there in the world?», *Journal of Parasitology* 85 (1999), pp. 379-403.
- DE MEEÛS, Thierry y RENAUD, François. «Parasites within the new phylogeny of eukaryotes» *Trends in Parasitology* 18 (2002), pp. 247-250; [disponible en línea: https://doi.org/10.1016/S1471-4922\(02\)02269-9](https://doi.org/10.1016/S1471-4922(02)02269-9) [consulta: 19-05-2022].
- DÍAZ LORA, Silvia; PÉREZ CONTRERAS, Tomás; AZCÁRATE GARCÍA, Manuel; MARTÍNEZ BUENO, Manuel; SOLER, Juan José y MARTÍN VIVALDI, Manuel. «Hoopoe *Upupa epops* male feeding effort is related to female cosmetic egg colouration», *Journal of Avian Biology* 51 (2020), jav.02433; DOI: 10.1111/jav.02433
- DIENG, Hamady; THE, Ching C.; SATHO, Tomonitsu; MIAKE, Fumio; WYDIAMALA, Erida; KASSIM, Nur Faeza A.; HASHIM, Nur A.; MORALES VARGAS, Ronald E. y MORALES, Noppawan P. «The electronic song “Scary Monsters and Nice Sprites” reduces host attack and mating success in the dengue vector *Aedes aegypti*», *Acta Tropica* 194 (2019), pp. 93-99; [disponible en línea: https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2019.03.027](https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2019.03.027) [consulta: 19-05-2022].
- DÍEZ FERNÁNDEZ, A.; MARTÍNEZ DE LA PUENTE, Josué; GANGOSO, L.; FERRAGUTI, M.; SORIGUER, R. y FIGUEROLA, Jordi. «House sparrow uropygial gland secretions do not attract ornithophilic nor mammophilic mosquitoes», *Medical and Veterinary Entomology* 34 (2019), pp. 225-228; DOI: 10.1111/mve.12401.
- DOBSON, Andy; LAFFERTY, Kevin D.; KURIS, Armand M.; HECHINGER, Ryan F. y JETZ, Walter. «Homage to linnaeus: How many parasites? How many hosts?», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 10 (2008), pp. 11482-11489. <https://doi.org/10.17226/12501> [consulta: 19-05-2022].
- DOUGLAS, Hector D. «Colonial seabird’s paralytic perfume slows lice down: an opportunity for parasite-mediated selection?», *International Journal of Parasitology* 43 (2013), pp. 399-407; DOI: 10.1016/J.IJPARA.2013.01.004
- DOUGLAS, Hector D.; CO, Jason E.; CONNER, William E. y JONES, Tappey H. «Interspecific differences in *Aethia* spp. auklet odorants and evidence for chemical defense against ectoparasites», *Journal of Chemical Ecology* 30 (2004), pp. 1921-1935; DOI: 10.1023/b:joc.0000045586.59468.de
- DUBIEC, Anna; GÓZDŹ, Iga y MAZGAJSKI, Tomasz D. «Green plant material in avian nests», *Avian Biology Research* 6 (2013), pp. 133-146; [disponible en línea: https://doi.org/10.3184/175815513X13615363233558](https://doi.org/10.3184/175815513X13615363233558) [consulta: 19-05-2022].
- DUMBACHER, John P.; BEEHLER, Bruce M.; SPANDE, Thomas F.; GARRAFFO, H. Martin y DALY, John W. «Homobatrachotoxin in the genus *Pitohui*: chemical defense in birds?», *Science* 258 (1992), pp. 799-801; DOI: 10.1126/science.1439786
- DUMBACHER, John P.; SPANDE, Thomas F. y AND DALY, John W. «Batrachotoxin alkaloids from passerine birds: a second toxic bird genus (*Ifrita kowaldi*) from New Guinea», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97 (2000), pp. 12970-12975; DOI: 10.1073/PNAS.200346897

- EISNER, [Thomas](#) y ANESHANSLEY, [Daniel](#). «“Anting” in Blue Jays: Evidence in support of a food-preparatory function», *Chemoecology* 18 (2008), pp. 197-203; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1007/s00049-008-0406-3> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- EZENWA, [Vanessa](#) O.; GERARDO, [Nicole](#) M.; INOUE, [David](#) W.; MEDINA, [Mónica](#) y XAVIER, [Joao](#) B. «Animal behavior and the microbiome», *Science* 338 (2012), pp. 198-199; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1126/science.1227412> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- FARRIS, [Hamilton](#) E.; OSHINSKY, [Michael](#); FORREST, [Timothy](#) G. y HOY, [Ron](#) R. «Auditory sensitivity of an acoustic parasitoid (*Emblemasoma* sp., Sarcophagidae, Diptera) and the calling behavior of potential hosts», *Brain Behavior and Evolution* 72 (2009), pp. 16-26.
- FITZE, [Patrick](#) S.; TSCHIRREN, [Barbara](#) y RICHNER, [Heinz](#). «Life history and fitness consequences of ectoparasites», *Journal of Animal Ecology* 73 (2004), pp. 216-226; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00799.x> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- GARVIN, [Mary](#) C.; AUSTIN, [Amy](#); BOYER, [Kevin](#); GEFKE, [Madeleine](#); WRIGHT, [Celestina](#); PRYOR, [Yemko](#); SOBLE, [Annah](#) y WHELAN, [Rebecca](#) J. «Attraction of *Culex pipiens* to house sparrows is influenced by host age but not uropygial gland secretions», *Insects* 9 (2018), p. 127; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.3390/insects9040127> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- GÓMEZ, [Andrés](#) y NICHOLS, [Elisabeth](#). «Neglected wild life: Parasitic biodiversity as a conservation target», *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 2 (2013), pp. 222-227; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2013.07.002> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- GONZALEZ, [Guillermo](#); SORCI, [Gabriele](#); SMITH, [Linda](#) C. y LOPE, [Florentino](#) de. «Social Control and Physiological Cost of Cheating in Status Signalling Male House Sparrows (*Passer domesticus*)», *Ethology* 108 (2002), pp. 289-302.
- GOODMAN, [Graham](#) B.; KLINGENSMITH, [Margaux](#) C.; BUSH, [Sarah](#) E. y CLAYTON, [Dale](#) H. «The role of scratching in the control of ectoparasites on birds» *Auk* 137 (2020), pp. 1-9; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1093/auk/ukaa010> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- GUTIÉRREZ, [Jorge](#) S.; GRANADEIRO, [José](#) P.; BELO, [João](#); CORREIA, [Edna](#); HENRIQUES, [Mohamed](#); MONIZ, [Filipe](#); PAULINO, [João](#); TOMÁS, [André](#) y CATRY, [Teresa](#). «Sunning in extreme heat by the critically endangered hooded vulture: a strategy to fight ectoparasites?», *Ecology* 101 (2020), pp. 1-4; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1002/ecy.2948> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- HAFF, [Tonya](#) M. y MAGRATH, [Robert](#) D. «Calling at a cost: elevated nestling calling attracts predators to active nests», *Biology Letters* 7 (2011), pp. 493-495.
- HUDSON, [Peter](#) J.; DOBSON, [Andrew](#) P. y LAFFERTY, [Kevin](#) D. «Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites?», *Trends in Ecology and Evolution* 21 (2006), pp. 381-385.
- JACOB, [J.](#) y ZISWILER, [V.](#) «The uropygial gland», en D. S. Famer, J. R. King y K. C. Parker (eds.), *Avian Biology*, vol. VII, New York (NY), Academic Press, 1982, pp. 359-362.
- LAFFERTY, [Kevin](#) D.; DOBSON, [Andrew](#) P. y KURIS, [Armand](#) M. «Parasites dominate food web links», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103 (2006), pp. 11211-11216.
- LAFFERTY, [Kevin](#) D. «Biodiversity loss decreases parasite diversity: Theory and patterns», *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367 (2012), pp. 2814-2827; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0110> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- LAFFERTY, [Kevin](#) D.; ALLESINA, [Stefano](#); ARIM, [Matias](#); BRIGGS, [Cherie](#) J.; DE LEO, [Giulio](#); DOBSON, [Andrew](#) P.; DUNNE, [Jennifer](#) A.; JOHNSON, [Pieter](#) T. J.; KURIS, [Armand](#) M.; MARCOGLIESE, [David](#) J.; MARTINEZ, [Neo](#) D.; MEMMOTT, [Jane](#); MARQUET, [Pablo](#) A.; MCLAUGHLIN, [John](#) P.; MORDECAI, [Erin](#) A.; PASCUAL, [Mercedes](#); POULIN, [Robert](#) y

- THIELTGES, David W. 2008. "Parasites in food webs: The ultimate missing links". *Ecology Letters*, 11 (2008), pp. 533-546; [disponible en línea: https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01174.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01174.x) [consulta: 19-05-2022].
- LEHANE, Michael J. *The Evolution of Blood-Sucking in Insects*, Cambridge, Cambridge University Press, 2005.
- LEHMANN, Gerlind U. C. «Review of biogeography, host range and evolution of acoustic hunting in Ormiini (Insecta, Diptera, Tachinidae), parasitoids of nightcalling bushcrickets and crickets (Insecta, Orthoptera, Ensifera)» *Zoologischer Anzeiger* 242 (2003), pp. 107-120.
- LÓPEZ RULL, Isabel y MACÍAS GARCÍA, Constantino. «Control of invertebrate occupants of nests», en D. C. Deeming y S. J. Reynolds (eds.), *Nests, Eggs, and Incubation: New Ideas About Avian Reproduction*, Oxford, Oxford University Press, 2015, pp 82-96.
- LÓPEZ RULL, Isabel y GIL, Diego. «Do female spotless starlings *Sturnus unicolor* adjust maternal investment according to male attractiveness?», *Journal of Avian Biology* 40 (2009), pp. 254-262; [disponible en línea: https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04553.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04553.x) [consulta: 19-05-2022].
- LOYE, Jenella E. y CARROLL, Scott P. «Ectoparasite behavior and its effects on avian nest site selection», *Annals of the Entomological Society of America* 91(1998), pp. 159-163.
- LOYE, Jenella E. y ZUK, Marlene. *Bird-Parasite Interactions. Ecology, Evolution and Behaviour*, Oxford, Oxford University Press, 1991.
- MAGRATH, Robert D.; HAFF, Tonya M.; HORN, Andrew G. y LEONARD, Marty L. «Calling in the face of danger: predation risk and acoustic communication by parent birds and their offspring», *Advances in the Study of Behaviour* 41 (2010), pp. 187-253.
- MARTÍN VIVALDI, Manuel; PEÑA, Aránzazu; PERALTA SÁNCHEZ, Juan Manuel; SÁNCHEZ, Lourdes; ANANOU, Samir; RUIZ RODRÍGUEZ, Magdalena *et al.*, «Antimicrobial chemicals in hoopoe preen secretions are produced by symbiotic bacteria», *Proceedings of the Royal Society of London B* 277 (2010), pp. 123-130; DOI: 10.1098/rspb.2009.1377.
- MARTÍN VIVALDI, Manuel; RUIZ RODRÍGUEZ, Magdalena; SOLER, Juan José; PERALTA SÁNCHEZ, Juan Manuel; MÉNDEZ, María; VALDIVIA, Eva *et al.*, «Seasonal, sexual and developmental differences in hoopoe *Upupa epops* preen gland morphology and secretions: evidence for a role of bacteria», *Journal of Avian Biology* 40 (2009), pp. 191-205; DOI: 10.1111/j.1600-048x.2009.04393.x.
- MATTHEWS, Robert W. y MATTHEWS, Janice R. «Mechanocommunication», en R.W. Matthews y J. R. Matthews (eds.), *Insect behaviour*, 2nd. ed., Dordrecht (The Netherlands), Springer, 2010, pp. 291-339.
- MAZORRA ALONSO, Mónica; TOMÁS, Gustavo y SOLER, Juan José. «Microbially mediated chemical ecology of animals: A review of its role in conspecific communication, parasitism and predation», *Biology* 10 (2021), pp. 1-16; [disponible en línea: https://doi.org/10.3390/biology10040274](https://doi.org/10.3390/biology10040274) [consulta: 19-05-2022].
- MC FALL-NGAI, Margaret; HADFIELD, Michael G.; BOSCH, Thomas C. G.; CAREY, Hannah V.; DOMAZET-LOŠO, Tomislav; DOUGLAS, Angela E.; DUBILIER, Nicole; EBERL, Gerard; FUKAMI, Tadashi; GILBERT, Scott F.; HENTSCHEL, Ute; KING, Nicole; KJELLEBERG, Staffan; KNOLL, Andrew H.; KREMER, Natacha; MAZMANIAN, Sarkis K.; METCALF, Jessica L.; Neelson, Kennet; Pierce, Naomi E.; Rawls, John F.; Reid, Ann; Ruby, Edward G.; RUMPHO, Mary; SANDERS, Jon G.; TAUTZ, Diethard y WERNEGREN, Jennifer J. «Animals in a bacterial world, a new imperative for the life sciences», *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110 (2013), pp. 3229-3236; [disponible en línea: https://doi.org/10.1073/pnas.1218525110](https://doi.org/10.1073/pnas.1218525110) [consulta: 19-05-2022].
- MENNERAT, Adèle; MIRLEAU, Pascal; BLONDEL, Jacques; PERRET, Philippe; LAMBRECHTS, Marcel M. y HEEB, Philipp. «Aromatic plants in nests of the blue tit *Cyanistes caeruleus*

- protect chicks from bacteria», *Oecologia* 161 (2009), pp. 849-855; [disponible en línea: https://doi.org/10.1007/s00442-009-1418-6](https://doi.org/10.1007/s00442-009-1418-6) [consulta: 19-05-2022].
- MENNERAT, Adèle; PERRET, Philippe; BOURGAULT, Patrice; BLONDEL, Jacques; GIMENEZ, Olivier; THOMAS, Don W.; HEEB, Philipp y LAMBRECHTS, Marcel M. «Aromatic plants in nests of blue tits: positive effects on nestlings», *Animal Behaviour* 77 (2009), pp. 569-574; [disponible en línea: https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.008](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.008) [consulta: 19-05-2022].
- MENNERAT, Adèle; PERRET, Philippe; CARO, Samuel P.; HEEB, Philipp y LAMBRECHTS, Marcel M. «Aromatic plants in blue tit *Cyanistes caeruleus* nests: No negative effect on blood-sucking *Protocalliphora* blow fly larvae», *Journal of Avian Biology* 39 (2008), pp. 127-132; [disponible en línea: https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2008.04400.x](https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2008.04400.x) [consulta: 19-05-2022].
- MOYER, Brett R. y CLAYTON, Dale H. «Avian defences against ectoparasites», en H. F. van Emdenand & M. Rothschild (eds): *Insect and Bird Interactions*, Andover, Intercept, 2004, pp. 243-259; DOI: 10.1002/9783527802883.ch12.
- MOYER, Brett R. y WAGENBACH, Gary E. «Sunning by Black Noddies (*Anous minutus*) May Kill Chewing Lice (*Quadriceps hopkinsi*)», *The Auk* 112 (1995), pp. 1073-1077.
- MULLEN, Gary R. y DURDEN, Lance A. *Medical and Veterinary Entomology*, San Diego (CA), Academic Press, 2002.
- NEGRO, Juan J.; GALVÁN, Ismael y POTTI, Jaime. «Adaptive plumage wear for increased crypsis in the plumage of Palearctic larks (Alaudidae)», *Ecology* 100 (2019), pp. 1-4; [disponible en línea: https://doi.org/10.1002/ecy.2771](https://doi.org/10.1002/ecy.2771) [consulta: 19-05-2022].
- POLO, Vicente; LÓPEZ RULL, Isabel; GIL, Diego y VEIGA, José P. «Experimental addition of green plants to the nest increases testosterone levels in female spotless starlings», *Ethology* 116 (2010), pp. 129-137; [disponible en línea: https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01724.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01724.x) [consulta: 19-05-2022].
- POLO, Vicente; VEIGA, José P.; CORDERO, Pedro J.; VIÑUELA, Javier y MONAGHAN, Pat. «Female starlings adjust primary sex ratio in response to aromatic plants in the nest», *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271 (2004), pp. 1929-1933; [disponible en línea: https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2801](https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2801) [consulta: 19-05-2022].
- POULIN, Robert y MORAND, Serge. «The diversity of parasites», *Quarterly Review of Biology* 75 (2000), pp. 277-293.
- POULIN, Robert. «The intra- and interspecific relationships between abundance and distribution in helminth parasites of birds», *Journal of Animal Ecology* 68 (1999), pp. 719-725; [disponible en línea: https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00319.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00319.x) [consulta: 19-05-2022].
- PRICE, Peter W. *Evolutionary Biology of Parasites*, Princeton, Princeton University Press, 1980.
- REVIS, Hannah C. y WALLER, Deborah A. «Bactericidal and fungicidal activity of ant chemicals on feather parasites: an evaluation of anting behavior as a method of self-medication in songbirds», *The Auk* 121 (2004), pp. 1262-1268
- RIVERO, Ana y GANDON, Sylvain. «Evolutionary Ecology of Avian Malaria: Past to Present», *Trends in Parasitology* 34 (2018), pp. 712-726; [disponible en línea: https://doi.org/10.1016/j.pt.2018.06.002](https://doi.org/10.1016/j.pt.2018.06.002) [consulta: 19-05-2022].
- ROBERT, D. y HOY, R. R. «Auditory systems in insects», en G. North & R. J. Greenspan (eds.), *Invertebrate Neurobiology*, New York (NY), Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2007, pp. 155-184.
- ROSS, Ronald. «Researches on malaria», *Nobel Lecture*, december, 12 (1902) (*From Nobel Lectures, Physiology or Medicine 1901-1921*, Elsevier Publishing Company, Amsterdam, 1967).

- RUIZ CASTELLANO, [Cristina](#); TOMÁS, [Gustavo](#); RUIZ RODRÍGUEZ, [Magdalena](#) y SOLER, [Juan José](#). «Nest material preferences by spotless starlings», *Behavioral Ecology* 29 (2018), pp. 137-144; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1093/beheco/arx139> [consulta: 19-05-2022].
- RUIZ CASTELLANO, [Cristina](#), TOMÁS, [Gustavo](#), RUIZ RODRÍGUEZ, [Magdalena](#), MARTÍN GÁLVEZ, [David](#) y SOLER, [Juan José](#). «Nest material shapes eggs bacterial environment», *PLoS ONE* 11 (2016), pp. 1-21; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0148894> [consulta: 19-05-2022].
- RUSSELL, [Curtis B.](#) y HUNTER, [Fiona F.](#) «Attraction of *Culex pipiens/restuans* (Diptera: Culicidae) mosquitoes to bird uropygial gland odors at two elevations in the Niagara region of Ontario», *Journal of Medical Entomology* 42 (2005), pp. 301-305; DOI: 10.1603/0022-2585(2005)042[0301:aocrdc]2.0.co;2
- SCOTT-BAUMANN, [James F.](#) y MORGAN, [Eric R.](#) «A review of the nest protection hypothesis: Does inclusion of fresh green plant material in birds' nests reduce parasite infestation?», *Parasitology* 142 (2015), pp. 1016-1023; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1017/S0031182015000189> [consulta: 19-05-2022].
- SENZAKI, [Masayuki](#); KADOYA, [Taku](#) y FRANCIS, [Clinton D.](#) «Direct and indirect effects of noise pollution alter biological communities in and near noise-exposed environments», *Proceedings of the Royal Society of London B* 287 (2020), 20200176. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.0176> [consulta: 19-05-2022].
- SOLER, [Juan José](#); MARTÍN VIVALDI, [Manuel](#); PERALTA SÁNCHEZ, [Juan Manuel](#) y RUIZ RODRÍGUEZ, [Magdalena](#). «Antibiotic-producing bacteria as a possible defence of birds against pathogenic microorganisms», *Open Ornithology Journal* 3 (2010), pp. 93-100; DOI: 10.2174/1874453201003010093
- SOLER, [Juan José](#); MARTÍN VIVALDI, [Manuel](#); RUIZ RODRÍGUEZ, [Magdalena](#); VALDIVIA, [Eva](#); MARTÍN PLATERO, [Antonio M.](#); MARTÍNEZ BUENO, [Manuel](#); [PERALTA SÁNCHEZ, Juan Manuel y MÉNDEZ, María](#). «Symbiotic association between hoopoes and antibiotic-producing bacteria that live in their uropygial gland», *Functional Ecology* 2 (2008), pp. 864-871; DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01448.x.
- SOLER, [Juan José](#); RUIZ CASTELLANO, [Cristina](#); FIGUEROLA, [Jordi](#); MARTÍN VIVALDI, [Manuel](#); MARTÍNEZ DE LA PUENTE, [Josué](#); RUIZ-RODRÍGUEZ, [Magdalena](#) y TOMÁS, [Gustavo](#). «Telomere length and dynamics of spotless starling nestlings depend on nest-building materials used by parents», *Animal Behaviour* 126 (2017), pp. 89-100; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.01.018> [consulta: 19-05-2022].
- SPENCER, [Hamish G.](#) y ZUK, [Marlene](#). «For Host's Sake: The Pluses of Parasite Preservation», *Trends in Ecology and Evolution* 31 (2016), pp. 341-343; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.02.021> [consulta: 19-05-2022].
- STRINGER, [Andrew P.](#) y LINKLATER, [Wayne](#). «Everything in moderation: principles of parasite control for wildlife conservation», *Bioscience* 64 (2014), pp. 932-937.
- SUKHDEO, [Michael V.](#) «Where are the parasites in food webs?», *Parasites and Vectors* 5 (2012), pp. 1-17; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1186/1756-3305-5-239> [consulta: 19-05-2022].
- SURES, [B.](#) «Accumulation of heavy metals by intestinal helminths in fish: An overview and perspective», *Parasitology* 126 (2003), pp. S53-S60.
- SYED, [Zainulabeuddin](#) y LEAL, [Walter S.](#) «Acute olfactory response of *Culex mosquitoes* to a human- and bird-derived attractant», *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106 (2009), pp. 18803-18808.
- TAKKEN, [Willem](#) y VERHULST, [Niels O.](#) «Host preferences of blood-feeding mosquitoes», *Annual Review of Entomology* 58 (2013), pp. 433-453.

- TOMA, [Takako](#); MIYAGI, [Ichiro](#); HIGA, [Yukiko](#); OKAZAWA, [Takao](#) y SASAKI, [Hitoshi](#). «Culicid and Chaoborid flies (Diptera: Culicidae and Chaoboridae) attracted to a CDC miniature frog call trap at Iriomote Island, the Ryuku Archipelago, Japan», *Medical Entomology and Zoology* 56 (2005), pp. 65-71.
- TOMÁS, [Gustavo](#); MARTÍN GÁLVEZ, [DAVID](#); RUIZ CASTELLANO, [Cristina](#); RUIZ RODRÍGUEZ, [Magdalena](#); PERALTA SÁNCHEZ, [Juan Manuel](#); MARTÍN VIVALDI, [Manuel](#) y SOLER, [Juan José](#). «Ectoparasite Activity During Incubation Increases Microbial Growth on Avian Eggs», *Microbial Ecology* 76 (2018), pp. 555-564; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1007/s00248-017-1140-6> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- TOMÁS, [Gustavo](#); MERINO, [Santiago](#); MARTÍNEZ DE LA PUENTE, [Josué](#); MORENO, [Juan](#); MORALES, [Judith](#) y RIVERO DE AGUILAR, [Juan](#). «Nest size and aromatic plants in the nest as sexually selected female traits in blue tits», *Behavioral Ecology* 24 (2013), pp. 926-934; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1093/beheco/art015> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- TOMÁS, [Gustavo](#); MERINO, [Santiago](#); MARTÍNEZ DE LA PUENTE, [Josué](#); MORENO, [Juan](#); MORALES, [Judith](#); LOBATO, [E.](#); RIVERO DE AGUILAR, [Juan](#) y CERRO, [S.](#) del. «Interacting effects of aromatic plants and female age on nest-dwelling ectoparasites and blood-sucking flies in avian nests», *Behavioural Processes* 90: 246-253; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2012.02.003> [[consulta: 19-05-2022](#)].
- TOMÁS, [Gustavo](#) y SOLER, [Juan José](#). «Begging and ectoparasite attraction», *Animal Behaviour* 113 (2016), pp. 93-98.
- TOMÁS, [Gustavo](#); ZAMORA MUÑOZ, [Carmen](#); MARTÍN VIVALDI, [Manuel](#); BARÓN, M. [Dolores](#); RUIZ CASTELLANO, [Cristina](#) y SOLER, [Juan José](#). «Effects of Chemical and Auditory Cues of Hoopoes (*Upupa epops*) in Repellence and Attraction of Blood-Feeding Flies», *Frontiers in Ecology and Evolution* 8 (2020), 579667; DOI: 10.3389/fevo.2020.579667.
- VALKIŪNAS, [Gediminas](#). *Avian Malaria Parasites and Other Haemosporidia*, Boca Raton (FL), CRC Press, 2005.
- YAN, [Jayue](#); GANGOSO, [Laura](#); RUIZ, [Santiago](#); SORIGUER, [Ramón](#); FIGUEROLA, [Jordi](#) y MARTÍNEZ DE LA PUENTE, [Josué](#). «Understanding host utilization by mosquitoes: determinants, challenges and future directions», *Biological Reviews* 96 (2021), pp. 1367-1385; [disponible en línea](#): <https://doi.org/10.1111/brv.12706> [[consulta: 19-05-2022](#)].