

# ¿Qué hemos aprendido sobre las relaciones entre los vertebrados terrestres nativos y sus parásitos en Macaronesia?

J. C. Illera<sup>1,\*</sup>, A. Perera<sup>2</sup>

(1) Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad (UMIB, UO-CSIC-PA), Universidad de Oviedo, Campus de Mieres, Edificio de Investigación 5ª Planta, 33600 Mieres, Asturias, España. ORCID id: 0000-0002-4389-0264

(2) Centro de Investigação em Biodiversidade e Recursos Genéticos (CIBIO-InBIO), Universidade do Porto, Campus Agrario de Vairão, Rua Padre Armando Quintas, 4485-661, Vairão, Portugal. ORCID id: 0000-0002-7466-4753

\* Autor de correspondencia: J.C. Illera [illerajuan@uniovi.es / jcillera3@hotmail.com]

> Recibido el 05 de abril de 2020 - Aceptado el 02 de junio de 2020

**Illera, J.C., Perera, A. 2020. ¿Qué hemos aprendido sobre las relaciones entre los vertebrados terrestres nativos y sus parásitos en Macaronesia? *Ecosistemas* 29(2):1971. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1971>.**

Macaronesia es una región compuesta por cinco archipiélagos de origen volcánico, y en las últimas tres décadas se ha constituido en un escenario ideal donde testar diferentes hipótesis sobre colonización, diversificación y extinción de biotas terrestres. Con el presente artículo, pretendemos reivindicar también el papel de Macaronesia como escenario único a la hora de avanzar en el conocimiento de las relaciones hospedador-parásito. Aves y reptiles han sido los vertebrados nativos más estudiados y son, por tanto, el objeto de esta revisión. En general, podemos decir que tanto la prevalencia como la riqueza de parásitos se ajustan bien a los postulados desarrollados en la teoría de biogeografía de islas, en donde las islas grandes y cercanas al continente albergan el mayor número de especies de parásitos y los valores más altos de prevalencia, al menos en los grupos de parásitos que necesitan de dos hospedadores. La temperatura y diversos factores antrópicos son las variables que mejor explican los niveles de parasitemia aviar, mientras que con los reptiles todavía no tenemos información al respecto. A pesar de estos avances prometedores estamos en un momento muy inicial en nuestra comprensión del papel de los vectores invertebrados en las dinámicas y ciclos de vida de los parásitos a diferentes niveles: incompatibilidad o especificidad entre los parásitos y sus vectores invertebrados, cambios en la abundancia de estos vectores y sus efectos en la dinámica de los parásitos, o especificidad entre los hospedadores invertebrados y vertebrados. Futuros trabajos donde se analicen las variaciones entre las relaciones hospedador-parásito a través de la teoría de redes a lo largo de gradientes ambientales, sería un siguiente paso muy prometedor.

**Palabras clave:** apicomplexa; hemogregarinas; haemosporidios; hospedadores intermedios y definitivos; viruela aviar; biogeografía insular

**Illera, J.C., Perera, A. 2020. Where are we in the host-parasite relationships of native land vertebrates in Macaronesia? *Ecosistemas* 29(2):1971. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1971>.**

Over the last two decades, Macaronesia has proved to be an ideal system for biologists who seek to unravel patterns and processes of colonisation, diversification, and extinction of different taxa. Much of this research has been performed with plants and animals but few studies have analysed this topic using parasite assemblages. Here we review the influence of Macaronesian vertebrate parasites on our understanding of host-parasite relationships. Studies focused on native terrestrial birds and reptiles have provided information on presence, prevalence and genetic characterization of haematozoan and gastrointestinal parasites. In general, results support recognised concepts within the theory of island biogeography where parasite diversity (and prevalence) is positively associated with island area, but negatively associated with island isolation, at least in parasites with two-host life cycle. In addition, anthropogenic factors emerge as important factors governing the distribution and prevalence of avian parasites, while for reptiles such information is absent. We show that parasites are not uniformly distributed in reptiles, but lizards host the majority number of species and the highest prevalence levels. Such a result could be explained due to their earlier age of colonisation and specific life history traits. Despite these promising advances, we are at a very early stage in our understanding of the role of intermediate hosts in different aspects: incompatibility or specificity between parasites and their hosts; specificity between intermediate and definitive hosts; or how variations in host abundance affects parasite dynamics. Finally, we will introduce future avenues of research that will be needed to carry out, in order to understand the ultimate mechanisms shaping parasite communities in Macaronesia.

**Key words:** apicomplexa; avian pox; hemogregarines; haemosporidians; island biogeography; primary and secondary hosts

## Introducción

Durante las últimas tres décadas, los diferentes archipiélagos que constituyen la región macaronésica (i.e. Azores, Madeira, Salvajes, Canarias y Cabo Verde) se han constituido en verdaderos laboratorios para testar diferentes hipótesis sobre colonización, diversificación y extinción de biotas terrestres; gracias en gran me-

dida a la gran heterogeneidad de edades geológicas, situación geográfica, diversidad de hábitats y altos niveles de endemidad que presentan este conjunto de islas volcánicas (Juan et al. 2000; Illera et al. 2012, 2016; Valente et al. 2017, 2020). Una parte muy relevante de estas hipótesis han sido evaluadas a través del uso de marcadores moleculares. Estos trabajos han sido posibles gracias a que la información responsable del funcionamiento de los seres

vivos (la cual reside en los genes), está sometida a un constante cambio, y esta variación es susceptible de ser cuantificada, analizada y comparada. Con el uso rutinario de la reacción en cadena de la polimerasa (más conocida por su acrónimo inglés, PCR), y el desarrollo de metodologías de segunda generación (*Next Generation Sequencing*, NGS), las cuales permiten secuenciar amplias regiones del genoma de cualquier ser vivo, se ha conseguido dar un salto cualitativo y cuantitativo formidable en nuestra comprensión de estos procesos, ya que podemos interrogar a los genes (desde uno hasta todo el genoma) de cualquier especie, sobre una infinidad de cuestiones tales como la estructura y dinámica de sus poblaciones, biogeografía, identidad taxonómica, etc. Muchos de estos trabajos se han abordado desde la perspectiva animal (invertebrados y vertebrados), o vegetal (briófitos, gimnospermas y angiospermas), confirmando la enorme riqueza de la región macaronésica en número de endemismos. Sin embargo, solo en la última década hemos empezado a conocer más detalles acerca de la composición y dinámica de los parásitos (i.e., organismos que dependen estrechamente de otros para sobrevivir y completar su ciclo vital) de estas biotas, sean animales, protozoos o virus (ej. [Foronda et al. 2005, 2009](#); [Hille et al. 2007](#); [Santos et al. 2011a, 2011b](#)). Parte de la información obtenida se ha centrado en detectar la presencia de parásitos con potencial infeccioso en humanos como *Angiostrongylus cantonensis*, *Toxoplasma gondii* o *Coxiella burnetii*, en especies introducidas como ratas o ratones ([Foronda et al. 2015](#); [Cervená et al. 2019](#)). De igual manera, recientemente se han dedicado esfuerzos a identificar potenciales vectores en Canarias capaces de transmitir enfermedades letales en la cabaña caprina, un sector clave en el tejido productivo del archipiélago ([Martínez-de la Puente et al. 2012a](#)), o incluso en humanos como la dirofilariasis ([Martínez-de la Puente 2012b](#)). No obstante, los resultados más interesantes desde un punto de vista ecológico y evolutivo provienen del estudio de los parásitos de la fauna vertebrada nativa. Algunos estudios han proporcionado información muy valiosa sobre la biogeografía insular de los parásitos, o sobre su papel determinante a la hora de seleccionar genotipos en sus hospedadores. De hecho, gracias a estos resultados hemos podido identificar que algunos grupos de parásitos son asimismo endémicos de estas islas. Con el presente artículo, pretendemos reivindicar también el papel de Macaronesia como escenario ideal a la hora de avanzar en el conocimiento de las relaciones hospedador-parásito; también como marco incomparable para desenredar el papel que desempeñan los invertebrados a la hora de actuar como vectores necesarios en la transmisión del parásito. Para ello, vamos a centrar el contenido de este artículo en los parásitos de los vertebrados (aves y reptiles terrestres) nativos de Macaronesia que son los vertebrados más estudiados hasta la fecha.

## Relaciones entre aves y sus parásitos

### Biogeografía insular

La mayoría de los estudios publicados hasta la fecha en Macaronesia, en donde se ha analizado tanto prevalencia (i.e. porcentaje de individuos infectados) como riqueza de parásitos se han desarrollado mayoritariamente usando técnicas moleculares. La técnica PCR permite generar millones de copias de un gen (completo o un fragmento) del parásito bajo estudio, a través de sucesivos ciclos de replicación molecular. Esta aproximación facilita la detección del parásito en la muestra analizada, incluso cuando las tasas de parasitemia son muy bajas. La técnica PCR le confiere, por tanto, ventajas de detección sobre la inspección ocular tradicional de frotis la cual ofrece muchos resultados negativos cuando el número de parásitos circulante en sangre es bajo. Además, gracias a las PCR cuantitativas (qPCR), las técnicas moleculares también permiten cuantificar la carga parasitaria, si bien es verdad que hasta la fecha esta aproximación cuantitativa no ha sido rutinariamente explorada en Macaronesia.

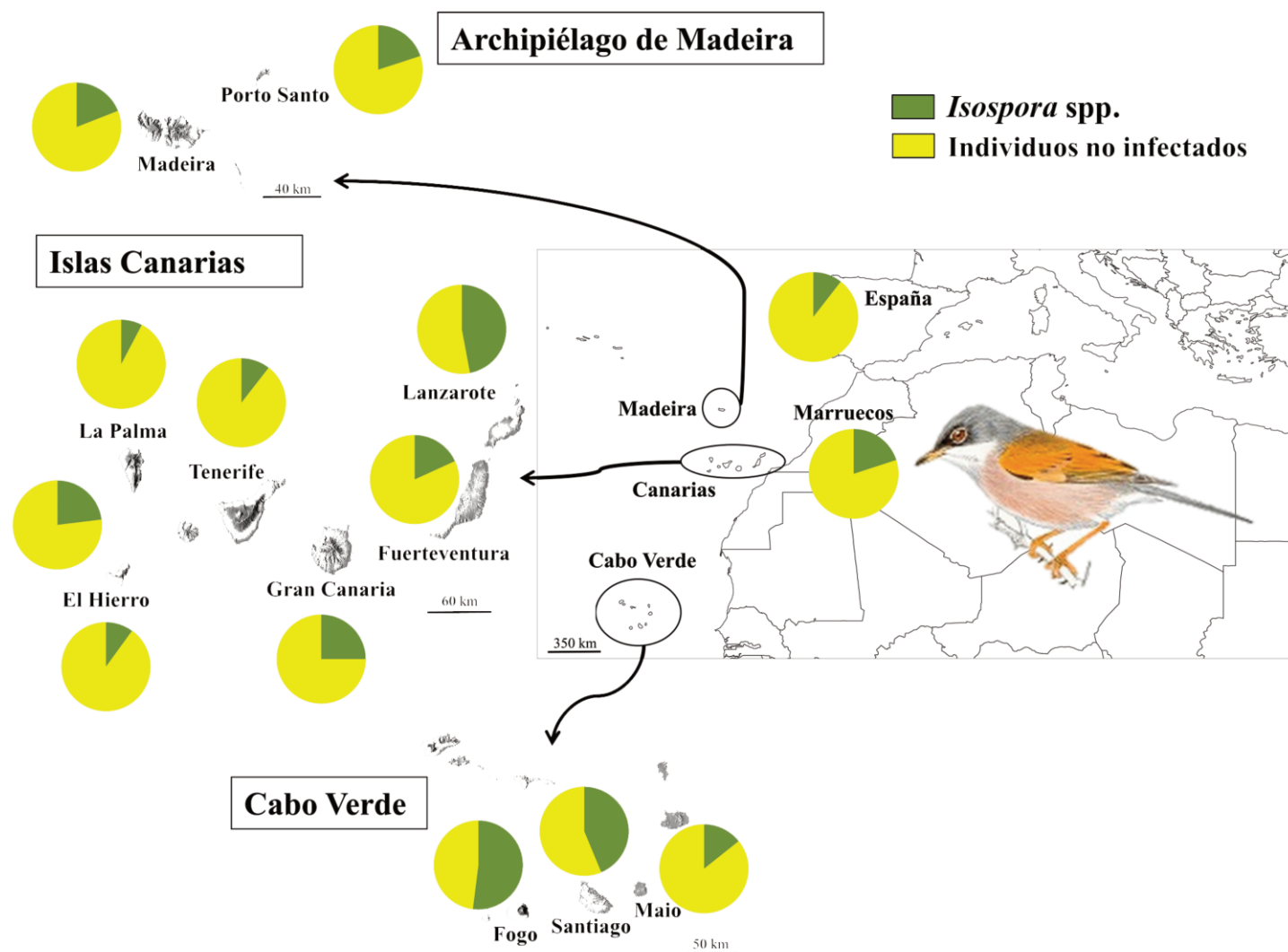
Los resultados obtenidos tanto con el uso generalizado de las PCR, como con la detección visual de los parásitos, han puesto de manifiesto dos ideas generales: 1) la prevalencia suele ser mayor

cuanto más cerca están las islas del continente y, 2) en general, la riqueza de linajes (i.e., haplotipos o entidades genéticas únicas) es menor en las islas que en el continente. Estos resultados además son, en general, consistentes con independencia del grupo de parásito estudiado: viruela aviar, haemosporidios, fitirápteros o ácaros, pero también de la especie de huésped analizada ([Illera et al. 2008](#); [Hellgren et al. 2011](#); [Spurgin et al. 2012](#); [Pérez-Rodríguez et al. 2013a](#); [Barrientos et al. 2014](#); [Rodrigues et al. 2015](#); [Literák et al. 2015](#)). Estos hallazgos no son sorprendentes pues se ajustan perfectamente al modelo propuesto en la teoría de biogeografía de islas propuesta por Robert H. MacArthur y Edward O. Wilson, a mediados del siglo XX en donde la riqueza de especies está positivamente asociada con el tamaño de la isla, pero negativamente relacionada con su distancia al continente ([MacArthur y Wilson 1967](#)). Sin embargo, una notable excepción lo representan los coccidios aviáres. Este grupo de parásitos gastrointestinales, a pesar de pertenecer al Phylum Apicomplexa (el mismo que provoca la malaria aviar) no precisan de un hospedador intermedio para completar su ciclo biológico. La transmisión se produce cuando las aves no infectadas consumen agua o alimento que contienen ooquistes esporulados. En uno de los escasos trabajos publicados hasta la fecha en medios insulares con este grupo de parásitos aviáres, se ha revelado en Macaronesia un patrón de prevalencia no concordante con la teoría de biogeografía de islas ([Illera et al. 2015](#)). De esta manera, los valores encontrados en su hospedador aviar, la curruca tomillera (*Sylvia conspicillata*) fueron bastante heterogéneos entre las 12 poblaciones insulares estudiadas, y no guardaban relación con su tamaño o situación geográfica ([Fig. 1](#)). Este resultado, llevó a desarrollar un nuevo concepto acuñado como la hipótesis del hándicap del hospedador múltiple '*multiple host handicap hypothesis*' ([Illera et al. 2015](#)). Esta hipótesis predice que los parásitos que precisan de más de un hospedador (como los haemosporidios), tendrán más dificultades en asentarse en un medio insular, ya que necesitan que todos los hospedadores colonicen esa isla, circunstancia siempre más difícil que si solo necesita un hospedador (como los coccidios). Otro aspecto asimismo sorprendente fue el encontrar, no solo que las islas macaronésicas mantenían unos niveles de diversidad genética de coccidios más altos que las poblaciones continentales, sino el reportar un proceso co-evolutivo entre el parásito coccidio y el hospedador aviar nunca antes documentado a nivel poblacional ([Illera et al. 2015](#)). En otras palabras, este grupo de parásitos independientemente de que sean más o menos abundantes, parecen ser muy específicos a cada isla, e incluso con procesos de divergencia extraordinariamente altos dentro de cada isla. En el futuro, será interesante comprobar si esta especificidad es algo excepcional o si, por el contrario, es un patrón común de este grupo de parásitos gastrointestinales.

### Los factores antrópicos favorecen a los parásitos

Hoy en día es bien conocido y demostrado como las acciones antrópicas son las principales responsables de la extinción de especies. Estas acciones se pueden resumir con el aforismo "los cuatro jinetes del Apocalipsis", las cuales incluyen: la alteración o destrucción de hábitats, la eliminación directa por medio de la sobre explotación de las especies (caza o pesca), las extinciones en cadena a través de la extinción de especies clave, y la introducción de especies invasoras ([Diamond 1984](#)). En la actualidad podríamos añadir otras como el cambio climático, si bien es verdad que sus consecuencias podrían ubicarse fácilmente en alguno de los "jinetes" anteriores. Sea como fuere, es relativo al primer y último "jinete" donde tenemos que profundizar en nuestra comprensión de la expansión de los parásitos en los medios insulares.

Los primeros trabajos intentando entender los factores que determinan las dinámicas hospedador-parásito en Macaronesia son muy recientes. Estos trabajos estuvieron centrados en desenredar los factores abióticos y bióticos que explican las prevalencias de parásitos aviáres (haemosporidios y viruela aviar) encontradas en Canarias y Madeira. En este sentido, la isla de Tenerife ha sido objeto de estudios detallados gracias a la alta diversidad de hábitats que mantiene, y su amplitud de registros climáticos. En estos estu-



**Figura 1.** Prevalencia (%) de coccidios (*Isospora* spp.) encontrada en la curruca tomillera (*Sylvia conspicillata*) en Macaronesia, península ibérica y norte de África. En amarillo se representan los individuos no infectados y en verde las aves infectadas (datos obtenidos de Illera et al. 2015).

**Figure 1.** Map showing the prevalence of coccidians (*Isospora* spp.) in the spectacled warbler (*Sylvia conspicillata*) in Macaronesia, Morocco and Iberia. Green colour represents individuals infected with *Isospora*, and yellow colour depicts uninfected birds (data from Illera et al. 2015).

dios se puso de manifiesto que la temperatura fue un potente predictor de la prevalencia de estos parásitos, tanto a nivel específico como a nivel de comunidad (Gonzalez-Quevedo et al. 2014; Padilla et al. 2017). Este resultado no fue una sorpresa, puesto que el género de haemosporidio más prevalente encontrado en Tenerife fue *Plasmodium* (parásito del Phylum Apicomplexa, y responsable de la malaria aviar), el cual ya había sido relacionado positivamente con la temperatura en medios continentales (ej., Pérez-Rodríguez et al. 2013b; Illera et al. 2017a). Sin embargo, otros factores antrópicos tales como la distancia a puntos de agua artificial, y la distancia a granjas de aves de corral emergieron asimismo como predictores importantes, es decir, se encontró una mayor prevalencia de malaria aviar cuanto más cerca estaban las aves a estos lugares (Gonzalez-Quevedo et al. 2014; Padilla et al. 2017). Estos resultados se relacionaron con una mayor presencia de los vectores necesarios para la transmisión de estos patógenos a las aves, es decir, cuanto más próximos mayor probabilidad de estar infectado. Sin embargo, esta relación causa-efecto, si bien parece lógica necesita de ser contrastada en futuros estudios. En Porto Santo (Madeira) la distancia a puntos de agua, y factores climáticos relacionados con la altitud (mayor prevalencia en altitudes bajas) fueron los factores más determinantes que explicarían la prevalencia de malaria en el bisbita caminero (*Anthus berthelotii*) en esta isla (Armstrong et al. 2019). Sin embargo, un aspecto especialmente interesante, si bien todavía es necesario profundizar más en el futuro, es cómo los haemosporidios aviarios pueden estar seleccionando determinados genotipos de sus hospedadores

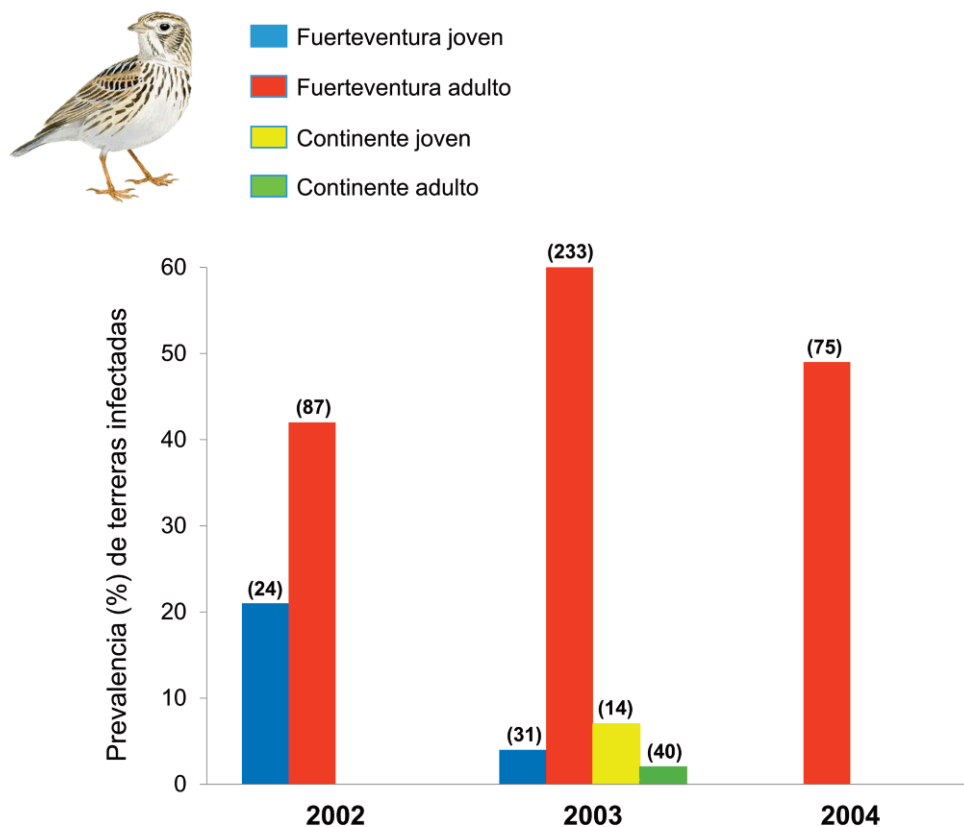
en Macaronesia. Esta cuestión ha sido abordada en el bisbita caminero tanto a nivel del Complejo Mayor de Histocompatibilidad (MHC), como a nivel genómico. El MHC es un conjunto de genes altamente polimórficos que participan en la activación del sistema inmunitario, a través de la síntesis de glucoproteínas que se asocian a los antígenos (i.e. los parásitos). Esta asociación ya sí puede ser reconocida por los linfocitos, lo cual es requisito imprescindible para su posterior eliminación. En un trabajo pionero desarrollado por Gonzalez-Quevedo et al. (2016) analizando el MHC Clase I, detectaron determinados alelos dentro de este complejo que estarían siendo seleccionados por aquellos bisbitas que vivían cerca de corrales de aves. Este resultado sugeriría que solo aquellos individuos portadores de estas variantes alélicas podrían sobrevivir en un ambiente con altas probabilidades de transmisión de estos patógenos. En otro trabajo genómico posterior, Armstrong et al. (2018) identificaron un gen (5239s1) que podría estar relacionado con la prevalencia de malaria aviar encontrada en esta especie. En un trabajo ulterior, se realizó un muestreo intensivo en las islas de Tenerife y Porto Santo, con el objetivo de identificar si las variantes alélicas de este gen podrían explicar la prevalencia de malaria en ambas islas. Sin embargo, el patrón encontrado fue un tanto inesperado ya que, si bien la variante homocigota de este gen sí estaría relacionada con tasas de infección bajas en Porto Santo (Armstrong et al. 2019), fue la variante heterocigota la que marcaría un efecto similar en Tenerife (Armstrong et al. 2018). Esta discrepancia en cuanto a la estructura del alelo, moldeada por la presencia del patógeno, merece ser investigada en mayor profundidad en

el futuro. Una posible explicación podría deberse al área de ambas islas. Así, el mayor tamaño de la isla de Tenerife (2034 km<sup>2</sup>) en relación con Porto Santo (42.17 km<sup>2</sup>), podría diluir la adaptación local provocada por el patógeno debido a una mayor movilidad de los individuos en la isla de mayor tamaño.

Los factores antrópicos pueden estar creando asimismo situaciones paradójicas en las relaciones hospedador-parásito, y esta circunstancia ha sido documentada en la isla de Fuerteventura. Carrete et al. (2009) estudiando el comportamiento de búsqueda de alimento de una especie paseriforme nativa de esta isla canaria, la terrera marismeña (*Alaudala rufescens*), encontraron que esta especie estaba usando de manera desproporcionada los corrales de cabras que jalonan la geografía de Fuerteventura para alimentarse. Este resultado parecía equilibrar de alguna manera el efecto negativo (tanto en productividad primaria y secundaria) que estas especies herbívoras introducidas provocan en la isla, con consecuencias dramáticas de pérdida de biodiversidad (Nogales et al. 2006). Sin embargo, el resultado más negativo radicaba en que era en los corrales donde se infectaban las aves con el virus de la viruela, lo cual tenía efectos negativos tanto para su condición física como para su productividad. Este resultado contrasta sin duda con los niveles bajos de prevalencia obtenidos con esta especie en los medios continentales en donde no tienen tal disponibilidad de granjas de cabras (Fig. 2). Por tanto, los corrales de cabras en Fuerteventura actuarían como trampas ecológicas para las poblaciones de aves que explotan estos “nichos ecológicos” antrópicos nuevos, ya que el precio que pagarían por alimentarse en estos corrales sería el tener una mayor probabilidad de infectarse con este patógeno; lo cual, como ya hemos comentado, tendría consecuencias negativas para su supervivencia y reproducción. Este resultado refleja lo complejo que pueden llegar a ser los efectos de las acciones antrópicas, y es una cuestión a tener en cuenta en nuestra comprensión sobre las dinámicas poblacionales de las aves en medios insulares.

### Interacciones hospedador-parásito-hospedador: un camino todavía por recorrer

Una cuestión que todavía nos queda lejos de comprender son las interacciones entre los parásitos que precisan de dos hospedadores para completar su ciclo biológico, como son los haemosporidios aviarios. Este grupo de parásitos ha sido estudiado de manera intensa los últimos años en Macaronesia, con resultados que, como ya apuntamos al comienzo de este artículo, apoyarían los preceptos postulados con la teoría de biogeografía de islas, en donde la prevalencia y riqueza de linajes va disminuyendo a medida que la isla disminuye su área e incrementa su aislamiento. Esta idea se muestra muy evidente cuando comparamos los resultados de dos estudios desarrollados en Tenerife y La Palma (dos islas que mantienen hábitats parecidos, incluyendo ecosistemas alpinos). Allí, a pesar de que se utilizaron metodologías y diseños similares, los resultados obtenidos fueron substancialmente distintos, con unos niveles de prevalencia y riqueza de linajes más altos en Tenerife (Padilla et al. 2017) que en La Palma (Illera et al. 2017b). Estos hallazgos se podrían explicar en función de la posición geográfica y tamaño de ambas islas, ya que Tenerife se sitúa más cerca del continente, pero también tiene una superficie mayor que La Palma. Sin embargo, lo que no es tan fácil de explicar es el porqué de estos niveles de prevalencia tan bajos encontrados en La Palma, donde sí hay haemosporidios aviarios (Illera et al. 2017b), así como los potenciales vectores (Illera et al. 2015). A día de hoy carecemos de información precisa de los factores que explicarían con certeza este resultado, pero quizás pudiera deberse a algún tipo de incompatibilidad o especificidad entre los parásitos y sus hospedadores invertebrados (dípteros), a una baja abundancia de potenciales vectores, o a una ausencia de especificidad entre los dípteros y sus presas las aves (Martínez-de la Puente et al. 2011; Ferraguti et al. 2018; Gangoso et al. 2019; Gutiérrez-López et al. 2020). De hecho, un resultado llamativo es que las prevalencias de haemosporidios del género *Haemoproteus* en aves sedentarias no migradoras fue-



**Figura 2.** Prevalencia (%) de viruela aviaria en la terrera marismeña (*Alaudala rufescens*) tanto en Fuerteventura (islas Canarias) como en el continente. Entre paréntesis se muestra el número de individuos analizados (datos obtenidos de Carrete et al. 2009).

**Figure 2.** Prevalence (%) of avian pox in the lesser short-toed lark (*Alaudala rufescens*) both in Fuerteventura (Canary Islands) and in the mainland. Sample size is shown in brackets (data from Carrete et al. 2009).

ron extremadamente bajas o ausentes en Azores, Madeira y Canarias (Illera et al. 2008; Hellgren et al. 2011; Spurgin et al. 2012; Gonzalez-Quevedo et al. 2014; Illera et al. 2017b; Padilla et al. 2017) y, sin embargo, sí alcanzaron unos niveles dominantes en Cabo Verde (Hille et al. 2007; Illera et al. 2015). Sin duda este es uno de los aspectos que más hace falta profundizar para poder comprender y explicar los patrones de prevalencia y riqueza encontrados en Macaronesia en general, y por qué unos grupos de parásitos (ej., *Haemoproteus*) mantienen una presencia testimonial en buena parte de Macaronesia, pero no en Cabo Verde. En este sentido parece plausible plantear que el tipo de hábitat predominante en el continente más cercano (África o Europa) pudiera estar condicionando la llegada de los vectores competentes para la transmisión de cada grupo de parásito.

## Relaciones entre reptiles y sus parásitos

A pesar de que los hemoparásitos de aves son los protagonistas de la mayor parte de estudios realizados sobre las relaciones hospedador-parásito en Macaronesia, en los últimos años se está produciendo un creciente interés por comprender lo que ocurre en otros grupos animales, en concreto en los saurópsidos no voladores, o más familiarmente conocidos como reptiles. La comparación entre los patrones observados en aves y reptiles es muy interesante, porque la capacidad de dispersión de los reptiles es mucho menor respecto a las aves, lo que puede promover en términos evolutivos una mayor diversidad de especies de parásitos a través de procesos de coevolución; siempre que los vectores también desarrollen capacidades dispersivas limitadas. De hecho, en general, la diversidad de hemoparásitos en los reptiles es mayor que la encontrada en aves o mamíferos (Telford Jr. 2008).

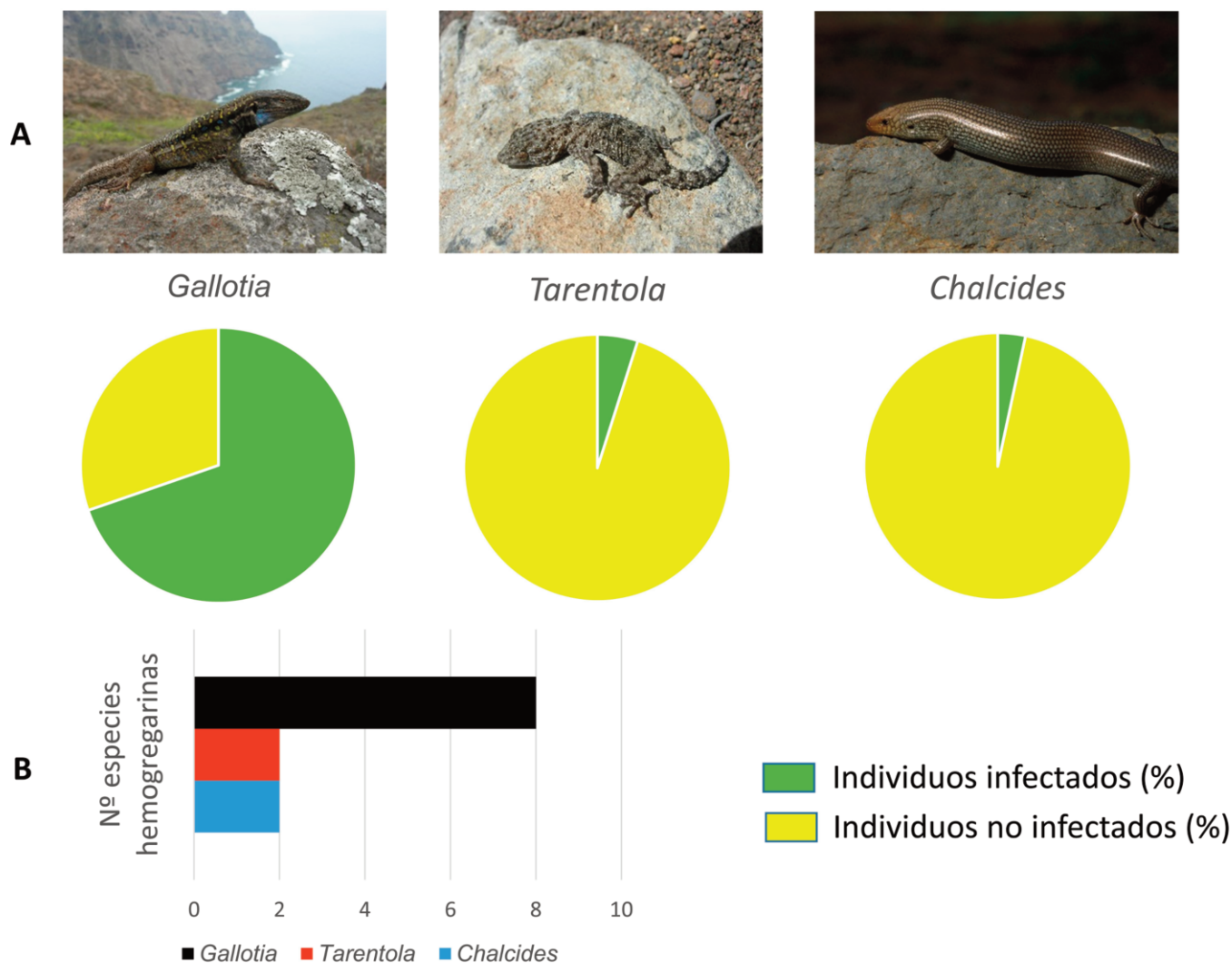
En Macaronesia, la riqueza de especies de reptiles a lo largo de los diferentes archipiélagos es muy dispar, pero está en consonancia con la situación geográfica de cada archipiélago. Cabo Verde y las Islas Canarias concentran el mayor número de reptiles nativos (alrededor de 22 especies en Cabo Verde y 15 en Canarias; Vasconcelos et al. 2013; Pleguezuelos et al. 2002); mientras que Madeira únicamente alberga dos reptiles nativos (Jesús et al. 2009), y Azores ninguna especie no introducida (Loureiro et al. 2008). En relación a sus parásitos, los grupos más estudiados son los nematodos, y dos grupos pertenecientes al Phylum Apicomplexa (hemogregarinas y hemococcidios). Al contrario de lo observado en las aves, hasta la fecha no existen registros de malaria (género *Plasmodium*), si bien conocemos que estos parásitos son comunes en reptiles en otros archipiélagos de zonas tropicales y subtropicales (Staats y Schall 1996). En este trabajo, vamos a sintetizar y discutir la información más relevante sobre los parásitos más comunes con los que se ha avanzado en nuestra comprensión de los patrones y procesos ecológicos y evolutivos que conforman las relaciones hospedador-parásito en los reptiles nativos macaronésicos (con la excepción de Azores). Así pues, nos centraremos en los dos tipos más frecuentes de apicomplejos, las hemogregarinas (Orden Eucoccidiorina, suborden Adeleiorina) y los hemococcidios (Orden Eucoccidiorina, suborden Eimeriorina). No obstante, también comentaremos brevemente la interesante relación coevolutiva identificada entre un grupo de gusanos nematodos (Phylum Nematoda) y sus hospedadores reptiles.

Las hemogregarinas son un grupo muy diverso, que recientemente ha experimentado ávidas discusiones taxonómicas (Karadjan et al. 2015; O'Donoghue 2017). Las hemogregarinas de reptiles tienen un ciclo de vida con dos hospedadores: un vertebrado (reptil) y un artrópodo hematófago (ácaro o garrapata); y en donde la transmisión tiene lugar por depredación. En las islas Canarias, estos invertebrados son extremadamente abundantes habiéndose descrito algunas especies endémica (Fain y Bannert 2000, 2002), circunstancia que ha propiciado una significativa diferenciación morfológica y genética de sus hemogregarinas parásitas (Tomé et al. 2019). Estos resultados parecen desalinearse con las predicciones relativas a la menor riqueza de parásitos en islas en relación con el continente. Sin embargo, es necesario recalcar que, al contrario

de lo que ocurre en las aves, la información que existe sobre las especies de parásitos en reptiles es todavía fragmentada y bastante limitada, especialmente en zonas continentales.

Uno de los resultados más llamativos es la marcada estructura geográfica encontrada en estos parásitos, que simultáneamente concuerda con la distribución de sus hospedadores vertebrados (Tomé et al. 2018, 2019); esta circunstancia refleja, en general, la historia evolutiva de la colonización de los reptiles de Canarias. Un resultado interesante es que no parece existir una presencia equitativa de parásitos en los tres grupos de reptiles canarios. Así, de los tres géneros de reptiles terrestres endémicos y/o nativos de Canarias, los lagartos (género *Gallotia*), están ampliamente parasitados en todo el archipiélago canario, mientras que las salamangueras o perenquenes (género *Tarentola*), y las lisejas o lisas (género *Chalcides*), la presencia de estos parásitos es más limitada (Fig. 3; Tomé et al. 2018, 2019). Pero ¿a qué se debe este resultado? Una explicación descansaría en que las elevadas abundancias de los lagartos en Canarias (Salvador 2015) podrían propiciar un aumento de las interacciones competitivas entre hospedadores, lo cual podría afectar negativamente a su sistema inmunitario facilitando, de esta manera, una mayor presencia de parásitos (Oppliger et al. 1998; Garrido y Pérez-Mellado 2013). Otra explicación vendría dada por el uso diferencial de hábitat que realizan los tres grupos de reptiles, así como sus diferentes ritmos de actividad y estrategias vitales (Mateo et al. 2007). En este sentido, los perenquenes se encuentran generalmente asociados a paredes y muros, las lisas tienen hábitos subterráneos y excavadores, y finalmente los lagartos, si bien ocupan muchos hábitats, se encuentran frecuentemente en el suelo desnudo, pero siempre asociados a zonas de piedras que le sirven de refugio. Estas diferencias podrían determinar también la presencia de los hospedadores invertebrados (garrapatas y ácaros) necesarios para que las hemogregarinas puedan completar su ciclo. Finalmente, juntamente con el sistema inmunitario, existen otras características intrínsecas, como el tamaño corporal, la edad (la cual se relaciona positivamente con el tamaño del individuo, Halliday y Verrell 1998), o la temperatura corporal, que podrían afectar el grado de parasitismo. Varios estudios muestran una relación positiva entre el tamaño corporal y la intensidad de parasitismo por hemogregarinas (Maia et al. 2014); como los lagartos son los reptiles más grandes esto explicaría que sean más prevalentes. Además, curiosamente, este patrón se observa en las especies de reptil menos longevas. En especies con mayor esperanza de vida esta tendencia desaparecería probablemente debido a la mayor capacidad de los organismos infectados de desarrollar mecanismos de eliminación de sus parásitos (Maia et al. 2014). No obstante, esta relación positiva entre respuesta inmune y edad, de existir, no tiene por qué ser generalizable a todas las especies de reptiles (Plasman et al. 2019). En el caso de los lagartos canarios, lo que sabemos es que son los reptiles más grandes, pero también conocemos que son menos longevos que lisas y perenquenes (<https://genomics.senescence.info/species/>). Si la combinación de estos factores son los responsables de su elevada carga parasitaria será una cuestión a evaluar en el futuro, a través de estudios específicos con diferentes cohortes de edades para cada grupo de reptiles. En resumen, a pesar de que estamos todavía lejos de entender las razones por las cuales los lagartos canarios presentan unas prevalencias y niveles de diversidad más altas que los otros dos grupos de reptiles, su mayor tamaño y abundancia podrían explicar el patrón observado, de una manera similar que ha sido reportado en otras especies de lagartos (ej. Oppliger et al. 1998; Amo et al. 2004; Garrido y Pérez-Mellado 2013).

Otros factores interesantes a considerar en el estudio de los parásitos de reptiles, son la temperatura corporal y la influencia de las condiciones ambientales, unos aspectos todavía no abordados en Macaronesia. Por tratarse de animales ectotermos, la temperatura corporal es más variable y podría jugar un papel importante tanto en la presencia de los ectoparásitos transmisores de las hemogregarinas (a través de buscar temperaturas más bajas para minimizar la carga de ectoparásitos, Megía-Palma et al. 2020), como en la propia replicación de éstas en el interior del organismo de estos



**Figura 3.** Prevalencia (A) y número de especies (B) de hemogregarinas (*Karyolysus* spp) presentes en los tres géneros de reptiles (*Gallotia*, *Tarentola* y *Chalcides*) en Canarias (datos obtenidos de [Tomé et al. 2018](#)).

**Figure 3.** Prevalence (A) and number of species (B) of hemogregarines (*Karyolysus* spp) occurring in the Canarian reptiles (*Gallotia*, *Tarentola* and *Chalcides*) (data from [Tomé et al. 2018](#)).

animales. Así, se ha comprobado que entre 21°C y 28 °C la tasa de multiplicación de las hemogregarinas dentro de sus hospedadores es significativamente menor que entre 29 °C y 35 °C ([Oppliger et al. 1996](#)). Sin embargo, en un reciente estudio analizando el papel de la altitud se obtuvieron resultados ambiguos. Así, si bien la abundancia de los ectoparásitos disminuyó con la altitud, la prevalencia e intensidad de los hemoparásitos aumentó. Este resultado fue interpretado como un posible incremento de la tolerancia a las infecciones por parásitos sanguíneos, porque en zonas elevadas de Sierra Nevada los lagartos son más corpulentos y tienen menor estrés oxidativo ([Álvarez-Ruiz et al. 2018](#)). No obstante, las conclusiones de este estudio hay que tomarlas como un punto de partida ya que fue desarrollado durante el período de actividad de estos lagartos (primavera-verano), circunstancia que limita nuestra comprensión sobre la variación anual en la distribución de los vectores, y del proceso de transmisión de los parásitos a los lagartos. En este sentido, Canarias, gracias a su estabilidad climática anual, emerge como un escenario ideal para desenredar las dinámicas hospedador-parásito en ciclos temporales completos, ya que tanto los vectores invertebrados como los reptiles aparecen activos en la mayoría de los ecosistemas canarios durante todo el año.

Un aspecto importante, si bien todavía controvertido, es el relativo a las consecuencias de las hemogregarinas sobre los hospedadores vertebrados. Las hemogregarinas infectan los glóbulos rojos, provocando distorsión y alteración de la función de transporte

de oxígeno ([Oppliger et al. 1996](#)). Sin embargo, a falta de estudios experimentales, los resultados sobre carga parasitaria y condición corporal en el campo no sugieren un efecto negativo evidente ([García-Ramírez et al. 2005](#); [Megía-Palma et al. 2016](#)). Otra consecuencia indirecta estaría relacionada con el potencial reproductor de los individuos infectados. [Megía-Palma et al. \(2016\)](#) encontraron una relación positiva en machos de *Gallotia galloti* en La Palma entre la intensidad de su coloración (que está asociada a un mejor potencial reproductor) y mayores cargas parasitarias. La energía invertida en la producción y mantenimiento de una determinada coloración, podría implicar una reducción de los recursos disponibles para el desarrollo de otras funciones vitales como, por ejemplo, la energía que demanda mantener un sistema inmune eficaz ([Megía-Palma et al. 2016](#)).

A pesar de los avances que hemos logrado a la hora de conocer mejor a los vectores de hemogregarinas, todavía estamos lejos de comprender cómo dichos parásitos infectan a sus vectores, e incluso del propio ciclo vital de estos invertebrados. De hecho, en este momento, hay más asunciones que certezas. En este sentido, existe un cierto consenso en pensar que los vectores más probables de las hemogregarinas de Canarias son los ácaros. En las islas Canarias se han encontrado varias especies de ácaros que muy probablemente son los vectores de las hemogregarinas descritas en *Gallotia* y *Tarentola*. En concreto, para *Gallotia* se han identificado hasta tres especies de ácaros del género *Ophyonissus* ([Fain y Ban-](#)

ner 2000, 2002), y para *Tarentola* ácaros del género *Geckobia* (Zapatero-Ramos et al. 1989). Existen evidencias que los ácaros hematófagos son hospedadores definitivos de hemogregarinas de los géneros *Karyolysus* y *Hepatozoon* (Álvarez-Calvo 1978; Allison y Desser 1981), por tanto, es esperable que también exista esa relación con los ácaros de las Islas Canarias. Sin embargo, estas suposiciones necesitan verificarse con estudios específicos que incluyan no solo la identificación de las especies de hemogregarinas en los ácaros, sino también estudios experimentales que confirmen el desarrollo del ciclo de vida del hemoparásito en el ácaro y su posterior transferencia al reptil. Además, serán necesarios también experimentos de competencia vectorial, ya que no todos los ácaros pueden ser hospedadores óptimos para todas las especies de hemogregarinas. Finalmente, también será importante muestrear la comunidad de invertebrados hematófagos de Canarias (más allá de los ácaros) para determinar si existen otros potenciales vectores de transmisión de las hemogregarinas.

Los ecosistemas insulares favorecen por otro lado la aparición de adaptaciones evolutivas interesantes, y en el caso de los parásitos de reptiles esto también se ha observado. Por ejemplo, tal y como sucede en las hemogregarinas, y en un gran número de parásitos apicomplejos, los hemococcidios del género *Sarcocystis* necesitan dos hospedadores para completar su ciclo. Brevemente, podemos decir que estos parásitos requieren en primer lugar de un hospedador intermedio para llevar a cabo la reproducción asexual (esquizogonia), y a continuación necesitan de un hospedador definitivo donde realizan la reproducción sexual (gametogonia). Además, en el caso de *Sarcocystis* el paso del hospedador intermediario al definitivo tiene lugar a través de eventos depredatorios siempre establecidos entre grupos taxonómicos distintos. Sin embargo, sorprendentemente, en el caso de la especie endémica *Sarcocystis gallotiae* el ciclo de vida se completa usando una única especie de hospedador, los lagartos del género *Gallotia*, que actúan como hospedadores definitivos e intermedios y en los que la transmisión se realiza por canibalismo (Matuschka y Bannert 1987). Este resultado adquiere sentido si tenemos en cuenta que los lagartos canarios colonizaron el archipiélago hace 17-20 millones de años (Cox et al. 2010), mientras que las aves nativas y endémicas canarias, las cuales depredan sobre los lagartos canarios (Padilla et al. 2012), tienen un origen mucho más reciente, mayoritariamente menos de 3 millones de años (Illera et al. 2012, 2016). Por tanto, parece plausible pensar que estos coccidios, cuando colonizaron las Islas Canarias, se vieron sin un depredador natural de los lagartos sobre el cual completar su ciclo vital. Sin embargo, gracias al comportamiento caníbal de los lagartos algunos parásitos pudieron completar su ciclo dentro del mismo hospedador, circunstancia que sería mantenida y favorecida por la selección natural generación tras generación.

## Conclusiones y futuras líneas de investigación

Es bien conocido que los ecosistemas insulares albergan comunidades de faunas con un elevado nivel de endemidad, pero también con un menor número de especies, lo cual es una consecuencia directa del tamaño y aislamiento de las islas con respecto a los medios continentales (MacArthur y Wilson 1967; Valente et al. 2020). Sin embargo, el aislamiento, el dinamismo geológico, y la gran diversidad de hábitats existente (características también propias de las islas oceánicas) favorece también la aparición de radiaciones espectaculares, incluyendo un gran número de novedades evolutivas fruto de las adaptaciones singulares que allí tienen lugar (Grant y Grant 2008; Losos 2011; Salces-Castellano et al. 2020). Esta circunstancia se traduce asimismo en la presencia de una comunidad de parásitos muy diversa con presencia de especies y/o linajes tanto generalistas como especialistas. No obstante, basándonos en la información publicada hasta la fecha, el proceso de diversificación de los parásitos macaronésicos ha sido, en general, más acentuado en reptiles que en aves, lo cual parece ser una consecuencia directa de su antigua colonización, de una menor capacidad de dispersión, y de sus mayores tasas de especiación. Desgraciadamente, nada sabemos de la comunidad de parásitos

que albergan los mamíferos macaronésicos, a pesar de que los murciélagos están representados con algo más de 10 especies nativas, algunas de ellas endémicas. Se hace imperioso el conocer los grupos parásitos que portan ya que, como bien sabemos, este grupo de vertebrados pueden actuar como formidables reservorios de un gran número de patógenos. Las consecuencias dramáticas que tiene el salto de parásitos propios de murciélagos hacia otras especies de vertebrados (incluida la nuestra), con sistemas inmunes menos eficientes a la hora de enfrentarse a los ataques víricos (Brook et al. 2020), son más que conocidas (ej. virus del Ébola, rabia o COVID-19).

Nuestro conocimiento de la parasitofauna en Macaronesia está ciertamente sesgado hacia el archipiélago canario. Sin embargo, esto no significa que los otros archipiélagos sean más pobres en parásitos. De hecho, basándonos en los resultados obtenidos en Canarias con los vertebrados endémicos, podemos aventurar que en Cabo Verde la riqueza de parásitos tanto aviares como de reptiles podría estar muy subestimada. Esta idea cobra fuerza cuando consideramos el alto número de vertebrados endémicos presentes en este archipiélago, de los cuales solo se ha estudiado una fracción muy pequeña. Por ejemplo, sólo en Cabo Verde, se han descrito al menos 22 especies de reptiles (Vasconcelos et al. 2013). En este sentido, por ejemplo, cuanto más se estudian los reptiles macaronésicos más especies de parásitos nuevos aparecen, incluso en especies introducidas. Este fue el caso de *Teira dugesii* una lagartija endémica de Madeira, pero introducida en Azores, en donde se encontró un linaje de hemogregarina desconocido (Rund et al. 2019).

Más allá de la necesidad de conocer mejor las comunidades de parásitos de vertebrados, así como los factores ecológicos tanto bióticos como abióticos que estarían determinando su prevalencia y diversidad, parece evidente, que hace falta desarrollar estudios que nos permitan comprender los procesos de infección de los grupos de parásitos que necesitan de dos hospedadores. En este sentido, los estudios comparativos entre especies de parásitos con diferentes ciclos de vida, pero que usan los mismos hospedadores, pueden contribuir a una mejor comprensión de los factores bióticos y abióticos que influyen la dinámica y ecología de las relaciones hospedador-parásito. Estas aproximaciones nos permitirán entender por qué unas especies de parásitos son más exitosas que otras, o desenredar historias evolutivas complejas sabiendo que hospedadores y parásitos colonizaron las islas al mismo tiempo (Illera et al. 2015). En reptiles, por ejemplo, la comparación entre los patrones observados en hemogregarinas y nematodos del género *Spauligodon* (que presenta un ciclo de vida directo con un único hospedador) son extremadamente interesantes (Jorge et al. 2018; Tomé et al. 2018). Por un lado, los dos parásitos presentan elevada diversidad y especificidad por los hospedadores intermediarios, pero por otro, los nematodos presentan una capacidad mayor para saltar de hospedador, aunque de forma temporal. Este tipo de estudios solo son posibles en sistemas simplificados. Las islas macaronésicas aparecen como escenarios ideales para desarrollar estos estudios, gracias al amplio abanico de situaciones distintas que podemos encontrarnos en cuanto a diversidad de hábitats, comunidades de vertebrados e invertebrados, situación geográfica de las islas con respecto al continente o edades geológicas de las islas. Además, el reducido número de actores posibles presentes en las islas facilitaría la interpretación de los resultados obtenidos. Solo de esta manera, estaremos en condiciones de comprender las variables ecológicas y evolutivas que determinan la presencia y persistencia de estas comunidades de parásitos en las islas, pero también nos iluminaría sobre estos mismos procesos en los medios continentales.

En este artículo, hemos explicado con detalle como las acciones antrópicas ejercen un papel preponderante a la hora de entender los patrones de prevalencia y riqueza de los parásitos aviares en los medios insulares macaronésicos. Sin embargo, necesitamos más estudios que analicen y cuantifiquen de manera precisa el papel de estas acciones en relación a otras especies de parásitos,

así como a las comunidades de parásitos en su conjunto. De hecho, muchas veces no es fácil inferir las consecuencias de estas acciones, ya pueden establecerse intrincadas relaciones que dificulten su comprensión. En este artículo hemos presentado el caso de las terreras marismeñas en la isla de Fuerteventura, en donde una gran parte de su población está infectada por viruela aviaria, acarreamos consecuencias negativas para su eficacia biológica, circunstancia que no era predecible inicialmente a tenor de su alta abundancia (Carrete et al. 2009). En este caso, parece evidente que el hecho de detectar muchas aves no implica que la población esté en condiciones de salubridad deseables. Por desgracia, conocemos muy bien lo rápido que pueden llegar a disminuir los contingentes poblacionales insulares ante perturbaciones antrópicas severas (van Riper et al. 1986).

Un problema añadido es el que representan las especies introducidas. Es bien conocido el daño directo que provocan a las especies nativas con las que compiten por los recursos y el espacio, y/o depredan (Nogales et al. 2006). Sin embargo, otra vertiente menos conocida de este problema es la introducción de nuevas especies o nuevos linajes de parásitos, que llegarían junto a los hospedadores (invertebrados o vertebrados) introducidos (Rózsa et al. 2015; Bataille et al. 2018). La llegada de las especies alóctonas podría tener consecuencias nefastas en la fauna vertebrada nativa, y también en los parásitos endémicos macaronésicos ya que podrían establecerse procesos competitivos entre los parásitos nativos e introducidos (Graham 2008). Por otra parte, la llegada de nuevos hospedadores podría asimismo producir un efecto dilución en la comunidad de parásitos nativos. Esta teoría predice que, en aquellos parásitos transmitidos por vectores, la llegada de un nuevo hospedador intermedio podría reducir la prevalencia del parásito en su hospedador intermedio nativo. Esta disrupción se podría explicar porque la especie introducida actuaría como un hospedador menos competente para el parásito (Tefer et al. 2005). No hay que perder de vista que los parásitos nativos y/o endémicos constituyen también parte de la biodiversidad macaronésica, con un papel fundamental a la hora de regular las comunidades de flora y fauna. Por tanto, alteraciones significativas en la composición y/o abundancia de este grupo podría tener efectos impredecibles en las comunidades de sus hospedadores (Cizauskas et al. 2017). En este sentido, se hace necesario no solo un despliegue de información (hoy ausente) sobre la problemática de la llegada de especies foráneas en los puertos y aeropuertos de los archipiélagos atlánticos, sino la implementación de medidas de control estrictas que impidan la introducción de nuevas especies alóctonas y sus parásitos.

Finalmente, una línea de investigación futura muy prometedora para desarrollar en los próximos años sería entender las interacciones hospedador-parásito a través de la teoría de redes. Las redes ecológicas ofrecen un marco conceptual ideal para abordar el estudio de las relaciones antagonistas, ya que no solo proporciona información sobre la especificidad, la estructura y funcionamiento de estos sistemas, pero también permite predecir cambios en estas asociaciones en correspondencia con cambios ambientales globales o locales (Bascompte y Jordano 2007; Wohlfiel et al. 2013; Barret et al. 2015). Además de la información cualitativa de la propia interacción, esta aproximación permitiría incluir datos sobre la intensidad de la interacción (Svensson-Coelho et al. 2014). De esta manera, los resultados obtenidos no solo nos podrían iluminar sobre la fortaleza de dichas interacciones, sino que nos permitiría poder predecir su distribución y persistencia en el tiempo. Esta aproximación analítica, nos podría facilitar el estudio y comprensión de las variaciones que se pueden establecer entre las relaciones hospedador-parásito a lo largo de gradientes latitudinales, altitudinales y entre sistemas continentales e insulares.

## Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento a Josué Martínez de la Puente y a Martina Ferraguti por habernos invitado y animado a escribir este artículo. La investigación de AP fue financiada por el proyecto exploratorio IF01257/2012/CP0159/CT0005 y el con-

trato IF IF/01257/2012, ambos de la Fundação para a Ciência e Tecnologia de Portugal (FCT).” También nos gustaría agradecer todas las interesantísimas sugerencias y comentarios aportados por dos revisores anónimos, los cuales nos han servido para mejorar mucho la formulación y apoyo de las ideas planteadas a lo largo de esta revisión. Asimismo, es justo agradecer todo el esfuerzo humano que ha permitido generar todo el conocimiento adquirido sobre las relaciones hospedador-parásito en Macaronesia. JCI fue financiado por el Proyecto del Ministerio de Ciencia y Universidades (Ref.: PGC2018-097575-B-I00) y por el proyecto GRU-PIN del Principado de Asturias (Ref.: IDI/2018/000151). Juan Carlos Rando y Aurelio Martín facilitaron las fotos de los reptiles. Juan Varela nos dio permiso para usar sus dibujos de aves.

## Referencias

- Allison, B., Desser, S.D. 1981. Developmental Stages of *Hepatozoon lygosomorum* (Doré 1919) comb. n. (Protozoa: Haemogregarinidae), a Parasite of a New Zealand Skink, *Leiopisma nigriplantare*. *The Journal of Parasitology* 67: 852-858.
- Alvarez-Calvo, J.A. 1978. Ciclo Biológico de *Karyolysus octochromosomi* (Sporozoa, Api-complexa: Haemogregarinidae) en el reptil *Lacerta hispanica* Steindachner 1870 y en el acaro *Ophionisus saurarum* Oud 1901. *Revista de Parasitología* 39: 27-34.
- Álvarez-Ruiz, L., Megía-Palma, R., Reguera, S., Ruiz, S., Zamora-Camacho, F.J., Figuerola, J., Moreno-Rueda, G. 2018. Opposed elevational variation in prevalence and intensity of endoparasites and their vectors in a lizard. *Current Zoology* 64: 197-204.
- Amo, L., López, P., Martín, J. 2004. Prevalence and intensity of haemogregarinid blood parasites in a population of the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Parasitology Research* 94: 290-293.
- Armstrong, C., Richardson, D.S., Hipperson, H., Horsburgh, G.J., Küpper, C.C., Percival-Alwyn, L., Clark, M., Burke, T., Spurgin, L.G. 2018. Genomic associations with bill length and disease reveal drift and selection across island bird populations. *Evolution Letters* 2: 22-36.
- Armstrong, C., Davies, R.G., González-Quevedo, C., Dunne, M., Spurgin, L.G., Richardson, D.S. 2019. Adaptive landscape genetics and malaria across divergent island bird populations. *Ecology and Evolution* 9: 12482-12502.
- Barrett, L., Encinas-Viso, F., Thrall, P., Burdon, J. 2015. Specialization for resistance in wild host-pathogen interaction networks. *Frontiers in Plant Science* 6: 761
- Barrientos, R., Valera, F., Barbosa, A., Carrillo, C.M., Moreno, E. 2014. Biogeography of haemo- and ectoparasites of an arid-land bird, the Trum-peter finch. *Journal of Arid Environments* 106: 11-17.
- Bascompte, J., Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567-593.
- Bataille, A., Levin, I.I., Sari, E.H.R. 2018. Colonization of parasites and vectors. En: *Disease Ecology. Galápagos birds and their parasites* (Ed.: Patricia G. Parker). Springer International Publishing.
- Brook, C.E., Boots, M., Chandran, K., Dobson, A.P., Drosten, C., Graham, A.L., Grenfell, B.T., Müller, M.A., Ng, M., Wang, L-F., van Leeuwen, A. 2020. Accelerated viral dynamics in bat cell lines, with implications for zoonotic emergence. *eLife* 9: e48401.
- Carrete, M., Serrano, D., Illera, J.C., López, G., Vögeli, M., Delgado, A., Tella, J.L. 2009. Goats, birds, and emergent diseases: apparent and hidden effects of exotic species on an island environment. *Ecological Applications* 19: 840-853.
- Cervená, B., Modrý, J., Fecková, B., Hrazdilová, K., Foronda, P., Alonso, A.M., Lee, R., Walther, J., Niebuhr, C.N., Malik, R., Slapeta, J. 2019. Low diversity of *Angiostrongylus cantonensis* complete mitochondrial DNA sequences from Australia, Hawaii, French Polynesia and the Canary Islands revealed using whole genome next-generation sequencing. *Parasites and Vectors* 12: 241.
- Cizauskas, C.A., Carlson, C.J., Burgio, K.R., Clements, C.F., Dougherty, E.R., Harris, N.C., Phillips, A.J. 2017. Parasite vulnerability to climate change: an evidence-based functional trait approach. *Royal Society open Science* 4: 160535.
- Cox, S.C., Carranza, S., Brown, R.P. 2010. Divergence times and colonization of the Canary Islands by *Gallotia* lizards. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 747-757.



- Diamond, J.M. 1984. "Normal" extinctions of isolated populations. En: Nitecki, M.H. (ed.), *Extinctions*, pp. 191-246. University of Chicago Press. Chicago, IL, Estados Unidos.
- Fain, A., Bannert, B. 2000. Two new species of *Ophionyssus* Megnin (Acari: Macronyssidae) parasitic on lizards of the genus *Gallotia* Boulenger (Reptilia: Lacertidae) from the Canary Islands. *International Journal of Acarology* 26:41-50.
- Fain, A., Bannert, B. 2002. New observations on species of the genus *Ophionyssus* Mégnin (Acari: Macronyssidae) parasitic on lizards of the genus *Gallotia* Boulenger (Reptilia: Lacertidae) from the Canary Islands, Spain with description of a new species. *International Journal of Acarology* 28: 361-366.
- Ferraguti, M., Martínez-de la Puente, J., Bensch, S., Roiz, D., Ruiz, S., Viana, D.S., Soriguer, R.C., Figuerola, J. 2018. Ecological determinants of avian malaria infections: An integrative analysis at landscape, mosquito and vertebrate community levels. *Journal of Animal Ecology* 87: 727- 740.
- Foronda, P., Casanova, J.C., Figueruelo, E., Abreu, N., Feliu, C. 2005. The helminth fauna of the barbary partridge *Alectoris barbara* in Tenerife, Canary Islands. *Journal of Helminthology* 79, 133-138.
- Foronda, P., Abreu-Acosta, N., Casanova, J.C. Ribas, A., Valladares, B. 2009. A New Anoplocephalid (Cestoda: Cyclophyllidae) from *Gallotia atlantica* (Reptilia, Lacertidae) in the Canary Islands, Spain. *Journal of Parasitology* 95: 678-680.
- Foronda, P., Plata-Luis, J., Del Castillo-Figueruelo, B., Fernández-Álvarez, Á., Martín-Alonso, A., Feliu, C., Cabral, M.D., Valladares, B. 2015. Serological survey of antibodies to *Toxoplasma gondii* and *Coxiella burnetii* in rodents in north-western African islands (Canary Islands and Cape Verde). *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 82: 899.
- Gangoso, L., Gutiérrez-López, R., Martínez-de la Puente, J., Figuerola, J. 2019. Louse flies of Eleonora's falcons that also feed on their prey are evolutionary dead-end hosts for blood parasites. *Molecular Ecology* 28: 1812- 1825.
- García-Ramírez, A., Delgado-García, J.D., Foronda-Rodríguez, P., Abreu-Acosta, N. 2005. Haematozoans, mites and body condition in the oceanic island lizard *Gallotia atlantica* (Peters and Doria, 1882) (Reptilia: Lacertidae). *Journal of Natural History* 39: 1299-1305.
- Garrido, M., Pérez-Mellado, V. 2013. Patterns of parasitism in insular lizards: effects of body size, condition and resource availability. *Zoology* 116: 106-112.
- Gonzalez-Quevedo, C., Davies, R.G., Richardson, D.S. 2014. Predictors of malaria infection in a wild bird population: Landscape-level analyses reveal climatic and anthropogenic factors. *Journal of Animal Ecology* 83: 1091-1102.
- Gonzalez-Quevedo, C., Davies, R.G., Phillips, K.P., Spurgin, L.G., Richardson, D.S. 2016. Landscape-scale variation in an anthropogenic factor shapes immune gene variation within a wild population. *Molecular Ecology* 25: 4234-4246.
- Graham, A.L. 2008. Ecological rules governing helminth-microparasite coinfection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 566-570.
- Grant, P.R., Grant, B.R. 2008. *How and why species multiply. The radiation of Darwin's finches*. Princeton University Press, Princeton, NJ, Estados Unidos.
- Gutiérrez-López, R., Martínez-de la Puente, J., Gangoso, L., Soriguer, R., Figuerola, J. 2020. *Plasmodium* transmission differs between mosquito species and parasite lineages. *Parasitology* 1-7.
- Halliday, T., Verrell, P. 1988. Body size and age in amphibians and reptiles. *Journal of Herpetology* 22: 253-265
- Hellgren, O., Križanauskienė, A., Hasselquist, D., Bensch, S. 2011. Low haemosporidian diversity and one key-host species in a bird malaria community on a mid-Atlantic Island (São Miguel, Azores). *Journal of Wildlife Diseases* 47: 849-859.
- Hille, S.M., Nash, J.P., Krone, O. 2007. Hematozoa in Endemic Subspecies of Common Kestrel in the Cape Verde Islands. *Journal of Wildlife Diseases* 43: 752-757.
- Illera, J.C., Emerson, B.C., Richardson, D.S. 2008. Genetic characterization, distribution and prevalence of avian pox and avian malaria in the Berthelot's pipit (*Anthus berthelotii*) in Macaronesia. *Parasitology Research* 103: 1435-1443.
- Illera, J.C., Rando, J.C., Richardson, D.S., Emerson, B.C. 2012. Age, origins and extinctions of the avifauna of Macaronesia: a synthesis of phylogenetic and fossil information. *Quaternary Science Reviews* 50: 14-22.
- Illera, J.C., Fernández-Álvarez, Á., Hernández-Flores, C.N., Foronda, P. 2015. Unforeseen biogeographical patterns in a multiple parasite system in Macaronesia. *Journal of Biogeography* 42: 1858-1870.
- Illera, J.C., Spurgin, L.G., Rodríguez-Exposito, E., Nogales, M., Rando, J.C. 2016. What are we learning about speciation and extinction from the Canary Islands? *Ardeola* 63: 15-33.
- Illera, J.C., López, G., García-Padilla, L., Moreno Á. 2017a. Factors governing the prevalence and richness of avian haemosporidian communities within and between temperate mountains. *PLoS ONE* 12: e0184587.
- Illera, J.C., González-Melián, E., López-Zamora, G. 2017b. Distribución, riqueza y prevalencia de parásitos haemosporidios de aves en un gradiente latitudinal y altitudinal de la red de parques nacionales. En: OAPN (ed.), *Proyectos de Investigación en Parques Nacionales: 2011-2014*, pp. 257-273. Catálogo de publicaciones de la administración general del estado. Organismo autónomo Parques Nacionales, Madrid, España.
- Jesús, J., Teixeira, S., Teixeira, D., Freitas, T., Russo, D. 2009. *Vertebrados Terrestres Autóctonos dos Arquipélagos da Madeira e Selvagens – Répteis e Mamíferos. Biodiversidade Madeirense: avaliação e Conservação*. Direcção Regional do Ambiente – Madeira. Funchal, Madeira.
- Jorge, F., Perera, A., Poulin, R., Roca, V., Carretero, M.A. 2018. Getting there and around: Host range oscillations during colonisation of the Canary Islands by the parasitic nematode *Spauligodon*. *Molecular Ecology* 27: 533-549.
- Juan, C., Emerson, B.C., Oromí, P., Hewitt, G. 2000. Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 104-109.
- Karadjian, G., Chavatte, J-M., Landau, I. 2015. Systematic revision of the adeleid haemogregarines, with creation of *Bartazoon* n. g., reassignment of *Hepatozoon argantis* Garnham, 1954 to *Hemolivia*, and molecular data on *Hemolivia stellata*. *Parasite* 22: 31.
- Literák, I., Sychra, O., Resendes, R., Rodrigues, P. 2015. Chewing lice in Azorean blackcaps (*Sylvia atricapilla*): a contribution to parasite island syndromes. *Journal of Parasitology* 101: 252-254.
- Loureiro, A., Ferrand de Almeida, N., Carretero, M.A., Paulo, O.S. (eds.) 2008. *Atlas dos Anfíbios e Répteis de Portugal. 1ª edição*, Instituto da Conservação da Natureza e da Biodiversidade, Lisboa, Portugal. 257 pp.
- Losos, J.B. 2011. *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles*. University of California Press. Berkeley, CA, Estados Unidos.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *The Theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton, NJ, Estados Unidos.
- Maia, J.P., Harris, D.J., Carranza, S., Gómez-Díaz, E. 2014. A comparison of multiple methods for estimating parasitemia of hemogregarine hemoparasites (apicomplexa: adeleorina) and its application for studying infection in natural populations. *PLoS One*, 9: e95010.
- Martínez-de la Puente, J., Martínez, J., Aguilar, R.D., Herrero, J., Merino, S. 2011. On the specificity of avian blood parasites: Revealing specific and generalist relationships between haemosporidians and biting midges. *Molecular Ecology* 20: 3275-3287
- Martínez-de la Puente, J., Martínez, J., Ferraguti, M., Morales-de laNuez, A., Castro, N., Figuerola, J. 2012a. Genetic characterization and molecular identification of the bloodmeal sources of the potential blue-tongue vector *Culicoides obsoletus* in the Canary Islands, Spain. *Parasites and Vectors* 5: 147.
- Martínez-de la Puente, J., Moreno-Índias, I., Hernández-Castellano, L.E., Argüello, A., Ruiz, S., Soriguer, R., Figuerola, J. 2012b. Host-Feeding Pattern of *Culex theileri* (Diptera: Culicidae), Potential Vector of *Dirofilaria immitis* in the Canary Islands, Spain, *Journal of Medical Entomology* 49: 1419-1423.
- Mateo, J.A., Afonso, O.M., Geniez, P. 2007. Los reptiles de Canarias, una nueva sinopsis puesta al día. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 12: 2-10.
- Matuschka, F., Bannert, B. 1987. Cannibalism and autotomy as predator-prey relationship for monoxenous sarcosporidia. *Parasitological Research* 74: 88-93.
- Megía-Palma, R., Martínez, J., Merino, S. 2016. A structural colour ornament correlates positively with parasite load and body condition in an insular lizard species. *The Science of Nature* 103: 52.

- Megía-Palma, R., Paranipe, D., Blaimont, P., Cooper, R., Sinervo, B. 2020. To cool or not to cool? Intestinal coccidians disrupt the behavioral hypothermia of lizards in response to tick infestation. *Ticks and Tick-borne Diseases* 11: 101275.
- Nogales, M., Rodríguez-luengo, J.L., Marrero, P. 2006. Ecological effects and distribution of invasive non-native mammals on the Canary Islands. *Mammal Review* 36: 49-65.
- O'Donoghue, P. 2017. Haemoprotozoa: Making biological sense of molecular phylogenies. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 6: 241-256.
- Oppliger, A., Célérier, M., Clobert, J. 1996. Physiological and behaviour changes in common lizards parasitized by haemogregarines. *Parasitology* 113: 433-438.
- Oppliger, A., Clobert, J., Lecomte, J., Lorenzon, P., Boudjemadi, K., John-Alder, H. 1998. Environmental stress increases the prevalence and intensity of blood parasite infection in the common lizard *Lacerta vivipara*. *Ecology Letters* 1: 129-138.
- Padilla, D.P., González-Castro, A., Nogales, M. 2012. Significance and extent of secondary seed dispersal by predatory birds on oceanic islands: the case of the Canary archipelago. *Journal of Ecology* 100: 416-427.
- Pérez-Rodríguez, A., Ramírez, Á., Richardson, D.S., Pérez-Tris, J. 2013a. Evolution of parasite island syndromes without long-term host population isolation: parasite dynamics in Macaronesian blackcaps *Sylvia atricapilla*. *Global Ecology and Biogeography* 22: 1272-1281.
- Padilla, D.P., Illera, J.C., Gonzalez-Quevedo, C., Villalba, M., Richardson, D.S. 2017. Factors affecting the distribution of haemosporidian parasites within an oceanic island. *International Journal for Parasitology* 47: 225-235.
- Pérez-Rodríguez, A., Fernández-González, S., de la Hera, I., Pérez-Tris, J. 2013b. Finding the appropriate variables to model the distribution of vector-borne parasites with different environmental preferences: climate is not enough. *Global Change Biology* 19: 3245-3253.
- Plasman, M., Sandoval-Zapotitla, E., Torres, R. 2019. Immune response declines with age in a wild lizard. *Biological Journal of the Linnean Society* 128: 936-943.
- Pleguezuelos, J.M., Márquez, R., Lizana, M. 2002. *Atlas y Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles de España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Rodrigues, P., Mironov, S., Sychra, O., Resendes, R., Literak, I. 2015. Feather mites (Acari, Astigmata) from species richness compared to European mainland. *Parasite* 22: 8.
- Rózsa, L., Tryjanowski, P., Vas, Z. 2015. Under the changing climate: How shifting geographic distributions and sexual selection shape parasite diversification. En: S. Morand, S., Krasnov, B., Littlewood, D. (eds.), *Parasite Diversity and Diversification: Evolutionary Ecology Meets Phylogenetics*, pp. 58-76. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Rund, D., Neves, V., Quillfeldt, P. 2019. Molecular survey of *Hepatozoon* infection of *Teira dugesii* in the Azores. *Animal Biodiversity and Conservation* 42: 19-29.
- Salces-Castellano, A., Patiño, J., Alvarez, N., Andújar, C., Arribas, P., Braojos-Ruiz, J.J., et al. 2020. Climate drives community-wide divergence within species over a limited spatial scale: evidence from an oceanic island. *Ecology Letters* 23: 305-315.
- Salvador, A. 2015. Lagarto Tizón – *Gallotia galloti*. En: Salvador, A., Marco, A. (eds.), *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España. Disponible en: <http://www.vertebradosibericos.org/>
- Santos, A.M.C., Fontaine, C., Quicke, D.L.J., Borges, P.A.V., Hortal, J. 2011a. Are island and mainland biotas different? Richness and level of generalism in parasitoids of a microlepidopteran in Macaronesia. *Oikos* 120: 1256-1262.
- Santos, A.M.C., Quicke, D.L.J., Borges, P.A.V., Hortal, J. 2011b. Species pool structure determines the level of generalism of island parasitoid faunas. *Journal of Biogeography* 38: 1657-1667.
- Spurgin, L.G., Illera, J.C., Padilla, D.P., Richardson, D.S. 2012. Biogeographical patterns and co-occurrence of pathogenic infection across island populations of Berthelot's pipit (*Anthus berthelotii*). *Oecologia*, 168: 691-701.
- Staats, C.M., Schall, J.J. 1996. Malarial Parasites (*Plasmodium*) of Anolis Lizards: Biogeography in the Lesser Antilles. *Biotropica*, 28: 388-393.
- Svensson-Coelho, M., Ellis, V.A., Loiselle, B.A., Blake, J.G., Ricklefs, R.E. 2014. Reciprocal Specialization in Multihost Malaria Parasite Communities of Birds: A Temperate-Tropical Comparison. *The American Naturalist* 184: 624-635.
- Telfer, S., Bown, K.J., Sekules, R., Begon, M. 2005. Disruption of a host-parasite system following the introduction of an exotic host species. *Parasitology* 6: 661-668.
- Telford, Jr., S.R. 2008. *Hemoparasites of the Reptilia. Color Atlas and Text*. CRC Press. Boca Ratón, FL, Estados Unidos
- Tomé, B., Pereira, A., Jorge, F., Carretero, M.A., Harris, D.J., Perera A. 2018. Along for the ride or missing it altogether: host-specificity and diversity of haemogregarines in the Canary Islands. *Parasites and Vectors* 11: 190.
- Tomé, B., Pereira, A., Carretero, M.A., Harris, D.J., Perera, A. 2019. A paradise for parasites? Seven new haemogregarine species infecting lizards from the Canary Islands. *Parasitology* 146: 728-739.
- Valente, L., Illera, J.C., Havenstein, K., Pallien, T., Etienne, R.S., Tiedemann, R. 2017. Macroevolutionary dynamics in Atlantic island avifaunas support MacArthur and Wilson's equilibrium prediction. *Current Biology* 27: 1660-1666.
- Valente, L., Phillimore, A.B., Melo, M., Warren, B.H., Clegg, S.M., Havenstein, K., et al. 2020. A simple dynamic model explains island bird diversity worldwide. *Nature* 579, 92-96.
- van Riper III, C., van Riper, S.G., Goff, M.L., Laird, M. 1986. The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds. *Ecological Monographs* 56:327-344.
- Vasconcelos, R., Brito, J.C., Carranza, S., Harris, D.J. 2013. Review of the distribution and conservation status of the terrestrial reptiles of the Cape Verde Islands. *Oryx* 47: 77-87.
- Wohlfel, C.K., Leu, S.T., Godfrey, S.S., Bull, C.M. 2013. Testing the robustness of transmission network models to predict ectoparasite loads. One lizard, two ticks and four years. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 2: 271-277.
- Zapatero-Ramos, L.M., Gonzalez-Santiago, P.M., Solera-Puertas, M.A., Carvajal-Gallardo, M.M. 1989. Estudio de nuevas especies de Pterigosomidae (Acari: Antinedida) sobre Gekkonidos de las Islas Canarias. Descripción de *Geckobia canariensis* n. sp. y de *Geckobia tinerfensis* n. sp. *Revista Ibérica de Parasitología* 49: 51-64.