

Revisión

Aportes de Venezuela a la distribución espacial de Haemosporidios aviarios *Contributions of Venezuela to the spatial distribution of avian Haemosporidia*

José Romero-Palmera^{1,2*}, Karen R. Valera² & Carmen J. Silva-Sánchez²

RESUMEN

A nivel global, los haemosporidios aviarios están ampliamente distribuidos; en diferentes perfiles altitudinales, de los continentes Asia, África, Europa Oceanía, y América; pertenecen a las familias Plasmodiidae, Haemoproteidae, Leucocytozoidae y Garniidae. Estos protistas heteroxenos desarrollan su ciclo biológico estableciendo interacciones complejas parásito-hospedero-vector; esta relación estrecha, conjugada con la ecología permitió establecer la distribución espacial. Por lo antes señalado, se planteó realizar una revisión bibliográfica con el fin de identificar la circulación los hemoparásitos aviarios en Venezuela y como dichas investigaciones han contribuido a la distribución espacial. En 370 reportes de investigación entre el 2000 y febrero de 2018, mediante el estudio de linajes mitocondriales del Citocromo B, los Haemosporidios se encuentran en 106 países de los cuatro continentes, con 1489 especies de hospedadores y 308 especies de vectores incriminados, lo que representa una distribución espacial global de 52.74%; siendo los géneros más prevalentes *Plasmodium* y *Haemoproteus*. Aunque, a nivel mundial, existen 2879 linajes del Citocromo B, que agrupan 26 morfoespecies del género *Plasmodium*, 82 de *Haemoproteus* y 14 de *Leucocytozoon*, Venezuela sólo han descrito 13 linajes. No obstante, el mayor aporte es basado en la descripción morfológica de los parásitos. Entre 1972-1990 se caracterizaron morfoespecies de *Plasmodium* (12), *Haemoproteus* (2) y *Leucocytozoon* (1). Siendo importante señalar, que 1977 se describe la nueva especie *Plasmodium* (*Haemamoeba*) *tejerai*; en 1985, la especie *Fallisia neotropicales* y en 1978, la subespecie de *Haemoproteus* (*Rotundus*) *ortalidum*, finalmente se definió el modelo de holoendemicidad de parásitos maláricos en aves.

Palabras clave: Haemosporidios, Venezuela, aves, distribución espacial.

SUMMARY

At a global level, haemosporidia are widely distributed; in different altitudinal profiles, of the continents Asia, Africa, Europe, Oceania, and America; belong to different families Plasmodiidae, Haemoproteidae, Leucocytozoidae and Garniidae. These heteroxenous protists developed their biological cycle establishing complex relations pathogen-host, pathogen-vector and vector-host; lay the foundations of the ecology of the host and the vector; that finally define the spatial distribution of avian haemosporidia hosts and vectors, a situation that is evident in Venezuela. For the aforementioned, it was proposed to study the contribution of Venezuela to spatial distribution, through documentary review. In 370 research reports between 2000 and February 2018, through the study of mitochondrial lineages of Cytochrome C, Haemosporidia are found in 106 countries of the four continents, with 1489 species of hosts and 308 species of vectors incriminated, representing a global spatial distribution of 52.74%; being the most prevalent genera are Plasmodium and Haemoproteus. Although there are 2879 lineages of Cytochrome C, grouping 26 morphospecies of the genus Plasmodium, 82 of Haemoproteus and 14 of Leucocytozoon, the contribution of Venezuela to 13 lineages. However, the great contribution is focused on the contribution by parasitological characteristics, in the 1972-1990 time series morphologically, 12, 2 and 1 morphospecies of Plasmodium, Haemoproteus and Leucocytozoon were respectively characterized. Of which, contributes in 1977 with the new species Plasmodium (*Haemamoeba*) *tejerai*, also in 1985 the species *Fallisia neotropicales* and in 1978, the subspecies of Haemoproteus *rotundus* *ortalidum*, finally the model of holoendemicity of malarial parasites in birds was defined.

Key words: Haemosporidia, Venezuela, birds, spatial distribution.

¹ Cátedras de Proyecto y Trabajo de Investigación Escuela de Bioanálisis Omaira Figueroa - Facultad de Ciencias de la Salud (FCS) Universidad de Carabobo (UC). Valencia, Carabobo -Venezuela.

² Laboratorio de Biología de Vectores y Reservorios (LBVR) - Centro de Estudios de Enfermedades Endémicas y de Salud Ambiental (CEEESA) - Servicio Autónomo Instituto de Altos Estudios "Dr. Arnoldo Gabaldon" (IAE/MPPS). Maracay, Aragua - Venezuela.

*Autor de Correspondencia: jromero114@gmail.com

INTRODUCCIÓN

A nivel global en diferentes perfiles altitudinales, de Asia, África, Europa, Oceanía y América se encuentran ampliamente distribuidos los parásitos Haemosporidios, (Sporozoa: Haemosporida) de las familias Plasmodiidae (Mesnil, 1903), Haemoproteidae (Doflein, 1916), Leucocytozoidae (Fallis y Bennett, 1961) y Garniidae (Lainson, Landau & Shaw, 1971); este grupo de protistas heteroxenos requieren de la intervención de insectos dípteros hematófagos como vectores; pueden afectar a diversas especies de vertebrados incluyendo anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Las aves naturalmente tienen una relación de parasitismo; proceso por el cual una especie de parásito amplía su capacidad de supervivencia utilizando a otros (hospedador vertebrado e invertebrado) para que cubran sus necesidades básicas y vitales, sin que esto sea referidas a requerimientos nutricionales, si no a cubrir funciones como la dispersión o ventajas para la reproducción de la especie parásita.

En la relación ecología de parasitismo el parásito, pueden adaptarse a la respuesta inmunitaria y, en general, a la vida parasitaria, igualmente el hospedador debido a la presión selectiva ejercida por el patógeno, de modo que el parásito y el hospedador coevolucionan paralelamente en estrecha correspondencia pudiendo alcanzar la especificidad del parasitismo, de lo contrario permanecen en el generalismo. En algunos casos, la relación es más estrecha, e incluso llegar a formarse una coespeciación, derivando los árboles filogenéticos muy congruentes en orden de ramificación y la divergencia (Switzer *et al.*, 2005).

Por otro lado, para que una especie parásita infecte una especie hospedadora tiene que cumplirse dos requisitos, que pueda contactar con el hospedador y que, posteriormente, pueda alojarse. En este sentido, la imposibilidad de muchos parásitos para transmitirse por sus propios medios entre hospedadores hace que éstos requieran la intervención de otro organismo que actúe como vector; a nivel global, la diversidad y abundancia de la fauna vectorial es influida por las condiciones climáticas que determina, no escapando la región neotropical, donde las condiciones son propicias, la transmisión de los Haemosporidios fluctuó durante todo el año.

Finalmente, las compleja interacciones patógeno-hospedador, patógeno-vector y vector-hospedador; sientan las bases de la ecología del hospedador y del vector; que finalmente definen la distribución espacial de hospedadores y vectores de Haemosporidios aviarios a nivel global, situación ecológica que se evidencia en Venezuela. Haemosporidios Aviarios

Los haemosporidios (Sporozoa: Haemosporida), son grupo de protistas heteroxenos que requieren de la intervención de insectos dípteros hematófagos como vectores (Valkiūnas, 2005). Se han descrito 15 géneros y más de 500 especies (Levine, 1982; Martinsen *et al.*, 2006). Ahora bien, la diversidad de haemosporidios aviarios según Valkiūnas (2005) para la familia Haemoproteidae, género *Haemoptoteus* (Kruse, 1890) es de 126 especies del subgénero *Parahaemoproteus* (Bennett, Garnham & Fallis, 1965) y 6 del subgénero *Haemoproteus* (Kruse, 1890).

Igualmente Valkiūnas en el 2005 reporta para la familia Plasmodiidae, representada únicamente por el género *Plasmodium* Marchiafava & Celi, 1903, con cinco subgéneros, *Haemamoeba* Grassi & Feletti, 1890, con 10 especies; *Gionannolaia* Corradetti, Garnham & Laird, 1963, con 15 especies; 9 especies de *Novyella* Corradetti, Garnham & Laird, 1963; *Plasmodium (B) yuxtannucleare* Versiani & Gomes, 1941, como única especie en hospedadores aviarios representante de *Bennettinia* (Valkiūnas, 1997) y 3 especies del subgénero *Huffia* Corradetti, Garnham & Laird, 1963.

Los protistas garnia presentan gran diversidad y se alojan en grupos heterogéneos de animales vertebrados, pero en aves solo se ha encontrado en Venezuela, la especie *Fallisia* neotropicales (Gabaldon, Ulloa & Zerpa, 1985) del subgénero Plasmodiodes, género *Fallisia* (Lainson, Landau & Shaw, 1974) de la familia Garniidae (Lainson, Landau & Shaw, 1971) como lo cita Valkiūnas (2005). Finalmente, la familia Leucocytozoidae (Fallis & Bennett, 1961) representada en esta clase de hospedero por el género *Leucocytozoon* (Berestneff, 1904) subgénero *Leucocytozoon* Berestneff, 1904, con 34 especies; y una especie *caulleryi* Mathis & Léger, 1903, del subgénero *Akiba* Bennett, Garnham & Fallis, 1965.

En otro aspecto, la Organización Mundial de la Salud (OMS) define como parásitos causante de la malaria o enfermedad humana, a los protozoarios pertenecientes al Filo Apicomplexa que infectan a la sangre causada por cuatro especies de *Plasmodium*, transmitidas por mosquitos del género *Anopheles* (WHO, 2008). En las aves el término “parásitos maláricos” ha sido controversial en las investigaciones de evolución y ecología (Pérez-Tris *et al.*, 2005; Valkiūnas *et al.*, 2005) debido al incompleto conocimiento de las relaciones filogenéticas y la patogenicidad de parásitos en otros vertebrados no humanos. No obstante, el ciclo biológico de los *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon* es similar, pero hay diferencias en aspectos importantes, durante la reproducción asexual (esquizogonia) en el eritrocito en la infecciones de *Plasmodium*, mientras que los esquizontes de *Haemoproteus* y *Leucocytozoon* invaden células no circulantes en el hospedador, pudiéndose deber a una característica de historia de vida que, aparentemente, fue perdida durante la evolución para estos haemosporidios (Pérez-Tris *et al.*, 2005; Martinsen *et al.*, 2006). Esta característica importante para la identificación, patogenicidad y transmisión experimental.

Desde punto de vista eco-epidemiológico hay que considerar que los principales vectores del parásito del género *Plasmodium*, productor de la malaria, pertenecen al orden Díptera considerándose como principales vectores especies de los géneros *Culex* y *Aedes*, (Pekins & Schall, 2002). Los Culicoides (Ceratopogonidae) como principales vectores de *Parahaemoproteus* y los Hipoboscidos (Hippoboscidae) de *Haemoproteus*. Por otra parte en *Leucocytozoon* se encuentra como vectores los jejenes (Ceratopogonidae) solo para la especie caulleryi del subgénero Akiba y los Simulidos (Simuliidae) para *Leucocytozoon*, por ejemplo, *L. danilewskyi*, *L. dubreuilii*, *L. fringillinarum*, *L. lovati*, *L. sakharoffi*, y algunos otros *Leucocytozoon* completan con éxito su desarrollo en *Simulium aureum* y *S. latipes*. (Valkiūnas *et al.*, 2005).

En otro orden de ideas, considerando que la diversidad de parásitos de la malaria en aves puede llegar a unas 10.000 especies distintas, incluyendo los géneros *Plasmodium* y *Haemoproteus* como lo señaló Gabaldon (1998), con el advenimiento de la biología molecular, se han descrito mas especies de estos agentes, por medio de sus secuencias de ADN

mitocondrial de parásito que muestra la secuencia entre 0,2 y 12% de divergencia para *Plasmodium* o *Haemoproteus* (Pérez-Tris & Bensch, 2005).

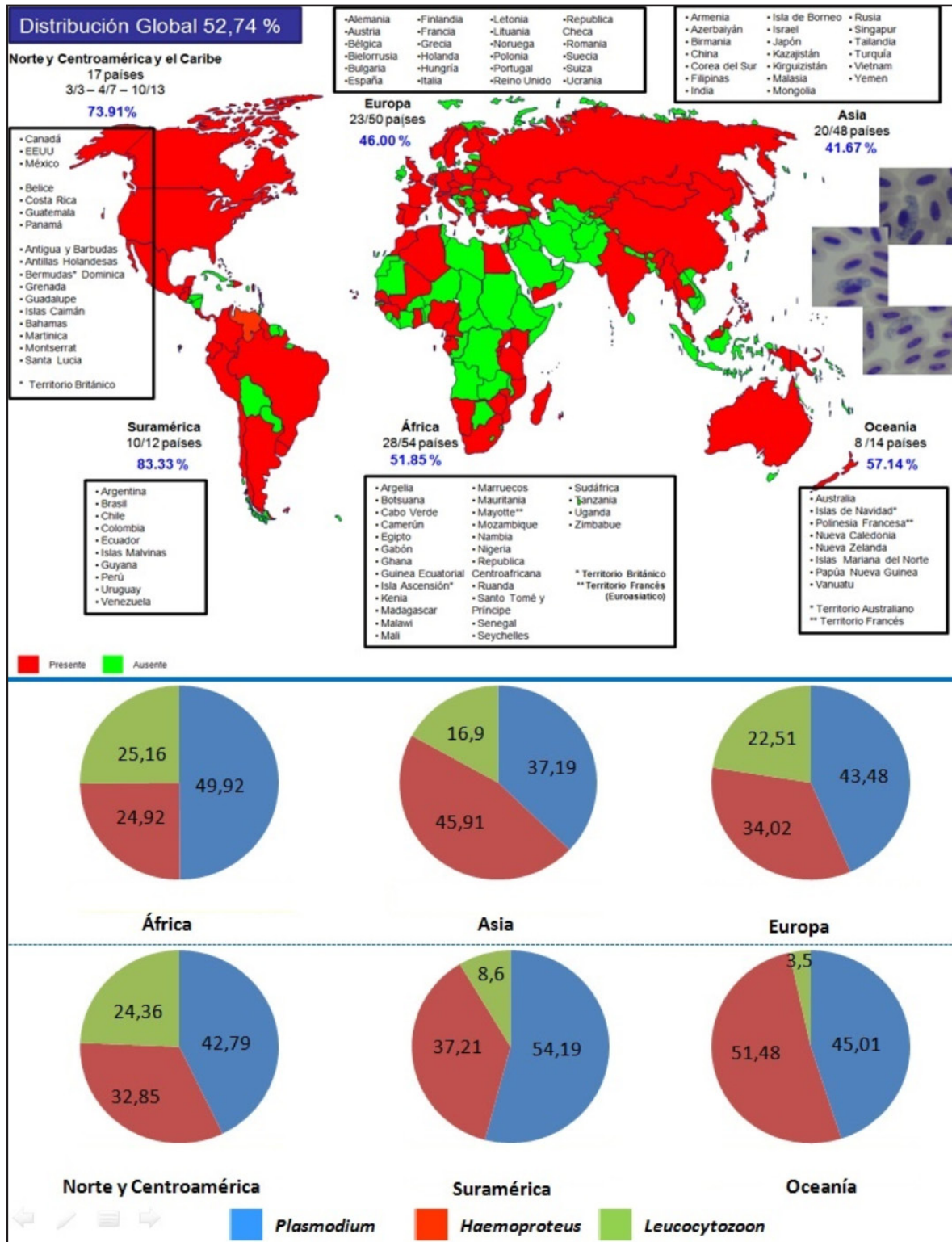
En conclusión la Malaria Aviaria es causada por las especies de las familias Plasmodiidae, Haemoproteidae, Leucocytozoidae y Garniidae (Gabaldon, 1998 & Calnek, 2000), lo cual es apoyado por Ricklefs *et al.* (2002); Bensch *et al.* (2004) y Perez-Tris *et al.* (2005), esto se debe a la similitud biológica y el efecto deletéreo en el hospedador aviar, demostrándose en la actualidad la proximidad filogenética entre *Plasmodium* y *Haemoproteus* en base a la secuencia de ADN mitocondrial, comparándola con los mamíferos. Por esta razón, se propone para incluir en un clado monofilético a *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Parahaemoproteus* y *Hepatocystis* como una rúbrica de “Parásitos de la Malaria”.

Distribución espacial de Haemosporidios en aves

A nivel global, en 370 reportes de investigación entre el 2000 y febrero de 2018, mediante el estudio de linajes mitocondriales del Citocromo B, los Haemosporidios se encuentran en 106 países de los cuatro continentes, en 8566 puntos geográficos, con 1489 especies de hospedadores y 308 especies de vectores involucrados, registrados en la Base de Datos de Parásitos Haemosporidios Aviarios (MalAvi) del Departamento de Biología de la Universidad de Lunt, Lituania (<http://mbio-serv2.mbioekol.lu.se/Malavi/> consultada 15/02/2018). De estos registros, se estimó que estos parásitos tienen una distribución espacial global de 52,74% (Fig. 1) que incluyen a los géneros *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon*; en esta serie de tiempo por continente; se evidencia que los géneros más prevalentes son *Plasmodium* y *Haemoproteus*.

Igualmente se han registrados morfoespecies de parásitos tipificados molecularmente, hasta la actualidad 2879 linajes del Citocromo b, agrupado en 26 morfoespecies del género *Plasmodium*, 82 de *Haemoproteus* y 14 de *Leucocytozoon*. De estos linajes se han reportado 8 (Alarcon *et al.*, 2010) y 5 (Mijares *et al.*, 2012) de aves silvestres de Venezuela. Sin embargo, en la serie de tiempo 1972-1990 se caracterizaron morfológicamente 12, 2 y 1 morfoespecies de *Plasmodium*, *Haemoproteus* y *Leucocytozoon* respectivamente (Gabaldon, 1998).

Fig. 1. Distribución global de Haemosporidios aviarios, reportes de investigación entre el 2000 y 2018 (febrero).



Ahora bien, en Venezuela los aportes a la distribución espacial de Haemosporidios aviarios, se inicia con los hallazgos en las vencidades de Caracas por los Doctores Rafael González Rincones, Juan Iturbe y Eudoro González, quienes observaron una especie parecida a *Plasmodium* en canarios (Gabaldon, 1998). Posteriormente, para 1937, el Dr. Arnoldo Gabaldon siguiendo las huellas de estos pioneros, inicia los estudios en malaria aviaria, pero tuvo que abandonar para prestar toda la atención a la lucha antimalarica.

Al devenir del tiempo, en 1972 señala Gabaldon que en la región neotropical no existía material parasitario de los agentes productores de malaria en condiciones de experimentación, que sea económico y no peligroso (Gabaldon, 1998). Igualmente señala que existen muchos detalles en la biología, epidemiología, inmunología, profilaxis y terapéutica de estos parásitos, debidos a la ausencia de la participación de parasitólogos latinoamericanos. De allí que, recordando las palabras de Laveran en 1981:

“Creo que para resolver los ahora oscuros problemas relativos a la evolución de estos parásitos (*Plasmodios humanos*) es necesario estudiar parásitos análogos que existen en otros animales fuera del hombre. Los parásitos sanguícolas de las aves, vecinos a los hematozoarios del paludismo, descritos por Danilewsky, presentan un particular interés en conexión con esto, por su gran semejanza con los parásitos del paludismo humano”.

Ahora bien, el Dr. Arnoldo Gabaldon se acoge a los consejos de Laveran, emprendiendo labores desde 1973 durante 14 años interrumpidos. Para 1973, inició los estudios sobre malaria en aves, planteándose el objetivo de encontrar el material apropiado para el cultivo y conocimiento del ciclo y la posibilidad de encontrar vacuna a este mal en humanos. Durante el primer año de encuesta, se evaluaron 3498 aves, reflejaron que la mayoría de las especies que habitan en Venezuela son endémicas de la región Neotropical. Y que los plasmidios identificados en el país pueden ser producto de un proceso evolutivo del tipo *mutatis mutandis*, que originó hemocitozoos peculiares de dicha fauna, debido a que los hospedadores vertebrados y vectores son especies geográficamente aisladas (Gabaldon, 1998). Se desprende de lo anterior, que se empezaban

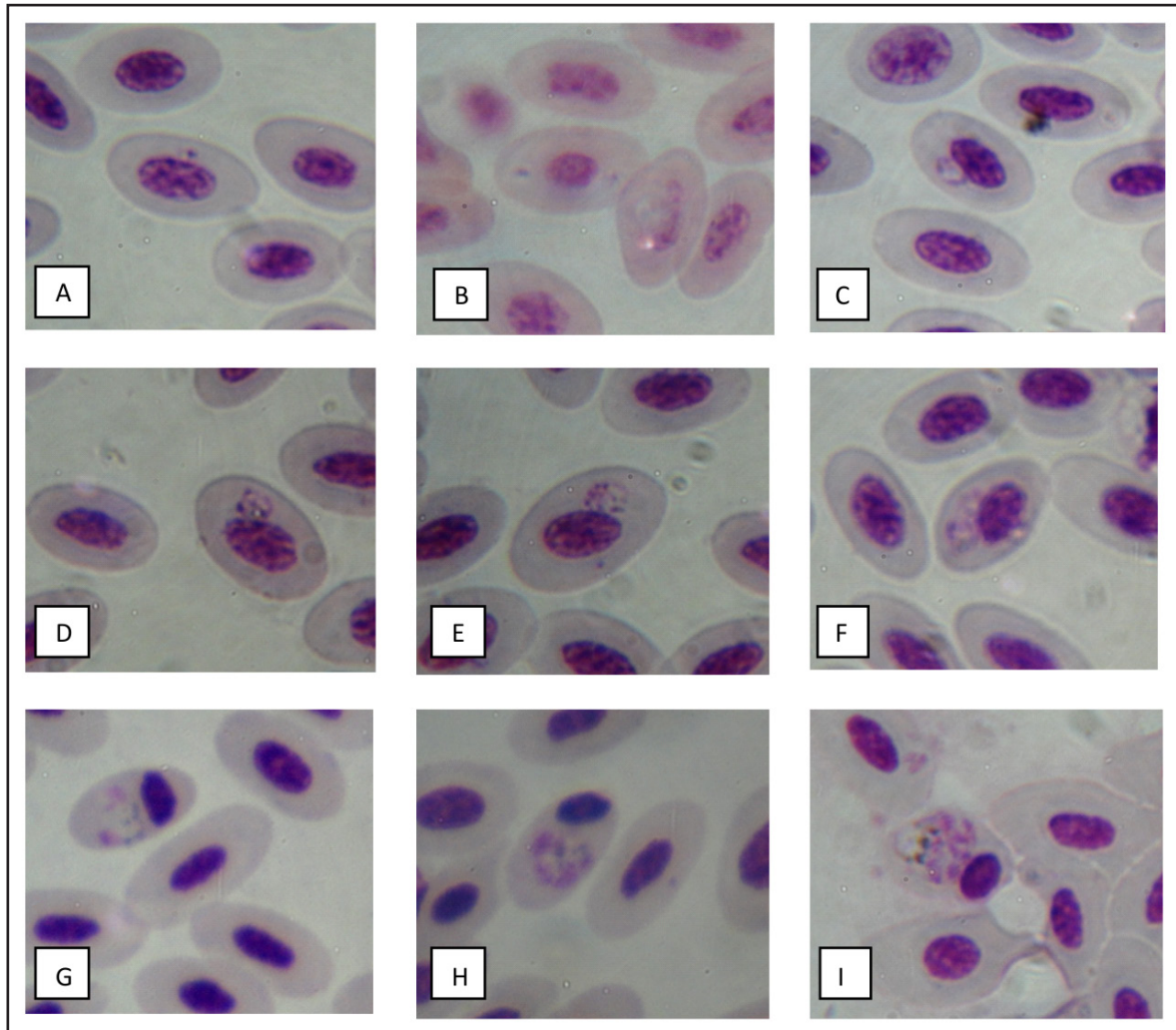
a responder interrogantes sobre la ecología y triada epidemiológica de los *Plasmodium* y otros Haemosporidios en aves de Venezuela (Gabaldon *et al.*, 1974).

En 1974 el segundo año de encuesta se evaluaron 8565 aves, se identifican las infecciones simples y mixtas por los géneros *Plasmodium* y *Haemoproteus*, se describen infecciones por *Lankesterella* y *Trypanosoma*, y establecen la hipótesis que los *Plasmodium* encontrados pudieran ser especies propias de la Región Neotropical (Gabaldon *et al.*, 1975a). Por esta razón, surgió la necesidad de caracterización morfológica de plasmidios y los efectos en las células hospedadora, para ello fue necesario la estimación de los efectos el ciclo eritrocítico y esporogónico (Gabaldon *et al.*, 1975b).

Igual que el anterior, en el tercero año o último de encuesta, se identificaron infecciones simples y mixtas por los géneros *Plasmodium* y *Haemoproteus* (Gabaldon *et al.*, 1976a). Por otro lado, inicia la caracterización de plasmidios neotropicales, introduciendo caracteres morfológicos y morfométricos para alcanzar la especiación, como el número de vacuolas diminutas (20 a 30) y pigmentos de color marrón claro, para caracterizar los macrogametocitos; número de merozoitos (5 a 14) inmerso en citoplasma azul claro para los esquizontes de descripción y revalidación de *Plasmodium columbae* Carini, 1912 (Gabaldon *et al.*, 1975b). Al concluir la encuesta de malaria aviaria, logrando evaluar 25.560 aves se estimó para el género *Plasmodium* la prevalencia de los subgéneros *Giovannolaia*, *Haemamoeba*, *Huffia* y *Novyella* (Tabla I). De estos últimos el subgénero *Novyella* representa el 45,30%.

En este contexto, reporta por primera vez en Venezuela y caracteriza al *Plasmodium (Novyella) juxtannucleare* Versiani (Fig. 4) y Gómez, 1941 (Gabaldon *et al.*, 1976b), entre los aspectos morfológicos resaltantes señalan que el esquizonte presegmentado tiene dos o tres núcleos con un citoplasma prácticamente ha desaparecido. Y los macrogametocitos son ovales o esféricos y algo más grande que el núcleo del eritrocito; citoplasma es azul pálido o lila, no compacto, pues muestra con frecuencias pequeñas vacuolas, aunque escasas; y el núcleo redondo, bien definido, compacto, de color rosado.

Fig. 4. *Plamosdium (Novyella) juxtannucleare* A) Trofozoíto joven, B) Doble infección por trofozoíto joven, C) Trofozoíto adulto D) Esquizonte presegmentado, E) Esquizonte segmentado, F) Gametocito, G y H) Microgametocito, G) Macrogametocito en *Gallus gallus* del estado Apure, coordenadas 6,1833-67,65. N° de Registro: 9898 capturado por Gabaldon, Ulloa & Montcourt en 1974. Frotis sanguíneo coloreado con Giemsa 1500X, almacenados en la "Colección de parásitos maláricos y otros haemosporidios Dr. Arnoldo Gabaldon".



En 1976, reporta para Venezuela y posiblemente en Colombia, el *Plasmodium (Haemamoeba) lutzi* Lucena, 1939, describiendo las formas exoeritrocíticas (Gabaldon *et al.*, 1976c), los trofozoitos presentan un núcleo grande, citoplasma azul oscuro con una porción clara central; los esquizontes son redondo u ovals, con 8 a 26 núcleos y deforman al eritrocito; los macrogametocitos redondos u ovals con 3 vacuolas y pigmento de marrón oscuro. Y los microgametocitos redondos u ovals, núcleo rosado y suave, citoplasma color lila

rosado o azul, con 1-3 vacuolas muy pequeñas, granos grandes y pequeños. De lo anterior, lo característico de la morfología de esta especie, permitió la diferenciación de otros subgéneros.

En 1977, contribuyen al registro de nueva especie parásitos maláricos aviarios, *Plasmodium (Haemamoeba) tejerai*, se detallan el ciclo eritrocítico y exo-eritrocítico, a través, de fotomicrografías de las formas asexuales y sexuales; en el hospedador natural pavo doméstico (*Meleagris gallipavo*) de Venezuela,

especie no es endémica en Sur América (Gabaldon & Ulloa, 1977). Y en 1978, describieron una subespecie de *Haemoproteus rotundus* Oligier, 1956 bajo el nombre de *Haemoproteus rotundus ortalidum*, parásito de *Ortalis ruficauda* (Galliformes: Cracidae), ave endémica de Venezuela y de algunas Antillas menores que pertenece a la familia Tetraonidae, la

cual según los ornitólogos es un grupo más cercano a las Cracidae que a otros galliformes (Gabaldon *et al.*, 1978a). El principal carácter de este hemocitoozo es tener gametocitos redondos. La presencia de estos parásitos tan parecidos morfológicamente en tales hospedadores puede servir para confirmar el parentesco filogenético de las aves mencionadas.

Tabla I. Distribución espacial de Hemoparásitos en aves de Venezuela, 1972-2015.

Estado	Serie de Tiempo (años)	N°	P	H	L	T	M	Especie de parásitos
Amazonas	1972-1973a	4	2	2				<i>Plasmodium (Novyella) vaughani</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
Anzoátegui	1973 a	4	1	3				<i>Haemoproteus sp.</i>
	2004-2005 b	NR						<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
Apure	1973-1988a	269	203	45	12			<i>Plasmodium (Giovannolaia) sp.</i> ; <i>P. (G) circumflexum</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>P. (H) cathemerium</i> ; <i>P. (H) matutinum</i> ; <i>Plasmodium (Huffa) sp.</i> ; <i>P. (Hu) elongatum</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) yuxtannucleare</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. buconis</i> ; <i>H. ortalidum</i> ; <i>Leucocytozoon</i>
Aragua	1972-1991a	256	118	225		5		<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Plasmodium (Giovannolaia) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Huffa) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) bertii</i> ; <i>P. (N) yuxtannucleare</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>Trypanosoma</i>
	2009 c	5	3	1	1			<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>Leucocytozoon sp.</i>
	2012-2014 d	962	81	18	3		8	<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Haemoproteus columbae</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>Leucocytozoon sp.</i> ; microfilaria.
Barinas	1974-1990a	26	23	3		3		<i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>P. (H) lutzii</i> ; <i>P. (H) relictium</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) bertii</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. celi</i> ; <i>Trypanosoma</i>
Bolívar	1973a	5		3		3		<i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
Carabobo	1972-1990a	20	6	14				<i>Plasmodium sp.</i> ; <i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>Plasmodium (Haemamoeba) sp.</i> ; <i>P. (H) matutinum</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. handai</i> ; <i>H. ortalidum</i>
Cojedes	1973-1975a	39	5	34				<i>Plasmodium (Novyella) sp.</i> ; <i>P. (N) columbae</i> ; <i>Haemoproteus sp.</i>
Delta Amacuro	1976a	4		4				<i>Haemoproteus sp.</i> ; <i>H. plataleae</i>

continúa en la pág. 104...

...viene de la pág. 103

Falcón	1973-1991a	186	58	126	2	<i>Plasmodium</i> sp.; <i>Plasmodium</i> (<i>Giovannolaia</i>) sp.; <i>Plasmodium</i> (<i>Haemamoeba</i>) sp.; <i>P.</i> (<i>H</i>) <i>cathemerium</i> ; <i>P.</i> (<i>H</i>) <i>relictium</i> ; <i>Plasmodium</i> (<i>Novyella</i>) sp.; <i>P.</i> (<i>N</i>) <i>bertii</i> ; <i>Haemoproteus</i> sp.; <i>H. handai</i> ; <i>H. rotundus</i> ; <i>Trypanosoma</i>
	2004-2005 b	NR				<i>Plasmodium</i> sp.; <i>Haemoproteus</i> sp.
	2013-2015 e	797	87	70	8	<i>Plasmodium</i> (<i>Giovannolaia</i>) sp.; <i>Plasmodium</i> (<i>Haemamoeba</i>) sp.; <i>Plasmodium</i> (<i>Novyella</i>) sp.; <i>Plasmodium</i> sp.; <i>Haemoproteus</i> sp.; <i>H. columbae</i> ; <i>Trypanosoma</i> sp.; <i>microfilaria</i> .
Guárico	1972-1980a	49	30	19		<i>Plasmodium</i> (<i>Giovannolaia</i>) sp.; <i>Plasmodium</i> (<i>Huffa</i>) sp.; <i>Plasmodium</i> (<i>Novyella</i>) sp.; <i>Haemoproteus</i> sp.; <i>H. cracidarum</i>
	2013f	45			2	<i>Microfilaria</i>
Lara	1973-1975a	33	3	30		<i>Plasmodium</i> (<i>Novyella</i>) sp.; <i>P.</i> (<i>N</i>) <i>yuxtannucleare</i> ; <i>Haemoproteus</i> sp.; <i>H. ortalidium</i>
	2004-2005 b	NR				<i>Plasmodium</i> sp.; <i>Haemoproteus</i> sp.
Mérida	1973-198a	11	1	10		<i>Plasmodium</i> (<i>Novyella</i>) sp.; <i>Haemoproteus</i> sp.; <i>H. fallisi</i> ; <i>H. hedymelis</i>
Miranda	1975a	1	1			<i>Plasmodium</i> (<i>Haemamoeba</i>) sp.
Nueva Esparta	2004-2005 b	NR				<i>Plasmodium</i> sp.; <i>Haemoproteus</i> sp.
Portuguesa	1973-1984a	264	66	198		<i>Plasmodium</i> (<i>Giovannolaia</i>) sp.; <i>P.</i> (<i>G</i>) <i>gabaldoni</i> ; <i>Plasmodium</i> (<i>Haemamoeba</i>) sp.; <i>Plasmodium</i> (<i>Huffa</i>) sp. <i>Haemoproteus</i> <i>ortalidium</i> ; <i>H. rotundus</i>
Sucre	1977-1978a	12	1	10		<i>Plasmodium</i> (<i>Giovannolaia</i>) sp.; <i>Plasmodium</i> (<i>Haemamoeba</i>) <i>relictium</i> ; <i>Haemoproteus</i> sp.; <i>H. ortalidium</i> ; <i>H. rotundus</i>
Trujillo	1972-1977a	65	24	89		<i>Plasmodium</i> (<i>Giovannolaia</i>) sp.; <i>Plasmodium</i> (<i>Haemamoeba</i>) sp.; <i>P.</i> (<i>H</i>) <i>relictium</i> ; <i>P.</i> (<i>H</i>) <i>tejerai</i> ; <i>Plasmodium</i> (<i>Novyella</i>) sp.; <i>P.</i> (<i>N</i>) <i>bertii</i> ; <i>P.</i> (<i>N</i>) <i>vaughani</i> ; <i>P.</i> (<i>N</i>) <i>justannucleare</i> ; <i>Haemoproteus</i> sp.; <i>H. ortalidium</i>
Yaracuy	1973-1975a	21		21		<i>Haemoproteus</i> sp.
Zulia	2013 d	242	23	11	8	<i>Plasmodium</i> (<i>Haemamoeba</i>) <i>lutzi</i> ; <i>Plasmodium</i> sp.; <i>Haemoproteus</i> <i>cracidarum</i> , <i>H. turtus</i> ; <i>H. ortalidium</i> ; <i>H. spp.</i> ; <i>microfilarias</i>

El Modelo de Holoendemicidad, se publica para 1980 (Gabaldon & Ulloa, 1980) debido que en los Llanos) de Venezuela se encontró una alta tasa de parásito de la malaria en las aves que anidan, principalmente en muchas especies de Ciconiiformes, en contraste a un nivel muy bajo en los adultos. Además de las altas densidades y tasas de esporozoíto del vector local, *Aedeomyia squamipennis*, que aumenta con la edad del hospedador, sugieren una gran intensidad de la transmisión, lo que lleva a la infección por el 100% en el tiempo de las aves jóvenes salen de sus nidos.

Al referirnos, a la distribución geográfica en Venezuela de Haemosporidios aviarios (Tabla I), entre 1972 y 1991, se pudo evidenciar en 18 entidades federales, en las regiones de Cordillera de la Costa, Los Llanos y Guyana, como lo señaló Gabaldon (1998). Igualmente, se observa que se caracterizaron 15 morfoespecies de parásitos hemáticos intracelulares.

Hasta el 2011 hubo ausencia en los estudios de los parásitos maláricos y otros Haemosporidios en aves en Venezuela, para el 2012 se analizaron la prevalencia y la diversidad molecular de los parásitos Haemosporidios en aves silvestres en las zonas áridas del norte de Venezuela (Belo *et al.*, 2012), evaluando 527 individuos (11 familias y 20 especies) detectando el ADN mitocondrial de los parásitos. Simultáneamente, se estudiaron la presencia de parásitos maláricos en 47 aves de 12 familias colectadas en el paso migratorio “Paso de Portachuelo”, localizado en el Parque Nacional Henri Pittier (Venezuela), mediante la amplificación de una región de 471 pares de bases del gen Citocromo b. La prevalencia total encontrada fue baja 11%. En la evaluación de hemoparásitos en aves silvestres en Venezuela se reporta por primera vez *Plasmodium* en aves de las especies *Formicarius analis* y *Chamaeza campanisona* (Formicariidae) y *Haemoproteus* en *Geotry gonlinearis* (Columbidae) (Mijares *et al.*, 2012).

Para el 2013 se estima la prevalencia de parásitos maláricos y otros Haemosporidios en aves en la Estación El Planetario Simón Bolívar en el estado Zulia (Praderes, 2016); de 16,94%; para el género *Plasmodium* 9,5%, *Haemoproteus* 4,55% y *Microfilarias* 2,89%. El 19,51% (8/41) de los casos se diagnosticaron hasta especie de parásito *Plasmodium* (*Haemamoeba*) *lutzi*, *Haemoproteus* *cracidaru*,

Haemoproteus turtur y *Haemoproteus ortalidum*.

Entre 2013-2014 se estudia la prevalencia y caracterización morfológica de parásitos maláricos y otros Haemosporidios en aves silvestres sector Puerta Negra Lago de Valencia estado Aragua (Acevedo y Camacaro, 2015); se encontró *Plasmodium* sp. (85,7%) y *Haemoproteus* sp. (14,3%); además también se encontraron microfilaria sp. y otros agentes Rickettsiales como *Aegyptianella* sp. Asimismo, se identificaron por claves morfológicas las especies *Haemoproteus ortalidum*, *Haemoproteus turtur*, y el subgénero *Plasmodium* (*Giovannolaia*).

En la zona oriental del estado Falcón, en siete localidades, se estimó la prevalencia global de 18,7%, demostrando la circulación de los patógenos hemáticos; aunado a que el 98,61% de los casos se da en hospedadores residentes. Se evidenció diversidad parasitaria principalmente *Plasmodium*, *Haemoproteus* y otros no haemosporidios como *Trypanosoma* y microfilarias (Silva *et al.*, 2016). Por otra parte, calculó la prevalencia específica por hemoparásito, para *Trypanosoma* sp. 0,75% (6/797), microfilaria 1,00% (8/797), *Plasmodium* sp. 9,66% (77/797) y *Haemoproteus* sp. 8,66% (69/797). Para *Plasmodium*, se clasificó en subgénero en *P. (Novyella)* 45,45%; *P. (Giovannolaia)* 9,09%, y *P. (Haemamoeba)* 1,30%. En cuanto *Haemoproteus*, se identificaron en 44,93% de los casos para *H. columbae*.

Hospedadores de Haemosporidios

En los hospedadores de Haemosporidios hay que considerar dos aspectos fundamentales los cuales conducen a un impacto en la biodiversidad y abundancia, con sus respectivas repercusiones en los patrones de distribución espacial en diversos escenarios ecológicos y climáticos. En primer lugar, los parásitos producen efectos directos e indirectos en sus hospedadores, debido a los mecanismos de defensa del agente para sobrevivir y reproducirse en el hospedador; y por los mecanismos de defensa del vertebrado asociados a la respuesta inmunológica. De este modo, los parásitos se sitúan como importantes moduladores del tamaño poblacional de los hospedadores (Anderson & May, 1978; May & Anderson, 1978; Tompkins & Begon, 1999), ejerciendo sobre ellos una enorme presión selectiva por diferentes vías, en último caso, en términos de

supervivencia y reproducción (Lehmann, 1993; Tompkins & Begon, 1999). Y en segundo lugar, el efecto deletéreo que ejercen los parásitos sanguíneos sobre las aves aunque en la mayoría de los casos estos registros proviene de estudios realizados en laboratorio con animales de experimentación (Atkinson & van Ripper, 1991). La escasez de registros de aves silvestres muertas, o que sufren graves patologías debidas a altas intensidades de infección (Atkinson & van Ripper, 1991; Valkiūnas 2005), dificultaba en gran medida la posibilidad de extrapolar las evidencias recabadas sobre el efecto de los parásitos a las condiciones naturales.

En otro orden de ideas, hay que considerar la diversidad de hospedadores de Haemosporidios en aves. Con el advenimiento de la biología molecular hasta el 2017, se han encontrado o reportado 2381 linajes en 6916 hospedadores, distribuidos en 1250 especies de 29 órdenes, a nivel mundial (Tabla II) según <http://mbio-serv2.mbioekol.lu.se/Malavi/>. En Venezuela, Gabaldon, (1998) predice que el alto índice de infección con parásitos del género *Plasmodium*, que se encontró en aves de esta parte de la Región Neotropical, y que el hecho de que solo seis especies de Ciconiiformes hayan sido reportadas como infectadas por dichos parásitos fuera de este continente atraiga a especialistas para desarrollar estudios en el área. Así reporta como hospedador de 13 órdenes, 25 familias y 74 especies, después de evaluar 25.560 aves entre los años 1972 y 1986 (Tabla III). En zona oriental del estado Falcón, por primera vez se identificaron ocho (8) especies de hospedadores, *Geothlypis aequinoctialis*; *Parkesia noveboracensis*; *Nemosia pileata*; *Thraupis episcopus*; *Thryothorus rutilus*; *Columbina minuta*; *Crotophaga ani* y *Forpus passerinus* a *Plasmodium*. Asimismo positivos para *Trypanosoma* sp. *Coryphospingus pileatus*; *Leptotila verreauxi*; *Forpus passerinus* y *Tiaris bicolor* (Silva et al., 2016).

Vectores de Haemosporidios

Para que una especie parásita infecte una especie hospedadora tiene que cumplirse dos requisitos. En primer lugar, que el parásito pueda contactar con el hospedador y que, posteriormente, pueda asentarse en el mismo (Combes, 2001), en este sentido, la imposibilidad de muchos parásitos para transmitirse por sus propios medios entre hospedadores hace que éstos requieran la intervención

de otro organismo que actúe como vector. En general, cada especie de parásito se asocia con un número restringido de vectores (Lehane, 2005; Hellgren et al., 2008) y las diferentes especies de vectores presentan una especificidad diferencial en cuanto a sus especies hospedadoras (Hellgren et al., 2008).

En este contexto, una alta especificidad en la selección de hospedadores por parte de los vectores, alimentándose predominantemente o exclusivamente sobre ciertas especies, podría restringir el contacto entre las especies de parásitos sanguíneos y sus hospedadores (Hellgren et al., 2008). No obstante, también existe la posibilidad de que los vectores sean capaces de consumir sangre de diferentes especies hospedadoras infectándose con diversas líneas de parásitos (Gager et al., 2008) lo que podría facilitar, al menos en parte, el salto de líneas parásitas a nuevas especies hospedadoras.

Aunque diferentes taxones de insectos tienen importancia en la transmisión de estas enfermedades, es especialmente destacable el caso del suborden Nematocera que incluye familias como Simuliidae, Ceratopogonidae y Culicidae, considerados, en conjunto, el grupo más importante de insectos que actúan como vectores (Valkiūnas, 2005). En otro orden de ideas, se ha verificado el potencial vectorial a nivel mundial, mediante métodos moleculares (PCR) con material proveniente del insecto sea en formas parcial o total del cuerpo, detectando material genético de Haemosporidios, de estos adelantos se han incriminado al orden Díptera y a la clase Insecta (Tabla IV), similarmente como lo señala Perkins & Schall (2002) y Valkiūnas et al. (2005).

En Venezuela, Gabaldon & Ulloa (1981), definen la distribución geográfica, la ecología y la etología de *Aedeomyia squamipennis*, como vector importante de malaria aviaria, debido a que posee un carácter ornitofílico (se ubican por debajo de 500 m de altura en todo el país). Además, se describen los hábitos de la especie, con particular referencia a la manera peculiar con la que ellas trepan entre las plumas de las aves de las que se alimentan. Presenta además, una larga lista de plantas acuáticas, con larvas presentes siempre en colecciones acuáticas con gran número de plantas de los géneros *Azolla*, *Neptunia*, *Pistia*, *Salvinia* y *Spirodella*, pero no en donde había solamente Marsilia en la superficie del agua. También se incluye una lista de otras especies de Culicidae

Tabla II. Órdenes de aves involucrados como hospedadores de Haemosporidios, a nivel mundial

Órdenes	África				Asia				Europa				Norteamérica				Suramérica				Oceanía							
	F	G	E	n	F	G	E	n	F	G	E	n	F	G	E	n	F	G	E	n	F	G	E	n				
Anseriformes	1	1	1	1	1	4	6	10	1	5	7	9	1	4	5	36	1	2	3	4								
Apodiformes																	1	2	2	3	1	1	1	1				
Apterygiformes																					1	1	1	3				
Bucerotiformes	1	1	3	4	1	1	1	6																				
Caprimulgiformes					1	1	1	1									1	1	1	1								
Charadriiformes	1	1	1	3	1	1	2	3	3	4	7	14	4	4	4	7	1	4	4	9	1	2	2	2				
Ciconiiformes	2	3	3	4	2	4	5	6	2	3	3	6	2	2	3	3	2	5	5	14	1	1	1	1				
Coliiformes	1	1	1	1																								
Columbiformes	1	4	13	24	1	3	6	14	1	2	3	13	1	4	8	30	1	9	16	55	1	4	8	11				
Coraciiformes	3	5	10	25	2	4	4	13	2	2	2	4									1	4	5	9				
Cuculiformes	1	1	1	3	1	2	2	2									1	1	1	1	1	1	1	1				
Falconiformes	1	4	6	6	1	3	7	17	2	7	12	49	2	4	7	23												
Galbuliformes																	2	3	4	5								
Galliformes	3	4	4	9	1	8	9	15	2	7	8	21	1	2	2	2	2	3	4	4								
Gaviiformes													1	1	1	1												
Gruiformes	1	1	1	2	2	2	3	6	1	3	4	18					1	1	1	1								
Musophagiformes	1	1	1	1																								
Passeriformes	28	119	266	1753	21	53	93	783	18	48	96	1781	20	82	122	624	17	140	256	709	27	63	122	326				
Pelecaniformes	1	2	2	2	1	1	1	6					1	1	2	7	2	2	4	6	1	1	2	5				
Phoenicopteriformes													1	1	1	1												
Piciformes	3	8	11	13	2	3	4	4	1	3	4	5	1	2	2	2	1	2	2	2								
Procellariiformes																	1	1	1	1								
Psittaciformes	1	1	1	1	1	1	2	2	1	3	3	4					1	2	2	2	1	1	1	4				
Sphenisciformes	1	1	1	1	1	2	2	3	1	6	8	30	1	1	1	1	1	2	2	39	1	2	2	8				
Strigiformes	1	4	5	10	1	6	14	24					2	6	7	88	1	1	1	1								
Trochiliformes																	1	15	29	61								
Trogoniformes	1	1	1	3													1	1	1	1								
Upupiformes					1	1	1	2	1	1	1	1																
Total	53	163	332	1866	42	100	163	917	36	94	158	1955	38	114	165	825	39	197	339	919	37	81	146	371				

F= número de familias por orden, G= número de géneros por orden, E= número de especies por orden, n= número de individuos positivos a Haemosporidios por orden.

Tabla III. Hospedadores aviares de hemoparásitos, en Venezuela.

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

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

Fuente: a) Gabaldón (1998), b) Belo *et al.* (2012), c) Mijares *et al.* (2012), d) Romero *et al.* (Datos no publicados) y e) Silva *et al.*, 2016.

encontradas con *A. squamipennis*, presentes sólo en muy bajo número en los criaderos típicos. Para la incriminación vectorial de *Aedeomyia squamipennis*, se utilizó la técnica de determinación de esporozoitos que es muy fácil y práctico, económico (Gabaldon & Ulloa, 1978b). También. En 1986, reporta la especie *Fallisia (Plasmodioidaes) neotropicalis* subgen. nov. sp. nov (Gabaldon *et al.*, 1985) único reportado en todo el mundo (Fig. 5).

En condiciones de laboratorio, establecen en ciclo de infección en mosquitos de *Plasmodium (H.) cathemerium* Hartman (1927), aislada de *Agelaius icterocephalus* (Icteridae), en palomas, patos y pavos; logrando incriminar como vectores *Culex beauperthuyi*, *Culex inflicus* y *Culex nigripalpus* (Gabaldon *et al.*, 1988). Las tasas de infección más alta fueron en *Culex beauperthuyi*, lo que confiere la utilidad de este modelo experimental en la enseñanza e investigación en América Latina, por ser el único que no presenta peligrosidad en esta región.

Hasta la actualidad, en Venezuela solo el *Aedeomyia squamipennis*, se incrimina como vector natural (Gabaldon, 1998). No obstante, considerando

que el 98% de las aves evaluadas parasitológicamente positivas son residentes de las diversas localidades, lo que significa transmisión por intercepto de la fauna vectorial local. Por ello, Romero *et al.* (Datos no publicados) en la serie de tiempo 2012-2013 en el sector Puerta Negra del lago de Valencia estado Aragua donde ocurre la transmisión activa, estiman la abundancia y riqueza específica de la comunidad de culicidos; observando 3 especies diferentes para los géneros *Aedes*, *Anopheles* y *Coquilletidia* (Fig. 2 y 3).

Conflicto de intereses

Los autores manifestamos que no existan conflictos de interés.

REFERENCIAS

Acevedo M. & Camacaro M. (2015). *Prevalencia y caracterización morfológica de parásitos maláricos y otros Haemosporidios en aves silvestres sector Puerta Negra Lago de Valencia estado Aragua 2013-2014*. Trabajo especial de grado. Escuela de Bioanálisis Prof. Omaira

Tabla IV. Incriminación de vectores de malaria aviaria, a nivel mundial.

Vector	País	Referencia registrada en MaiAvi
<i>Aedes albopictus</i>	Japón e Italia	Njabo <i>et al.</i> , 2011 y Zele <i>et al.</i> , 2014
<i>Aedes canadensis</i>	Estados Unidos	Zele <i>et al.</i> , 2014
<i>Aedes vexans</i>	Turquía	Inci <i>et al.</i> , 2012 y Kimura <i>et al.</i> , 2010
<i>Armigeres subalbatus</i>	Japón	Lotta <i>et al.</i> , 2016
<i>Coquillettidia aurites</i>	Camerún	Njabo <i>et al.</i> , 2009 y Njabo <i>et al.</i> , 2011
<i>Coquillettidia metallica</i>	Camerún	Njabo <i>et al.</i> , 2011
<i>Coquillettidia pseudoconopas</i>	Camerún	Njabo <i>et al.</i> , 2011 y Zele <i>et al.</i> , 2014
<i>Culex annulirostris</i>	Camerún	Njabo <i>et al.</i> , 2009
<i>Culex bitaeniorhynchus</i>	Japón	Kim & Tsuda 2012 y Martínez-de la Puente <i>et al.</i> , 2015
<i>Culex guianensis</i>	Camerún	Kim <i>et al.</i> , 2009b
<i>Culex hortensis</i>	Italia	Ejiri <i>et al.</i> , 2008
<i>Culex inatomii</i>	Japón	Kim & Tsuda 2012; Inci <i>et al.</i> , 2012 y Synek <i>et al.</i> , 2013b
<i>Culex modestus</i>	España	Zele <i>et al.</i> , 2014; Ferraguti <i>et al.</i> , 2013a; Ejiri <i>et al.</i> , 2009; Inci <i>et al.</i> , 2012; Ejiri <i>et al.</i> , 2009 y Ferraguti <i>et al.</i> , 2013a
<i>Culex neavei</i>	Camerún	Njabo <i>et al.</i> , 2011; Martínez-de la Puente <i>et al.</i> , 2015 y Zele <i>et al.</i> , 2014
<i>Culex perexiguus</i>	España	Ferraguti <i>et al.</i> , 2013b; Ejiri <i>et al.</i> , 2008; Inci <i>et al.</i> , 2012; Kim & Tsuda 2012 y Kimura <i>et al.</i> , 2010
<i>Culex perfidiosus</i>	Camerún	Njabo <i>et al.</i> , 2011
	Italia	Kimura <i>et al.</i> , 2010; Ejiri <i>et al.</i> , 2011; Bobeva <i>et al.</i> , 2013; Ferraguti <i>et al.</i> , 2013a; Lalubinn <i>et al.</i> , 2013; Kazlauskienė <i>et al.</i> , 2013 y Martínez-de la Puente <i>et al.</i> , 2015
	Suiza	Ejiri <i>et al.</i> , 2009; Kim <i>et al.</i> , 2009b; Kimura <i>et al.</i> , 2010; Inci <i>et al.</i> , 2012; Kim & Tsuda 2012; Ferraguti <i>et al.</i> , 2013a; Lalubinn <i>et al.</i> , 2013; Bobeva <i>et al.</i> , 2013; Synek <i>et al.</i> , 2013 y Lotta <i>et al.</i> , 2016
	Francia	Ejiri <i>et al.</i> , 2009; Kim <i>et al.</i> , 2009b; Njabo <i>et al.</i> , 2009; Kim & Tsuda 2010; Kimura <i>et al.</i> , 2010; Njabo <i>et al.</i> , 2011; Glaizot <i>et al.</i> , 2012; Ferraguti <i>et al.</i> , 2013a; Bataille <i>et al.</i> , 2012; Kim & Tsuda 2012, Lalubinn <i>et al.</i> , 2013; Zele <i>et al.</i> , 2014 y Martínez-de la Puente <i>et al.</i> , 2015
	Estados Unidos	Kimura <i>et al.</i> , 2010; Ventim <i>et al.</i> , 2012c; Ferraguti <i>et al.</i> , 2013a; Santiago-Alarcon <i>et al.</i> , 2013 y Zele <i>et al.</i> , 2014
<i>Culex pipiens</i>	Japón	Ejiri <i>et al.</i> , 2008; Kim <i>et al.</i> , 2009b; Kim & Tsuda 2010; Ejiri <i>et al.</i> , 2011; Glaizot <i>et al.</i> , 2012; Inci <i>et al.</i> , 2012; Kim & Tsuda 2012; Ventim <i>et al.</i> , 2012c; Ferraguti <i>et al.</i> , 2013a; Kazlauskienė <i>et al.</i> , 2013; Lalubinn <i>et al.</i> , 2013 y Zele <i>et al.</i> , 2014
	Turquía	Kimura <i>et al.</i> , 2010; Inci <i>et al.</i> , 2012; Ferraguti <i>et al.</i> , 2013a y Zele <i>et al.</i> , 2014
	Lituania	Ejiri <i>et al.</i> , 2008 y Glaizot <i>et al.</i> , 2012
	España	Inci <i>et al.</i> , 2012; Ferraguti <i>et al.</i> , 2013a
	Portugal	Lalubinn <i>et al.</i> , 2013
	Republica Checa	Synek <i>et al.</i> , 2013b y Martínez-de la Puente <i>et al.</i> , 2015

continúa en la pág. 110...

<i>Culex poicilipes</i>	Camerún	Njabo et al., 2011
<i>Culex quinquefasciatus</i>	Japón	Ejiri et al., 2008; Sato et al., 2009 y Njabo et al., 2011
<i>Culex restuans</i>	Estados Unidos	Kimura et al., 2010; Ferraguti et al., 2013 ^a ; Santiago-Alarcon et al., 2013; Synek et al., 2013b; Zele et al., 2014 y Martínez-de la Puente et al., 2015
<i>Culex sasai</i>	Japón	Kim et al., 2009a y Lotta et al., 2016
<i>Culex theileri</i>	Turquía	Inci et al., 2012
<i>Culex tritaeniorhynchus</i>	España	Kimura et al., 2010 y Ferraguti et al., 2013a
	Portugal	Ferraguti et al., 2013a
	Japón	Kim & Tsuda 2012
	España	Ejiri et al., 2008 y Ferraguti et al., 2013b
<i>Culicoides circumscriptus</i>	Bulgaria	Bobeva et al., 2013
	Bulgaria	Sato et al., 2009
<i>Culicoides festivipennis</i>	Republica Checa	Valkiunas et al., 2010b
	Republica Checa	Synek et al., 2013b
<i>Culicoides kibunensis</i>	Alemania	Glazot et al., 2012; Santiago-Alarcon et al., 2013 y Zele et al., 2014
	Republica Checa	Synek et al., 2013b
<i>Culicoides pictipennis</i>	Alemania	Synek et al., 2013b
<i>Culicoides scoticus</i>	Alemania	Santiago-Alarcon et al., 2013
<i>Culicoides segnis</i>	Republica Checa	Kimura et al., 2010; Synek et al., 2013b y Martínez-de la Puente et al., 2015
<i>Culiseta annulata</i>	Turquía	Kim et al., 2009a
<i>Gigantodax misitu</i>	Colombia	Sato et al., 2009 y Zele et al., 2014
<i>Lutzia fuscanus</i>	Japón	Valkiunas et al., 2010b
<i>Lutzia vorax</i>	Japón	Ejiri et al., 2008; Ejiri et al., 2009; Kim et al., 2009b; Ferraguti et al., 2013a y Lotta et al., 2016
<i>Mansonia</i> sp. 1 BR-2012	Japón	Valkiunas et al., 2010b
<i>Mansonia uniformis</i>	Camerún	Njabo et al., 2011
<i>Microlynychia galapagoensis</i>	Ecuador	Zele et al., 2014
<i>Ochlerotatus caspius</i>	España	Kimura et al., 2010; Ferraguti et al., 2013a y Synek et al., 2013b
<i>Ochlerotatus taeniorhynchus</i>	Ecuador	Zele et al., 2014
<i>Prosimulium hirtipes</i>	Japón	Ferraguti et al., 2013a
<i>Simulium bicoloratum</i>	Colombia	Synek et al., 2013b
<i>Simulium japonicum</i>	Japón	Martínez-de la Puente et al., 2015
<i>Simulium lineatum</i>	Turquía	Santiago-Alarcon et al., 2013
<i>Simulium muiscorum</i>	Colombia	Glazot et al., 2012
<i>Simulium securiforme</i>	Republica Checa	Kim & Tsuda, 2010; Ferraguti et al., 2013b y Martínez-de la Puente et al., 2015
<i>Simulium uchidai</i>	Japón	Zele et al., 2014

Fig. 2. Abundancia de especies de insectos colectadas en el Lago de Valencia sector Puerta Negra del estado Aragua.

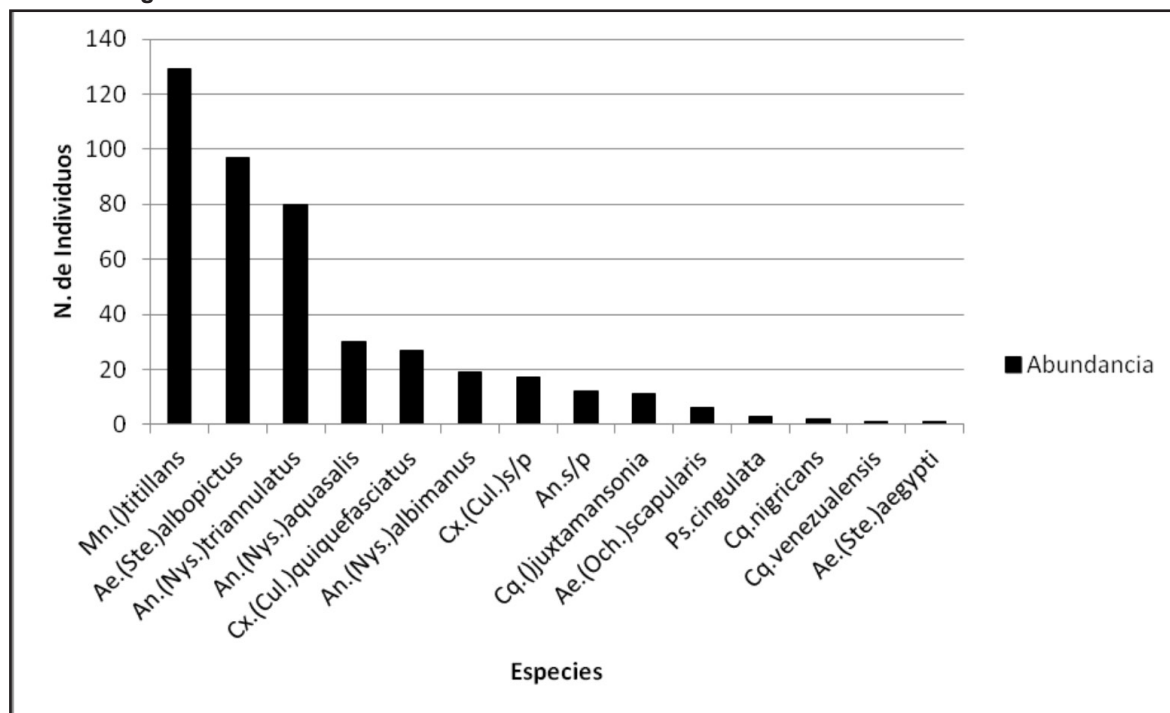
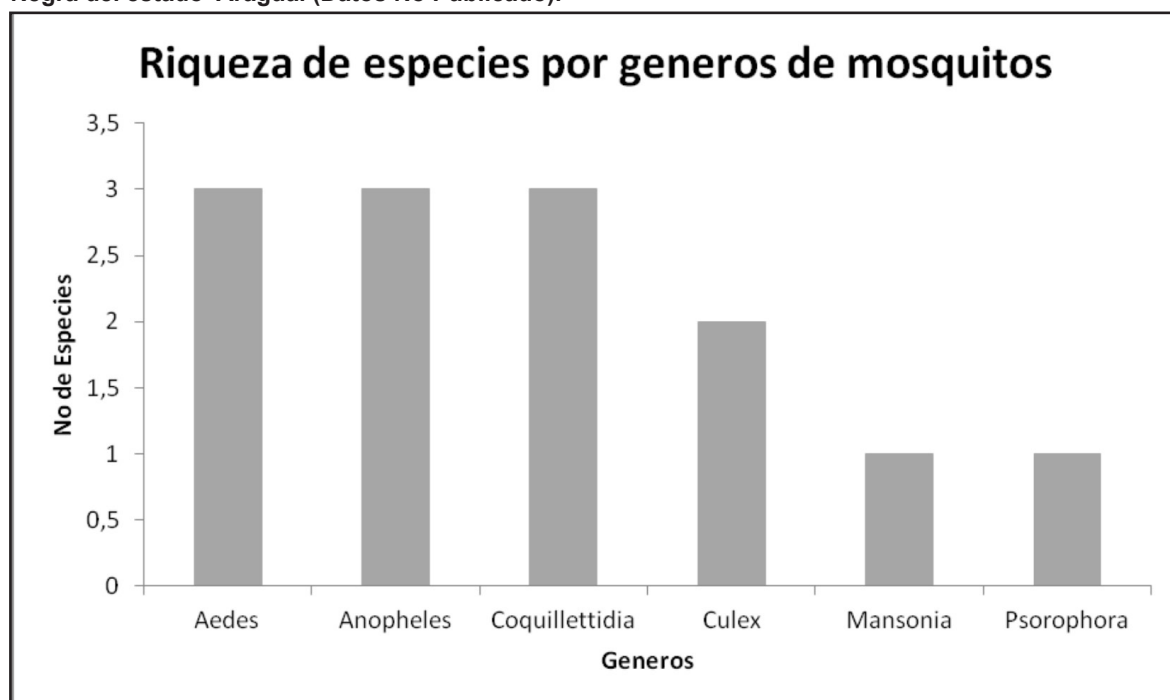


Fig. 3. Riqueza de especies por géneros de insectos colectadas en el Lago de Valencia sector Puerta Negra del estado Aragua. (Datos No Publicado).



- Figuroa. Facultad de Ciencias de la Salud. Universidad de Carabobo. Sede Aragua. La Morita, Venezuela. 113P.
- Alarcon S., Outlaw D. C., Ricklefs R. E., & Parker P. G. (2010). High lineage diversity of Haemosporidian parasites in New World doves: multiple colonization of the Galapagos Islands. *Int. J. Parasitol.* **40**: 463-470.
- Anderson R. M. & May R. M. (1979). Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature.* **280**: 361-367.
- Atkinson C. T. & van Ripper III C. (1991). En Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution, and Behavior, eds Loye, J.E., Zuk, M. (Oxford Univ. Press, New York), pp 19-48.
- Base de Datos de Parásitos Haemosporidios Aviarias (MalAvi) del Departamento de Biología de la Universidad de Lunt, Lituania (<http://mbio-serv2.mbioekol.lu.se/Malavi/> consultada 15/02/2018)
- Belo N., Rodríguez A., E. Braga & E. Ricklefs (2012). Diversity of Avian Haemosporidians in Arid Zones of Northern Venezuela. *Parasitol.* **10**: 1.
- Bensch S., Pérez-Tris J., Waldenström J. & Hellgren O. (2004). Linkage between nuclear and mitochondrial DNA sequences in avian malaria parasites – multiple cases of cryptic speciation? *Evolution.* **58**: 1617.
- Calnek B. (2000). *Enfermedades de las Aves* (2da Ed.). El Manual Moderno, México
- Combes C. (2001). *Parasitism. The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. The University of Chicago Press. 552 P.
- Gabaldon A. & Ulloa G. (1977). *Plasmodium (Haemamoeba) tejerai* sp. n. del pavo doméstico (*Meleagris gallopavo*) de Venezuela. *Bol. Dir. Malariol. y San. Amb.* **17**: 255-273.
- Gabaldon A. (1998). *Malaria Aviaria en un país de la región neotropical Venezuela*. Fondo Editorial Interfundaciones. Caracas, Venezuela. 344 P.
- Gabaldon A. & Ulloa G. (1976a). Encuesta sobre la Malaria aviaria en Venezuela: Resultados del tercer y último año. *Bol. Inf. Dir. Malariología y San. Amb.* 1974-75. **16**: 107-118.
- Gabaldon A. & Ulloa G. (1976b). Revalidación y Redescipción de *Plasmodium columbae* Carini, 1912. *Bol. Inf. Dir. Malariología y San. Amb.* **16**: 93-106.
- Gabaldon, A. y Ulloa, G. (1976c). Las formas exoeritrocíticas de *Plasmodium (Haemamoeba) lutzi* Lucena, 1939 y presencia de esta especie en Venezuela. *Bol. Inf. Dir. Malariología y San. Amb.* **16**: 299-311.
- Gabaldon A. & Ulloa G. (1978a). Subespecie de *Haemoproteus rotundus* Oligier, 1956 (Haemosporina: Haemoproteidae) presente en Venezuela. *Bol. Dir. Malariol. y San. Amb.* **18**: 165-174.
- Gabaldon A. & Ulloa G. (1978b). A quick and easy method to determine the sporozoite index in mosquitoes. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* **72**: 311-312.
- Gabaldon A. & Ulloa G. (1979). Ciconiiformes de Venezuela: Clave para su identificación y otras consideraciones útiles en estudios de malaria aviaria. *Bol. Dir. Malariol. y San. Amb.* **19**: 84-109.
- Gabaldon A. & Ulloa G. (1980). Holoendemicity of Malaria: an avian model. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.* 74(4); 501-507.
- Gabaldon A., Ulloa G. & Zerpa N. (1985). *Fallisia (Plasmodioidaes) neotropicalis* subgen. nov. sp. nov. From Venezuela. *Parasitology.* **90**: 217-225.
- Gabaldon A, Ulloa G. & Montcourt A. (1974). Encuesta sobre Malaria aviaria en Venezuela: Resultados del primer año. *Bol. Inf. Dir. Malariología y San. Amb.* **14**: 86- 103.
- Gabaldon A, Ulloa G. & Gómez A. (1975a). Encuesta sobre Malaria aviaria en Venezuela: Resultados del segundo año. *Bol. Inf. Dir. Malariología y San. Amb.* **15**: 73- 91.
- Gabaldon A. (1975b). Datos hematológicos e histológicos útiles en el estudio de la malaria

- aviaria. *Bol. Inf. Dir. Malariología y San. Amb.* **15**: 161-200.
- Gabaldon A., Ulloa G. & Pulido J. (1981). Distribución geográfica, ecología y etología de *Aedeomyia squamipennis*, importante vector natural de malaria aviaria en Venezuela. *Bol. Dir. Malariol. y San. Amb.* **21**: 103-113.
- Gabaldon A., Ulloa G. & Zerpa N. (1988). *Plasmodium cathemerium*, cepa Icteridae inoculable a palomas, patos y pavos; sus vectores y utilidad en enseñanza e investigación. *Bol. Dir. Malariol. y San. Amb.* **28**: 53-68.
- Gager A. B., Loaiza J. R., Dearborn D. C. & Bermingham E. (2008). Do mosquitoes filter the access of *Plasmodium* cytochrome b lineages to an avian host? *Mol. Ecol.* **17**: 2552-2561.
- Hellgren O., Bensch S. & Malmqvist B. (2008). Bird hosts, blood parasites and their vectors - associations uncovered by molecular analyses of blackfly blood meals. *Mol. Ecol.* **17**: 1605-1613.
- Lehane M. (2005). *The biology of blood-sucking in insects. Second edition.* Cambridge: University Press.
- Lehmann T. (1993). Ectoparasites: Direct Impact on Host Fitness. *Parasitol. Today.* **9**: 8-13.
- Levine N. D. (1982). The genus *Atoxoplasma* (Protozoa, Apicomplexa). *J. Parasitol.* **68**: 19-723.
- Martinsen E. S., Paperna I. & Schall J. J. (2006). Morphological versus molecular identification of avian Haemosporidia: an exploration of three species concepts. *Parasitology.* **133**: 279-288.
- May R. M. & Anderson R. M. (1979). Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature.* **280**: 455-461.
- Mijares A., Rosales R. & Silva-Iturriza A. (2012). Hemosporidian Parasites in Forest Birds from Venezuela: Genetic Lineage Analyses. *Avian Diseases. Bione.* **56**: 583-588.
- Pérez-Tris J. & Bensch S. (2005). Diagnosing genetically diverse avian malarial infections using mixed-sequence analysis and TA-cloning. *Parasitology.* **131**: 15-23.
- Pérez-Tris J., Hasselquist D., Hellgren O., Krizanauskiene A., Waldenström J. & Bensch S. (2005). What are malaria parasites? *Trends Parasitol.* **21**: 209-211
- Praderes G. (2016). *Prevalencia de Parásitos Maláricos y otros Haemosporidios en aves en La Estación El Planetario estado Zulia 2013.* Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias veterinarias. Universidad Central de Venezuela. Maracay Venezuela. 78 P.
- Ricklefs R. E. & Fallon S. M. (2002). Diversification and host switching in avian malaria parasites. *Proc. R. Soc. Lond. [Biol].* **269**: 885-892.
- Silva C., Arévalo C., Vilorio N. & Romero Palmera, J. (2018). Prevalencia de hemoparásitos en aves silvestres, en zona oriental del estado Falcón, Venezuela 2013-2015. *Bol. Mal. Salud Amb.* **56**: 85-96.
- Tompkins D. M. & Begon M. (1999). Parasites Can Regulate Wildlife Populations. *Parasitol. Today.* **15**: 311-313.
- Valkiūnas G. (2005). *Avian malaria parasites and other haemosporidia.* Florida: CRC Press.
- Valkiūnas G., Anwar A. M., Atkinson C. T., Greiner E. C., Paperna I. & Peirce M. A. (2005). What distinguishes malaria parasites from other pigmented haemosporidians? *Trends Parasitol.* **21**: 357-358.
- WHO (2008). *World Malaria Report 2008.* World Health Organization. Suiza. p. xvi.
- Switzer W. M., Salemi M., Shanmugam V., Gao F., Cong M. E., Kuiken C., et al. (2005). Ancient co-speciation of simian foamy viruses and primates. *Nature.* **434**: 376-380.

Recibido el 14/09/2018
Aceptado el 14/03/2019