

CAMBIO AMBIENTAL GLOBAL, PARÁSITOS Y LA SALUD DE SUS HOSPEDADORES: LAS MOSCAS PARÁSITAS DEL GÉNERO *PHILORNIS* EN PICHONES DE AVES

DARÍO E. MANZOLI^{1,4}, LEANDRO R. ANTONIAZZI¹ Y PABLO M. BELDOMENICO^{1,2,3}

¹Laboratorio de Ecología de Enfermedades, Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional del Litoral. Rdo. Kreder 2805, S3080HOF Esperanza, Santa Fe, Argentina.

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

³Global Health Program, Wildlife Conservation Society.

⁴dmanzoli@fcv.unl.edu.ar

RESUMEN.— Las acciones humanas están produciendo grandes cambios en nuestro planeta, los cuales traen aparejados desbalances en uno de los sistemas que regulan las dinámicas poblacionales de vertebrados: la relación parásito–hospedador. En este trabajo se muestra, mediante ejemplos documentados, la acción directa de la contaminación, la fragmentación y el cambio climático, y sus interacciones, sobre la salud de las poblaciones de vertebrados silvestres y sus patógenos. Se presenta el caso de la miasis producida por las moscas del género *Philornis*, cuyas larvas tienen un comportamiento parásito que afecta a pichones de aves. La ocurrencia de estos parásitos depende de variables climáticas, siendo más abundantes durante períodos de precipitaciones y temperaturas elevadas, lo cual es influenciado por el cambio climático. Además, su abundancia se relaciona con la densidad de nidos, que es afectada por la fragmentación del bosque. En consecuencia, el efecto neto del cambio ambiental global sobre el impacto de este parasitismo depende, al menos, de dos de sus factores interactuantes: el cambio climático y la deforestación.

PALABRAS CLAVE: cambio climático, cambio global, conservación, contaminación, deforestación, *Philornis*.

ABSTRACT. GLOBAL ENVIRONMENTAL CHANGE, PARASITES AND THEIR HOST'S HEALTH: FLIES OF THE GENUS *PHILORNIS* PARASITIZING BIRD NESTLINGS.— Human activity is causing considerable changes on our planet, which entail misbalances in one of the systems that regulate animal population dynamics: the host-parasite relationship. In this article we show, using documented examples, the direct action of pollution, habitat fragmentation and climate change, as well as their interactions, on the health of wildlife populations and their pathogens. We present the case of myiasis caused by flies of the genus *Philornis*, which larvae show parasitic behaviour that affects bird nestlings. The occurrence of these parasites depends on climatic variables, being more abundant during periods of high precipitation and temperature, which is influenced by climate change. Their abundance is also related to nest density, which is affected by forest fragmentation. Therefore, the net effect of global environmental change on the impact of this parasitism depends on at least two of their interacting factors: climate change and deforestation.

KEY WORDS: climate change, conservation, deforestation, global change, *Philornis*, pollution.

Recibido 18 febrero 2011, aceptado 16 agosto 2011

CAMBIO AMBIENTAL GLOBAL

Nuestra biósfera está sufriendo una dramática y acelerada modificación como consecuencia de la creciente actividad humana. Los hábitats naturales están siendo modificados como consecuencia del avance de la frontera agropecuaria, el manejo de los cauces hídricos y el desarrollo urbano e industrial. Estas modificaciones se dan en gran magnitud y celeridad, características que actúan de manera

conjunta, mientras que el ambiente no se adapta con la misma velocidad. Como ejemplo de la ampliación de las zonas dedicadas a la agricultura, en un plazo de 14 años (1988–2002) casi se cuadruplicó la superficie dedicada a cultivos anuales en Argentina (Paruelo et al. 2006), en gran medida como consecuencia de la conversión de ambientes naturales a tierras agrícolas, situación que luego se vio exacerbada por la rápida expansión de la soja transgénica (Aizen et al. 2009).

Además, se observa una creciente emisión de gases de efecto invernadero, producidos principalmente por el uso de combustibles y las actividades agropecuarias (Pachauri y Reisinger 2008). Durante el proceso de combustión (por el uso de derivados del petróleo o por la quema de biomasa vegetal) se produce la liberación del dióxido de carbono y del nitrógeno contenidos en reservorios de largo plazo. También se debe considerar la liberación de metano a partir de la fermentación anaeróbica (un ejemplo es el proceso producido en el rumen de los bóvidos) o la deposición del nitrógeno agregado por fertilización en el ambiente, especialmente cuando las fuentes de este elemento sobrepasan los requerimientos de las plantas (Giuffré 2003). Estos factores son los principales determinantes del cambio climático que estamos experimentando (Houghton et al. 2001), que se traduce en un aumento de la temperatura ambiente, perturbaciones de los regímenes pluviales, mayores frecuencias de eventos climáticos extremos (e.g., huracanes, inundaciones, sequías) y desplazamiento de regiones ecológicas en el planeta (Thuiller 2007).

La actividad humana está generando al mismo tiempo una acumulación de residuos y compuestos químicos que comprometen los procesos biológicos y que pueden tener un impacto directo sobre la salud de los animales, incluido el hombre. Las fuentes de estos contaminantes incluyen la deposición final inadecuada de residuos sólidos urbanos de origen domiciliario (Giusti 2009), los desperdicios industriales (Giusti 2009, Mari et al. 2009), la utilización de agroquímicos (Giuffré 2003, Bernardos y Zaccagnini 2011) y los residuos provenientes de actividades humanas al aire libre (Ferreira et al. 2009, Ferreira 2011).

La destrucción de los ecosistemas naturales, el cambio climático y la contaminación afectan a los procesos biológicos produciendo el actual cambio ambiental global. Lejos de ser independientes, estos efectores de cambio ambiental pueden interactuar entre sí. Por ejemplo, la deforestación desestabiliza el clima a nivel local (Nobre et al. 1991, Laurance y Williamson 2001), sumando una perturbación adicional al efecto causado por la liberación de dióxido de carbono. El calentamiento global tiene la capacidad de agudizar la toxicidad de ciertos contaminantes e incrementar las concentraciones de ozono troposférico (Noyes et

al. 2009). Esto pone en evidencia que es inapropiado intentar entender un efecto haciendo foco en un único factor causal. Es preciso comprender que el efecto neto del cambio global sobre cada sistema biológico es el resultado de una compleja acción conjunta de diferentes efectores de cambio, los que a su vez interactúan entre sí, pudiendo estas interacciones, en ocasiones, resultar en un sinergismo que magnifica el impacto.

LA SALUD COMO REQUISITO PARA LA CONSERVACIÓN

Los conceptos de salud y enfermedad son difíciles de definir en animales silvestres (Hudson et al. 1998). Las poblaciones silvestres no están sujetas a medicina preventiva (e.g., vacunación), tratamientos específicos o paliativos, ni responden con medidas de emergencia (e.g., fumigación) ante epidemias. Esta ausencia de intervención médica determina que una población silvestre es diferente a una población humana o de animales domésticos con respecto a la salud y a la enfermedad por tres razones: (1) la población silvestre habita en ambientes ricos en patógenos, (2) la exposición continua a patógenos determina una gran experiencia inmunológica y entrenamiento del sistema inmune, y (3) la selección natural determina una estructura genética poblacional con mayor resistencia a las enfermedades. En consecuencia, las poblaciones silvestres poseen una mayor resistencia intrínseca a las enfermedades infecciosas y parasitarias que las poblaciones humanas o de animales domésticos, pero son muy vulnerables cuando esta resistencia es abatida, ya que no existen sistemas análogos a la medicina.

Mientras que la presencia de un agente patógeno en un ser humano o en un animal doméstico se interpreta como anormal, todos los vertebrados silvestres sirven de hospederos para una innumerable cantidad de pequeñas especies (virus, bacterias, hongos, protozoos y metazoos) que se comportan como parásitos o, en algunos casos, como comensales. Estas especies forman la comunidad parasitaria de un individuo y son parte de la salud del animal. Estos agentes pueden comportarse como patógenos para otras especies de la misma comunidad y, eventualmente, pueden generar una enfermedad en la especie hospedera (e.g., cuando la condi-

ción de los individuos está deteriorada debido al estrés). No obstante, en un ecosistema en equilibrio relativo, este parasitismo no representa una amenaza sino un factor de selección natural y de control poblacional, ya que las infecciones se vuelven más frecuentes y severas cuando la abundancia del hospedero aumenta (Beldomenico y Begon 2010). En estos sistemas en los cuales está presente esta permanente "lucha" entre la salud de los individuos y la acción de los patógenos, el cambio global podría producir una perturbación en el equilibrio, favoreciendo a los patógenos (Fig. 1).

Es ampliamente reconocido actualmente que las enfermedades constituyen una amenaza considerable que contribuye a la pérdida de biodiversidad (Pedersen et al. 2008, Smith et al. 2009). Patógenos específicos han sido incriminados como principales causantes de declinaciones poblacionales, como por ejemplo el distemper canino en carnívoros (Deem et al. 2000), la quitridiomycosis en anfibios (Berger et al. 1998), el tumor facial transmisible en el Demonio de Tasmania (McCallum 2008), el síndrome de la nariz blanca en murciélagos en América del Norte (Bleher et al. 2009) y el virus de Influenza Aviar H5N1 en varias especies de aves del Viejo Mundo

(Beldomenico y Uhart 2008, Pérez et al. 2011). La lista de ejemplos en los que un único patógeno se erige como la principal amenaza para poblaciones de animales silvestres está en franco incremento.

Además de las enfermedades infecciosas emergentes, la actividad humana también resulta en una amenaza directa para la salud de la fauna. Básicamente, estas amenazas provienen de la exposición a patógenos exóticos, la contaminación y el estrés ambiental.

Los patógenos foráneos por lo general provienen de animales domésticos, fauna exótica introducida y del mismo ser humano, transformándose en un problema especialmente cuando en el ecosistema receptor existen especies particularmente vulnerables. Esta susceptibilidad exacerbada se produce esencialmente debido a que el sistema inmune de la especie silvestre hospedera evolucionó sin ser desafiado por el patógeno introducido, lo que determina una ausencia de adaptación evolutiva y una consecuente alta vulnerabilidad ante estas nuevas infecciones. El cambio ambiental global también tiene la capacidad de exponer a la fauna a agentes patógenos nuevos, ya que puede ejercer una gran influencia en la distribución de patógenos y vectores.

La actividad humana genera contaminación de varios tipos y el volumen de residuos volcados al ambiente ha estado en permanente crecimiento desde la revolución industrial. Estos contaminantes pueden causar mortalidad o efectos que, sin llegar a ser letales, afectan la salud de los animales silvestres, lo que puede comprometer a las poblaciones, causando su declinación. En algunos casos existe toxicidad aguda, que es la que tiene consecuencias más espectaculares porque suele causar la muerte en forma masiva. Sin embargo, el hallazgo de animales enfermos o cadáveres puede ser difícil en poblaciones silvestres (Wobeser 1994) y se requiere de buenos sistemas de vigilancia para lograr identificarlos. En Europa, los ejemplos más tempranos de vigilancia epidemiológica en fauna se dieron durante episodios de intoxicación de aves con mercurio en la década de 1950 (Borg 1966). A fines del siglo pasado, se produjo en Argentina una gran mortandad (más de 6000 animales) de Aguilucho Langostero (*Buteo swainsoni*) por intoxicación con un insecticida organofosforado de uso agrícola,

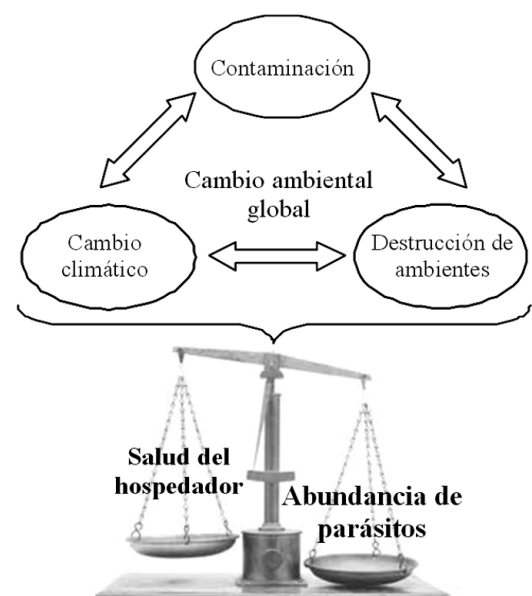


Figura 1. Componentes y efectores del cambio ambiental global y su relación con el equilibrio entre la salud de los hospedadores y la proliferación de los patógenos.

el monocrotófos (Uhart y Zaccagnini 2001). Lo más difícil de percibir, aún en poblaciones humanas y en animales domésticos, es la toxicidad crónica, que generalmente produce efectos sutiles pero con la capacidad de tener un impacto silencioso de consideración para la dinámica poblacional. Tal vez el ejemplo más famoso fue el efecto que el insecticida organoclorado DDT estaba teniendo en la reproducción de las aves, entre ellas el Águila Americana (*Haliaeetus leucocephalus*), símbolo de los EEUU, hacia fines de la década de 1960. Luego de la prohibición de este insecticida en EEUU, las águilas experimentaron una notable recuperación (Grier 1982). El DDT y sus análogos son disruptores endocrinos, comportándose como un agonista estrogénico con una potencia 500 000 veces superior al 17 β -estradiol (Klaassen 2007). Además, otro problema que acarrea estas sustancias es su capacidad de biomagnificación y su persistencia en el ambiente, hallándose restos de este compuesto en carcasas de Foca de Weddell o de Elefante Marino del Sur con niveles entre 40–160 veces mayores a los del krill, y hasta en tejido adiposo de mujeres de Argentina (Muñoz de Toro et al. 2006). Una de las características del cambio global es que se pueden observar efectos a distancia del foco o centro de perturbación, como sucedió con el hallazgo de residuos de compuestos organoclorados en animales de lugares tan remotos como la Antártida (Goerke et al. 2004). Un tóxico que tiene la capacidad de producir tanto toxicidad aguda como crónica es el plomo. En zonas de Argentina con elevada actividad cinegética, decenas de toneladas de plomo son vertidas al ambiente como munición. Existe evidencia a nivel mundial de intoxicaciones producidas por este metal (Fisher et al. 2006), viéndose afectadas aves acuáticas, en particular patos, que ingieren las municiones confundíendolas con pequeñas piedras (Ferreira et al. 2009, Ferreira 2011). Del mismo modo, se observaron aves rapaces con niveles elevados de plomo en hígado, riñón y huesos por un efecto de biomagnificación (Martin et al. 2008). Esto puede agravar el impacto negativo producido por otros componentes del cambio ambiental global (Jetz et al. 2007).

Las dinámicas de salud de las poblaciones de animales silvestres dependen de una compleja red de factores que interactúan, más que de la presencia o emergencia de un agente

patógeno, tóxico o factor de riesgo determinado (Beldomenico y Begon 2010). Así, en la naturaleza, las dinámicas poblacionales de animales dependen en gran medida de la interacción de éstos con su comunidad parasitaria, en un equilibrio circular en el que los animales deben estar en buena condición de salud para mantener las infecciones bajo control y deben controlarlas para mantenerse en buena condición de salud (Beldomenico et al. 2008b, Blanchet et al. 2009, Beldomenico y Begon 2010). De esta noción se infiere que el destino de individuos silvestres y de las poblaciones de las que forman parte depende íntimamente de su salud. Una población resiliente es, necesariamente, una población saludable. Es por esto que la salud recibe cada vez mayor atención en los ámbitos de la conservación. Una especie exitosamente conservada debe ser, entre otros atributos, una población saludable, que implica un equilibrio patógeno–hospedero existente o re-establecido, libre de efectos humanos deletéreos sobre la salud y resiliente a factores estresantes (Redford et al. 2011). Los cambios que están sufriendo los ambientes naturales tienen el potencial de afectar este equilibrio patógeno–hospedero y, de esta manera, modificar las dinámicas de salud, volviendo a las poblaciones menos resilientes y más vulnerables.

EFFECTOS DEL CAMBIO GLOBAL SOBRE LA SALUD DE LAS AVES SILVESTRES

El cambio global tiene el potencial de producir distintos efectos directos sobre la fauna, y en especial en aves. Existe un volumen creciente de literatura científica que trata este problema. En un número especial de la revista científica *Climate Research* se incluyen 13 contribuciones que describen el impacto del cambio climático sobre los patrones migratorios de varias especies de aves. Los efectos pueden desencadenar impactos muy nocivos para algunas poblaciones de aves. A modo ilustrativo, el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) ha sufrido una modificación en sus tiempos de migración, lo que determinó que su reproducción no coincidiera con el período de máxima oferta de alimento. La consecuencia fue la reducción de un 90% de su población en las últimas dos décadas en áreas donde su migración se encontraba desfasada (Both et al. 2006).

El impacto directo del cambio climático sobre las aves no se restringe a perturbaciones migratorias. El aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos representa una grave amenaza para numerosas especies de aves (Albright et al. 2010, Van de Pol et al. 2010). Las sequías producen grandes cambios en la riqueza, abundancia y composición de las comunidades de aves (Albright et al. 2010). Según un estudio reciente, las inundaciones van a afectar en gran medida el éxito reproductivo de las aves costeras (Van de Pol et al. 2010).

Otras amenazas simultáneas con el cambio climático tienen un efecto negativo directo sobre las poblaciones de aves. Un estudio reciente estableció que la deforestación en la Mata Atlántica en Brasil ha causado la reducción del 80–90% del ambiente propicio para las aves, estimándose que esto tuvo un mayor efecto que el producido por el cambio climático (Loiselle et al. 2010).

Los efectores de cambio ambiental global también pueden ejercer su impacto sobre la fauna a través de su influencia sobre la salud de los individuos de una población silvestre. Si bien hasta el presente el efecto de la modificación de hábitat sobre la salud de las aves silvestres se ha estudiado muy poco, es muy probable que sea considerable (Sehgal 2010). Recientemente, un estudio comparó la riqueza y la prevalencia de hemoparásitos en aves entre áreas deforestadas e intactas en Camerún (Chasar et al. 2009), encontrándose diferentes patrones de transmisión de *Plasmodium* spp. y *Haemoproteus* spp. entre ambas áreas. Son necesarios más estudios similares, en otros sistemas parásito–hospedador, donde se considere la intensidad de infección y no solo la prevalencia. De esta manera, se estará en una posición menos incierta acerca de cómo las modificaciones del paisaje influyen sobre la salud de las aves.

Los efectos directos del cambio climático sobre la salud de las aves silvestres se producen por múltiples mecanismos (Beldomenico et al. 2008a): (1) la expansión geográfica de patógenos, vectores u hospederos, (2) los cambios en la estacionalidad de algunas enfermedades, (3) la mayor severidad de las infecciones al verse favorecido el patógeno, (4) la mayor exposición a patógenos por cambios comportamentales, y (5) la reducción de la inmunidad en los hospederos. Todos estos

mecanismos podrían afectar la dinámica de las poblaciones y la salud del sistema. Atribuir un efecto neto sobre la salud de la fauna al cambio climático es muy difícil, dado que serían necesarios datos recolectados sistemáticamente durante varias décadas y, concomitantemente, existen otros cambios igualmente drásticos (e.g., deforestación, contaminación). No obstante, estudiar la relación de los diferentes componentes del sistema por separado permitiría desentrañar mecanismos mediante los cuales el cambio climático y otros efectores del cambio ambiental global podrían tener un impacto sobre la salud de los animales silvestres, brindando el sustrato para la construcción de modelos matemáticos que permitan predecir el efecto bajo diferentes escenarios. A modo de ejemplo, se desarrolla a continuación el caso del parasitismo de pichones de aves por larvas subcutáneas de moscas del género *Philornis*.

EL CAMBIO AMBIENTAL Y LAS MOSCAS DEL GÉNERO *PHILORNIS*

Está demostrado que las enfermedades en las que están implicados vectores o parásitos artrópodos se han incrementado sensiblemente, y se ha atribuido este efecto al calentamiento global (Harvell et al. 2002). Por lo general, las fluctuaciones en el clima se correlacionan con la prevalencia y la intensidad de infecciones e infestaciones de ectoparásitos artrópodos (Heeb et al. 2000, Dawson et al. 2005). A mayor humedad y temperatura, más prevalencia e intensidad de este tipo de parasitismo. Como consecuencia, las variaciones en el clima resultantes del cambio global podrían determinar un impacto considerable sobre las poblaciones de hospedadores, a causa del incremento en el parasitismo. Estudios recientes de miasis por moscas del género *Philornis* muestran evidencia que sustentan esta hipótesis.

El género *Philornis* es un grupo de múscidos que incluye aproximadamente unas 50 especies que se distribuyen en América del Sur y Central. En Argentina se ha confirmado la presencia de tres especies (Couri et al. 2009): *Philornis torquans*, *Philornis blanchardi* y *Philornis seguyi*. Los adultos son de vida libre y se alimentan de materia orgánica en descomposición, frutas y flores (Teixeira 1999). La mayoría de las especies, sin embargo, poseen

larvas parásitas asociadas a pichones de aves que producen miasis (Teixeira 1999). El 82% de estas especies tienen larvas que se comportan como parásitos subcutáneos (Dudaniec y Kleindorfer 2006), que penetran en el integumento del hospedador y permanecen debajo de la piel entre la dermis y la musculatura del cuerpo (Teixeira 1999, Spalding et al. 2002). Las larvas se alimentan de tejidos, sangre y fluidos tisulares de los pichones y respiran a través de un pequeño agujero que realizan en la piel del hospedador.

Una investigación llevada a cabo en una comunidad de aves de bosque en Santa Fe (Argentina) demostró que la intensidad de parasitismo, medida como abundancia promedio de larvas por pichón, está fuertemente asociada a la temperatura ambiente y a las precipitaciones (Antoniuzzi et al. 2011). A mayor temperatura ambiente y niveles de precipitación, la intensidad del parasitismo crece exponencialmente (Fig. 2). Al tener en cuenta variables relacionadas con la sobrevivencia y el crecimiento de los pichones, se observó que la intensidad del parasitismo está fuertemente asociada con la probabilidad de muerte de los pichones (la presencia de diez larvas duplica el riesgo de mortalidad) y que los pichones que sobreviven tienen un menor crecimiento

(Antoniuzzi et al. 2011). En consecuencia, las aves que nidifican en zonas donde el impacto del cambio climático probablemente sea de gran magnitud (traducido en aumentos en la precipitación y la temperatura), no solo sufrirán un impacto directo de estos cambios climáticos sino que también podrían sufrir un impacto en su dinámica poblacional a través del parasitismo severo por las moscas del género *Philornis*. Además, las regiones en donde estas moscas no han sido registradas por no darse las condiciones climáticas necesarias podrían volverse propicias como consecuencia del cambio climático, lo que expondría a poblaciones de aves que pueden ser especialmente vulnerables al parásito, como ha sucedido con los pinzones de Darwin en las islas Galápagos tras la introducción de *Philornis downsi* (O'Connor et al. 2010).

Más allá del potencial impacto del cambio climático sobre la relación parásito-hospedador, otros efectores del cambio ambiental global pueden repercutir sobre esta relación. La fragmentación de hábitat podría tener efectos sobre la densidad de nidos. Por ejemplo, las aves que dependen de la presencia de plantas leñosas para nidificar pueden aumentar su densidad si los parches de bosque son escasos. Ha sido extensivamente documentado para varios parásitos la existencia de una correlación positiva entre la densidad de hospedadores y la prevalencia e intensidad del parasitismo (Hudson et al. 2002). Mayor densidad de pichones podría significar un mayor nivel de parasitismo por moscas del género *Philornis*, relación que se puso en evidencia en el estudio de Antoniuzzi et al. (2011) y que fue posteriormente corroborada (Manzoli et al., datos no publicados). En un estudio en curso, los resultados preliminares dan cuenta que en la provincia del Chaco, con ambientes más húmedos y calurosos en los cuales los bosques naturales están mejor preservados, tanto la densidad de nidos como la intensidad de parasitismo por moscas del género *Philornis* son mucho menores que en sitios de Santa Fe y Buenos Aires donde la temperatura y las precipitaciones son inferiores pero los parches de bosque son más escasos (Manzoli et al., datos no publicados; Tabla 1). Estos resultados nos llevan a proponer como hipótesis que las larvas son menos abundantes en el Chaco porque allí la densidad de nidos es baja, tal como ha sido mostrado para muchos

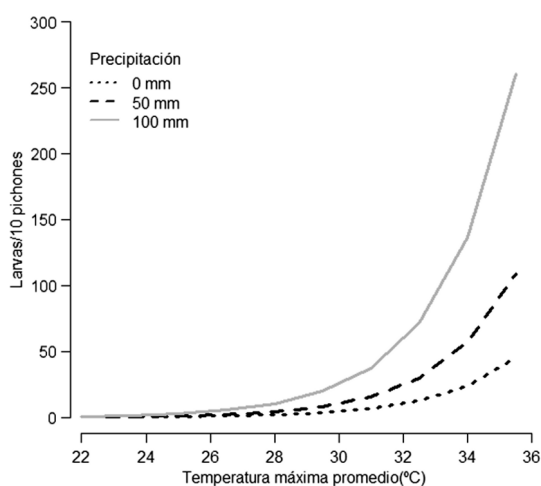


Figura 2. Abundancia promedio de larvas de moscas del género *Philornis* en pichones de aves de bosque en la provincia de Santa Fe en función de la temperatura máxima semanal promedio y la precipitación semanal acumulada. Modificado a partir de Antoniuzzi et al. (2011).

Tabla 1. Relación entre la densidad de hospedadores, la prevalencia y abundancia promedio de larvas de moscas del género *Philornis*, la temperatura y las precipitaciones en distintos sitios de muestreo y temporadas en las provincias de Chaco, Santa Fe y Buenos Aires (Manzoli et al., datos no publicados).

	Densidad de hospedadores	Prevalencia	Abundancia de larvas	Temperatura (°C)	Precipitaciones (mm)
Chaco (2008-2009)	0.70	0	0	26.2	575
Chaco (2009-2010)	0.90	0	0	27.5	600
Santa Fe (2008-2009)	2.98	0.05	0.31	24.7	412
Santa Fe (2009-2010)	6.65	0.14	0.53	24.2	1098
Buenos Aires (2008-2009)	1.45	0.19	4.88	22.5	240
Buenos Aires (2009-2010)	2.30	0.18	3.24	21.3	1002

parásitos. La baja densidad de nidos probablemente esté relacionada con la existencia de largas extensiones de bosques donde las aves pueden nidificar, a diferencia de los escasos relictos disponibles más al sur, donde gran parte de la tierra es utilizada para la agricultura. De esta forma, las distancias entre los nidos son mayores y la probabilidad de encuentro entre parásitos y hospedadores es menor. Esto suma otra importante razón por la cual preservar y restaurar los ambientes naturales: altas densidades de animales en relictos cada vez más reducidos de hábitat natural podrían resultar en un empobrecimiento de la salud de la fauna.

CONCLUSIONES

El cambio climático es solo uno de los factores que determinan el cambio ambiental global, en el cual participan también la contaminación y la destrucción del ambiente. Estos tres factores actúan conjuntamente, con efectos multiplicativos y, en consecuencia, una acción sinérgica. El análisis presentado en este trabajo pone en evidencia la complejidad del problema y la necesidad de un abordaje integral e interdisciplinario, ya que los procesos están gobernados por una red de interacciones y el estudio del impacto del cambio climático es irrelevante si no se tienen en cuenta otras influencias (e.g., la deforestación).

El cambio global está dado por un complejo de variables que contribuyen de diversas maneras en las intrincadas redes de causalidad de muchas patologías, tanto de enfermedades emergentes como endémicas. El “peso” que presentan estas variables es muchas veces

difícil de calcular cuando se las estudia de manera separada, debido a que interactúan unas con otras. Se deben indagar las interacciones y los factores que pueden ocasionar confusión en la relación causa-efecto. Es por esto que se requieren más estudios ecoepidemiológicos, en los cuales la visión del problema es más amplia en todos los niveles de organización, desde las interacciones moleculares hasta las relaciones que ocurren en el ecosistema. Al mismo tiempo, el estudio de las dinámicas de la salud de las poblaciones silvestres puede servir para monitorear la salud de los ecosistemas y entender cómo el cambio ambiental global la está afectando. Un mejor conocimiento de estos procesos es necesario para implementar medidas de mitigación. Este nuevo paradigma en la investigación de enfermedades requiere indefectiblemente del trabajo conjunto y la participación de distintas disciplinas, con profesionales de distintas áreas que “dialoguen” entre sí y con el problema. De esa manera, podrán ir dilucidándose paso a paso los factores de mayor protagonismo en las redes de causalidad (i.e., los principales determinantes del efecto neto observado), sobre los cuales sería más efectiva la implementación de acciones de control y mitigación.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- AIZEN M, GARIBALDI L Y DONDO M (2009) Expansión de la soja y diversidad de la agricultura argentina. *Ecología Austral* 19:45-54
- ALBRIGHT T, PIDGEON A, RITTENHOUSE C, CLAYTON M, FLATHER C, CULBERT P, WARDLOW B Y RADELOFF V (2010) Effects of drought on avian community structure. *Global Change Biology* 16:2158-2170

- ANTONIAZZI LR, MANZOLI DE, ROHRMANN D, SARAVIA MJ, SILVESTRI L Y BELDOMENICO PM (2011) Climate variability affects the impact of parasitic flies on Argentinean forest birds. *Journal of Zoology* 283:126–134
- BELDOMENICO PM Y BEGON M (2010) Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? *Trends in Ecology and Evolution* 25:21–27
- BELDOMENICO PM, JOLY D, UHART M Y KARESH W (2008a) Wildlife health as an indicator of climate change. Pp. 179–197 en: RELMAN DA, HAMBURG MA, CHOFFNES ER Y MACK A (eds) *Global climate change and extreme weather events: understanding the contributions to infectious disease emergence*. The National Academies, Washington DC
- BELDOMENICO PM, TELFER S, GEBERT S, LUKOMSKI L, BENNETT M Y BEGON M (2008b) Poor condition and infection: a vicious circle in natural populations. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences* 275:1753–1759
- BELDOMENICO PM Y UHART M (2008) Ecoepidemiología de los virus de influenza aviar. *FAVE, Ciencias Veterinarias* 7:23–40
- BERGER L, SPEARE R, DASZAK P, GREEN DE, CUNNINGHAM AA, GOGGIN CL, SLOCOMBE R, RAGAN MA, HYATT AD, McDONALD KR, HINES HB, LIPS KR, MARANTELLI G Y PARKES H (1998) Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia and Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95:9031–9036
- BERNARDOS J Y ZACCAGNINI ME (2011) El uso de insecticidas en cultivos agrícolas y su riesgo potencial para las aves en la Región Pampeana. *Hornero* 26:55–64
- BLANCHET S, MEJEAN L, BOURQUE JF, LEK S, THOMAS F, MARCOGLIESE DJ, DODSON JJ Y LOOT G (2009) Why do parasitized hosts look different? Resolving the “chicken-egg” dilemma. *Oecologia* 160:37–47
- BLEHERT DS, HICKS AC, BEHR M, METEYER CU, BERLOWSKI-ZIER BM, BUCKLES EL, COLEMAN JT, DARLING SR, GARGAS A, NIVER R, OKONIEWSKI JC, RUDD RJ Y STONE WB (2009) Bat white-nose syndrome: an emerging fungal pathogen? *Science* 323:227
- BORG K (1966) Mercury poisoning in Swedish wildlife. *Journal of Applied Ecology* 3:171
- BOTH C, BOUWHUIS S, LESSELLS CM Y VISSER ME (2006) Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441:81–83
- CHASAR A, LOISEAU C, VALKIUNAS G, IEZHOVA T, SMITH TB Y SEHGAL RN (2009) Prevalence and diversity patterns of avian blood parasites in degraded African rainforest habitats. *Molecular Ecology* 18:4121–4133
- COURI M, ANTONIAZZI L, BELDOMENICO P Y QUIROGA M (2009) Argentine *Philornis* Meinert species (Diptera: Muscidae) with synonymic notes. *Zootaxa* 2261:52–62
- DAWSON R, HILLEN K Y WHITWORTH T (2005) Effects of experimental variation in temperature on larval densities of parasitic *Protocalliphora* (Diptera: Calliphoridae) in nests of tree swallows (Passeriformes: Hirundinidae). *Environmental Entomology* 34:563–568
- DEEM S, SPELMAN L, YATES R Y MONTALI R (2000) Canine distemper in terrestrial carnivores: a review. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 31:441–451
- DUDANIEC R Y KLEINDORFER S (2006) Effects of the parasitic flies of the genus *Philornis* (Diptera: Muscidae) on birds. *Emu* 106:13–20
- FERREYRA H (2011) Municiones de plomo y contaminación: un viejo problema mundialmente conocido pero localmente desatendido. *Hornero* 26:65–72
- FERREYRA H, ROMANO M Y UHART M (2009) Recent and chronic exposure of wild ducks to lead in human-modified wetlands in Santa Fe Province, Argentina. *Journal of Wildlife Diseases* 45:823–827
- FISHER IJ, PAIN DJ Y THOMAS VG (2006) A review of lead poisoning from ammunition sources in terrestrial birds. *Biological Conservation* 131:421–432
- GIUFFRÉ L (2003) *Impacto ambiental en agroecosistemas*. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires
- GIUSTI L (2009) A review of waste management practices and their impact on human health. *Waste Management* 29:2227–2239
- GOERKE H, WEBER K, BORNEMANN H, RAMDOHR S Y PLÖTZ J (2004) Increasing levels and biomagnification of persistent organic pollutants (POPs) in Antarctic biota. *Marine Pollution Bulletin* 48:295–302
- GRIER JW (1982) Ban of DDT and subsequent recovery of reproduction in bald eagles. *Science* 218:1232–1235
- HARVELL CD, MITCHELL CE, WARD JR, ALTIZER S, DOBSON AP, OSTFELD RS Y SAMUEL MD (2002) Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* 296:2158–2162
- HEEB P, KÖLLIKER M Y RICHNER H (2000) Bird-ectoparasite interactions, nest humidity, and ectoparasite community structure. *Ecology* 81:958–968
- HOUGHTON JT, DING Y, GRIGGS DJ, NOGUER M, VAN DER LINDEN PJ, DAI X, MASKELL K Y JOHNSON CA (2001) *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge University Press, Cambridge
- HUDSON PJ, DOBSON AP Y NEWBORN D (1998) Prevention of population cycles by parasite removal. *Science* 282:2256–2258
- HUDSON PJ, RIZZOLI A, GRENFELL BT, HEESTERBEEK H Y DOBSON AP (2002) *The ecology of Wildlife Diseases*. Oxford University Press, Oxford
- JETZ W, WILCOVE DS Y DOBSON AP (2007) Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. *PLoS Biology* 5:1211–1219
- KLAASSEN C (2007) *Toxicology: the basic science of poisons*. McGraw-Hill, Nueva York

- LAURANCE W Y WILLIAMSON G (2001) Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. *Conservation Biology* 15:1529–1535
- LOISELLE B, GRAHAM C, GOERCK J Y RIBEIRO M (2010) Assessing the impact of deforestation and climate change on the range size and environmental niche of bird species in the Atlantic forests, Brazil. *Journal of Biogeography* 37:1288–1301
- MARI M, NADAL M, SCHUHMACHER M Y DOMINGO JL (2009) Exposure to heavy metals and PCDD/Fs by the population living in the vicinity of a hazardous waste landfill in Catalonia, Spain: Health risk assessment. *Environment International* 35:1034–1039
- MARTIN PA, CAMPBELL D, HUGHES K Y MCDANIEL T (2008) Lead in the tissues of terrestrial raptors in southern Ontario, Canada, 1995–2001. *Science of the Total Environment* 391:96–103
- MCCALLUM H (2008) Tasmanian devil facial tumour disease: lessons for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 23:631–637
- MUÑOZ DE TORO M, BELDOMENICO HR, GARCÍA SR, STOKER C, DE JESÚS JJ, BELDOMENICO PM, RAMOS JG Y LUQUE EH (2006) Organochlorine levels in adipose tissue of women from a littoral region of Argentina. *Environmental Research* 102:107–112
- NOBRE C, SELLERS P Y SHUKLA J (1991) Amazonian deforestation and regional climate change. *Journal of Climate* 4:957–988
- NOYES PD, MCELWEE MK, MILLER HD, CLARK BW, VAN TIEM LA, WALCOTT KC, ERWIN KN Y LEVIN ED (2009) The toxicology of climate change: environmental contaminants in a warming world. *Environment International* 35:971–986
- O'CONNOR JA, SULLOWAY FJ, ROBERTSON J Y KLEINDORFER S (2010) *Philornis downsi* parasitism is the primary cause of nestling mortality in the critically endangered Darwin's medium tree finch (*Camarhynchus pauper*). *Biodiversity and Conservation* 19:853–866
- PACHAURI RK Y REISINGER A (2008) *Climate change 2007: synthesis report*. IPCC Secretariat, Ginebra
- PARUELO J, GUERSCHMAN J, PIÑEIRO G, JOBBÁGY E, VERÓN S, BALDI G Y BAEZA S (2006) Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia* 10:47–61
- PEDERSEN AB, JONES K, NUNN C Y ALTIZER S (2008) Infectious diseases and extinction risk in wild mammals. *Conservation Biology* 21:1269–1279
- PÉREZ AA, ZACCAGNINI ME Y PEREDA AJ (2011) La Influenza Aviar y sus implicancias para la salud de las aves silvestres de América del Sur. *Hornero* 26:29–44
- REDFORD K, AMATO G, BAILLIE J, BELDOMENICO P, BENNETT E, CLUM N, COOK R, FONSECA G, HEDGES S, LAUNAY F, LIEBERMAN S, MACE G, MURAYAMA A, PUTNAM A, ROBINSON J, ROSENBAUM H, SANDERSON E, STUART S, THOMAS P Y THORBJARNARSON J (2011) What does it mean to successfully conserve a (vertebrate) species? *BioScience* 61:39–48
- SEHGAL R (2010) Deforestation and avian infectious diseases. *Journal of Experimental Biology* 213:955–960
- SMITH K, ACEVEDO-WHITEHOUSE K Y PEDERSEN AB (2009) The role of infectious diseases in biological conservation. *Animal Conservation* 12:1–12
- SPALDING M, MARTINS J, WALSH P, MORIN K, DUNMORE D Y FORRESTER D (2002) Burrowing fly larvae (*Philornis porteri*) associated with mortality of eastern bluebirds in Florida. *Journal of Wildlife Diseases* 38:776–783
- TEIXEIRA DM (1999) Myiasis caused by obligatory parasites. Ib. General observations on the biology of species of the genus *Philornis* Meinert, 1890 (Diptera, Muscidae). Pp. 71–96 en: GUIMARÃES JH Y PAPAVERO N (eds) *Myiasis in man and animals in the Neotropical region*. Bibliographic database. Editora Plêiade y FAPESP, San Pablo
- THUILLER W (2007) Biodiversity: climate change and the ecologist. *Nature* 448:550–552
- UHART M Y ZACCAGNINI ME (2001) *Manual de procedimientos operativos estandarizados de campo para documentar incidentes de mortandad de fauna silvestre*. Comisión Interinstitucional para la Conservación de la Vida Silvestre en Agroecosistemas, INTA, Buenos Aires
- VAN DE POL M, ENS B, HEG D, BROUER L, KROL J, MAIER M, EXO K, OOSTERBEEK K, LOK T, EISING C Y KOFFIJBERG K (2010) Do changes in the frequency, magnitude and timing of extreme climatic events threaten the population viability of coastal birds? *Journal of Applied Ecology* 47:720–730
- WOBESER GA (1994) *Investigation and management of disease in wild animals*. Plenum, Nueva York