



**Parásitos y Hospederos:
una íntima interacción
ecológica que coevoluciona
a lo largo de una compleja
carrera a través del tiempo**

Dr. Omar Domínguez-Castanedo

Dr. J. Jaime Zúñiga-Vega

*Laboratorio de Ecología Evolutiva y Demografía Animal,
Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.*

M. en C. Jorge Gaspar-Navarro

*Laboratorio de Sanidad Acuícola y Parasitología Molecular,
Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Xochimilco*

Resumen.

El parasitismo es una relación ecológica negativa de explotación fisiológica entre dos especies, en la que únicamente uno de los organismos antagonistas involucrados se beneficia: el parásito. El otro involucrado, el hospedero, es un organismo del cual el parásito obtiene nutrientes durante una o todas las fases de su vida. En este artículo se analiza esta relación desde una perspectiva ecológica y evolutiva, tomando como ejemplo a los helmintos como parásitos y a los peces como hospederos, para ejemplificar los efectos adversos derivados de esta relación. Entre los efectos negativos que los parásitos pueden infringir a sus hospederos se encuentran la reducción del éxito reproductor o de su sobrevivencia; la disminución o merma de la condición corporal (disminución de su salud), y la influencia o manipulación del comportamiento “normal” de los hospederos, en un claro ejemplos de coevolución en una de las relaciones ecológicas más interesantes y extendidas en la naturaleza: la relación parásito-hospedero.

Palabras clave: Helmintos; hospederos intermediarios; coevolución

Abstract.

The parasitism is a negative ecological relationship of physiological exploitation between two species, in which only one of the antagonistic organisms involved benefits: the parasite. The other involved, the host, is an organism from which the parasite obtains nutrients during one or all phases of its life cycle. This article analyzes this relationship from an ecological and evolutionary perspective, taking helminth as parasites and fish as hosts, as an example to exemplify the adverse effects derived from this relationship.

Among the negative effects that parasites can inflict on their hosts are the reduction of reproductive success or survival; the decrease or loss of body condition (decrease in health), and the influence or manipulation of the “normal” behavior of the hosts, in a clear examples of coevolution in one of the most interesting and widespread ecological relationships in nature: parasite-host relationship.

Keywords: Helminths; parasites, fishes, hosts, intermediate hosts; coevolution

Introducción

Los organismos vivos comparten tiempo y espacio a lo largo de su historia evolutiva, generando relaciones ecológicas o *simbiosis* (palabra que significa “vida en común”) omnipresentes en los tres dominios de los seres vivos: Bacteria, Archaea y Eucariota. Estas relaciones pueden ser temporales o permanentes, obligatorias o facultativas, positivas o negativas, ocasionales o accidentales.

Las simbiosis son, por lo tanto, un conjunto de interacciones ecológicas entre organismos que se pueden ubicar a lo largo de un continuo, donde en uno de los polos se encuentran las relaciones mutualistas y en el otro, las relaciones parasitarias. En las interacciones que se acercan al polo del mutualismo, la confluencia de intereses entre los involucrados, tiende a hacerse cada vez más estrecha, creando incluso una dependencia fisiológica mutua. En casos extremos, estas relaciones pueden llegar a la pérdida de identidad de uno de los involucrados, mediante la integración de sus genomas (por ejemplo, esto ocurrió en la relación ancestral que dio origen a la célula eucariota). Por otro lado, en las relaciones parasitarias, no existe una coinci-

dencia de intereses entre los asociados, ya que únicamente uno de ellos se beneficia de la maquinaria metabólica del otro, sin aportar algún beneficio, e incluso, pudiendo ocasionarle daños.

El parasitismo es una relación ecológica negativa de explotación fisiológica, en la que solo uno de los organismos antagonistas involucrados se beneficia: el parásito. El otro involucrado, el hospedero, es un organismo generalmente de mayor tamaño que los parásitos (sin embargo, esto no es una regla y existen excepciones interesantes), del cual obtienen nutrientes los organismos que los parasitan durante una o todas las fases de su vida. Además de cubrir con las necesidades nutricionales de los parásitos, los hospederos pueden también ser utilizados temporalmente como intermediarios, es decir, como vehículos para alcanzar a otros hospederos, en los que concluyen su ciclo de vida. Los parásitos son capaces de causar efectos anatómicos y fisiológicos negativos e incluso pueden generar alteraciones en el comportamiento “normal” del hospedero.

En este artículo se analiza, primero, la relación parásito-hospedero desde una perspectiva ecológica y evolutiva, para después analizar esta relación y los efectos negativos que pueden llegar a tener como resultado, usando a los peces y a los helmintos, como un ejemplo en particular.

Relación parásito-hospedero

Estrictamente hablando, la relación parásito-hospedero incluye patógenos como virus, bacterias, protozoarios, hongos, vegetales y animales, por lo que esta interacción representa probablemente una de las más extendidas y exitosas en toda la naturaleza. Algunos autores estiman que esta

relación es tan extensa que entre el 35% y el 50 % de los organismos de la tierra desarrollan este estilo de vida. Los parásitos, al mantener una relación ecológica negativa con sus hospederos, producen efectos adversos. Estos efectos negativos se conocen como “virulencia”. La virulencia causada por la infección parasitaria depende del daño que el parásito cause a su hospedero (en otras palabras, de la gravedad de la enfermedad), o incluso, se calcula con la tasa de mortalidad que genera el parásito a los individuos dentro de una población. Sin embargo, es importante mencionar que también suele estimarse la virulencia en términos de la tasa de reproducción del parásito o de su capacidad para infectar a más hospederos.

Entre los efectos negativos que los parásitos pueden infringir a sus hospederos se encuentran: (i) la reducción del éxito reproductivo (es decir, afectan la capacidad de su hospedero para generar descendencia o su sobrevivencia); (ii) la disminución o merma de la condición corporal (disminución de su salud), y (iii) la influencia o manipulación del comportamiento “normal” de los hospederos. Por lo tanto, los parásitos “roban” recursos nutricionales de sus hospederos, lo que puede ocasionar la mayor parte de los daños. Sin embargo, los parásitos también pueden afectar anatómicamente a sus hospederos (derivado del movimiento a través de sus tejidos), y fisiológicamente, debido a que causan compromisos energéticos al hospedero, derivados de los costos de iniciar y mantener una respuesta inmune para combatir a los parásitos.

Entre los animales que desarrollan una vida parasitaria están los “helmintos”, palabra que proviene del griego “gusano”.

Este término incluye a los platelmintos o gusanos planos (monogéneos, digéneos, céstodos y trematodos); a los nematodos o gusanos redondos, a los acantocéfalos o gusanos con cabeza espinosa, y a los anélidos o gusanos segmentados. Los helmintos se caracterizan por desarrollar, de forma obligatoria, parte de sus ciclos de vida en el interior de sus hospederos, es decir, son endoparásitos.

Los organismos que tienen una vida parasitaria dentro de sus hospederos, evolucionan a través de ciclos de vida muy complejos, con la finalidad de adaptar las etapas de su ciclo de vida al de sus hospederos, ya que dependen de ellos para sobrevivir. Sin embargo, no todos los hospederos pueden darles las condiciones adecuadas para madurar sexualmente y reproducirse. Esto puede deberse a: (i) la cantidad de nutrientes disponibles, por ejemplo, es de esperarse que una garza o un mapache puedan aportar más recursos que un pequeño pez, (ii) las interacciones entre los parásitos, es decir, los parásitos compiten entre ellos cuando infectan a un mismo hospedero, (iii) la compatibilidad entre los ciclos de vida del hospedero y de los parásitos, y (iv) el sistema de defensa de los hospederos, cuestión que se abordará un poco más adelante.

Por lo tanto, el ciclo de vida de una enorme cantidad de helmintos es “indirecto”, es decir, requieren infectar a diferentes hospederos para completar su ciclo de vida, en su hospedero definitivo (el hospedero en el que maduran sexualmente). El medio que usan los parásitos para cambiar de hospedero es la depredación, razón por la cual, el ciclo de vida de los parásitos está estrechamente relacionado con las redes tróficas.

Por ejemplo, los trematodos del género *Clinostomum* (presente en todos los continentes de la tierra) tienen un ciclo de vida complejo, que incluye hasta tres hospederos, dos intermediarios como caracoles y peces, y uno definitivo, típicamente las aves. Estos parásitos se alojan de forma definitiva y maduran sexualmente en diversas regiones del tracto gastrointestinal de aves consumidoras de peces (se han reportado hasta en 40 especies de aves). Sin embargo, estos parásitos pueden usar ocasionalmente a reptiles y mamíferos (incluyendo el hombre) como hospederos definitivos. En ellos, los parásitos se reproducen, liberando sus huevos dentro del sistema digestivo, permitiéndoles salir de sus hospederos y diseminarse en el medio ambiente mediante sus heces, idealmente en cuerpos de agua. Una vez fuera de sus hospederos, los parásitos pueden infectar a su primer hospedero, los caracoles, para avanzar en sus primeras etapas de desarrollo en su interior. Una vez que han avanzado en su desarrollo, los parásitos salen de los caracoles infectando pequeños peces o anfibios (activa o pasivamente al momento de ser consumidos por estos animales). En estos hospederos los parásitos se nutren y esperan (en algunos casos son capaces de disminuir su metabolismo por largos periodos de tiempo) hasta que un hospedero definitivo adecuado, como las aves, depreden a los peces o anfibios, para completar en su interior su desarrollo como adultos capaces de producir a las siguientes generaciones de parásitos.

Esta complejidad, expresada en los ciclos de vida de los parásitos, solo puede explicarse por una íntima interacción entre hospederos y parásitos a lo largo de innumerables generaciones de individuos que evolucionan juntos. Este proceso de evolución mutua se

le llama coevolución, e implica cambios recíprocos entre las especies que interactúan. Janzen (1979) propuso la definición más aceptada hasta hoy de coevolución: *“es el cambio evolutivo en una característica de los individuos de una población en respuesta a otra característica de los individuos de una segunda población, seguido de una respuesta evolutiva en la segunda población al cambio producido en la primera”*. En la coevolución de la relación parásito-hospedero, estos cambios recíprocos consisten en adaptaciones de los parásitos para infectar a sus hospederos y evadir sus defensas físicas e inmunológicas, mientras que los hospederos evolucionan, desarrollando mejores defensas contra de los parásitos. Esto implica que la coevolución de la relación parásito-hospedero es continua y dinámica, como lo que sugiere “la hipótesis de la reina roja” propuesta por Van Valen (1973) en su obra titulada “Una nueva teoría evolutiva”. En esta hipótesis, el autor explica que existe una carrera evolutiva de armamentos en las relaciones antagónicas (por ejemplo, depredador-presa, plantas-herbívoros o parásito-hospedero), donde uno de los involucrados evoluciona, desarrollando ciertas estrategias (conductuales, fisiológicas, o morfológicas), para obtener algún beneficio del otro. En respuesta, el otro involucrado evoluciona desarrollando rasgos conductuales, morfológicos o fisiológicos, que intentan impedir que el primero obtenga algún beneficio. Esta hipótesis se inspira en la obra “Alicia en el país de las maravillas” de Lewis Carroll, donde la reina roja le indica a Alicia que en ese lugar es necesario correr tan rápido como sea posible, para conseguir mantenerse en el mismo sitio.

De este modo, los parásitos tienden a evolucionar estrategias de evasión del sis-

tema inmune o de los mecanismos que tienen los hospederos para expulsarlos. Una estrategia puede consistir en replicación asexual extremadamente rápida que supere la velocidad de reproducción de células inmunitarias del hospedero (por ejemplo, de leucocitos como los eosinófilos y linfocitos B y T; todas estas células son capaces de desencadenar una acción defensiva ante parásitos específicos). Otra estrategia de los parásitos consiste en alojarse en sitios del cuerpo del hospedero donde no hay un fácil acceso por parte de las células inmunitarias, como el sistema muscular o el sistema nervioso. Algunas especies de trematodos se enquistan en sus hospederos intermediarios en regiones como los ojos, el cerebro o los músculos y generan una doble capa o cobertura protectora. La capa externa puede contener células modificadas del mismo hospedero, haciéndolos inmunológicamente “invisibles”. En este sentido, se sabe que algunos parásitos pueden absorber un conjunto de glicoproteínas y glicolípidos del hospedero y añadirlas a su superficie, evadiendo así la respuesta del hospedero.

Relación helmintos-peces

Los peces fungen como hospedero intermediario para una enorme cantidad de helmintos con ciclos de vida indirecto. Esto responde al sitio en el que se encuentran dentro de las cadenas tróficas. Los peces de tamaño pequeño son por excelencia, “colectores” de energía dispersa en pequeños organismos como insectos, crustáceos o moluscos. Al alimentarse de ellos, los peces generan biomasa y energía suficiente para que pase a los siguientes eslabones de la cadena alimenticia, como las aves. Esto los convierte en hospederos intermediarios, ideales para que los parásitos puedan ser transmitidos de los

primeros pequeños hospederos, como caracoles o copépodos, hasta sus hospederos definitivos. De este modo, los parásitos tienden a infectar a los peces y explotarlos fisiológicamente para después enquistarse en espera de llegar a su siguiente hospedero. Por lo tanto, sus efectos suelen estar asociados al sitio de infección, a las modificaciones del comportamiento “normal” de los peces o de su desempeño, lo cual favorece la depredación. Esto puede ser considerado un rasgo evolutivo favorecido por la selección natural, junto con otros rasgos generados como producto de la interacción milenaria entre especies de hospederos y parásitos, como mejoras defensivas (físicas e inmunológicas) en los hospederos y evasivas (escape del sistema inmune, órganos de sujeción para evitar la expulsión, etc.) en los parásitos, en clarísimos ejemplos de coevolución.

Efectos de los helmintos en peces

Para comprender los efectos que ocasionan los parásitos en sus hospederos intermediarios, un análisis en términos de los “costos” producidos por los parásitos a sus hospederos es muy útil. La “teoría de historia de vida”, propuesta en Stearns (1994) sugiere que los organismos invierten su energía (obtenida a partir de su alimento, en el caso de los heterótrofos), en tres actividades fundamentales: (i) crecimiento, (ii) reproducción, y (iii) mantenimiento somático. Los organismos que se encuentran bajo condiciones de estrés (por ejemplo, enfrentando a una infección parasitaria), son capaces de redireccionar su inversión energética hacia otros procesos prioritarios con el fin de compensar los costos producidos por el estrés. Sin embargo, los cambios en la reasignación de recursos generan “compromisos” que son los efectos adversos de usar energía para defenderse de los pará-

sitos sobre los procesos vitales de crecer, reproducirse, o mantener su estado físico. Por ejemplo, ha sido determinado que el trematodo del género *Uvulifer*, causante de la enfermedad del punto negro en peces de agua dulce, influyó negativamente en el desarrollo embrionario del pez vivíparo *Poeciliopsis retropinna*. Las hembras con un mayor número de parásitos, produjeron embriones más pequeños y con una peor condición corporal al momento del nacimiento en comparación con las hembras con menor carga parasitaria. Los autores de este trabajo atribuyen estos efectos en la progenie al costo producido por la respuesta inmune de las madres para contener a los parásitos. Es decir, las madres asignaron una mayor cantidad de recursos fisiológicos y energéticos al combate de la infección, en detrimento de los recursos asignados para la gestación. De este modo, los parásitos pueden incidir negativamente en el desempeño general de sus hospederos, comprometiendo la condición corporal, o la asignación de recursos para la reproducción (Hagmayer et al., 2020). En este contexto, nosotros demostramos que las metacercarias fisiológicamente activas del trematodo *Clinostomum sp.* pueden generar desbalances entre la inversión de recursos destinados a la reproducción y los empleados para mantener la condición corporal en machos del pez vivíparo *Poeciliopsis infans*. Los peces con mayor cantidad de metacercarias desarrollaron testículos más grandes, a costa de una condición corporal más precaria. Estos efectos negativos sobre la condición corporal de los hospederos pueden atribuirse a una mayor inversión reproductiva, generando costos energéticos que comprometen sus defensas frente a infecciones, permitiendo una mayor carga parasitaria (Domínguez-Castanedo et al., 2024).

Por otro lado, ha sido probado que la infección por helmintos puede influir negativamente en el desempeño de los peces, debido a deterioros físicos o mecánicos, asociados con el daño en los tejidos donde se alojan los parásitos, o con el daño que estos puedan ocasionar al migrar de un órgano a otro. Coleman (1993) determinó que la infección en el pez *Cyprinodon variegatus* producida por el trematodo *Ascocotyle pachycystis* en el corazón (bulbo arterioso), produjo hipertrofia del tejido cardiaco, bloqueando mecánicamente el flujo sanguíneo normal y limitando con ello el desempeño de sus actividades diarias. Estos parásitos infectan a los peces entrando por el epitelio branquial y migrando posteriormente al corazón a través del torrente sanguíneo. Esto tiene como consecuencia que los peces con mayor presencia de parásitos tengan dificultades para nadar, particularmente bajo condiciones limitantes, como temperaturas frías del agua durante el invierno (donde la sangre se vuelve más viscosa) o bajo concentraciones bajas de oxígeno. Esto no solo impide el desempeño normal de los peces, sino que también incrementa el riesgo de ser depredados. Esto es una consecuencia de la infección que es particularmente ventajosa para los parásitos que usan varios hospederos, ya que les facilita alcanzar un hospedero definitivo y, por lo tanto, puede ser considerado un rasgo adaptativo adquirido por coevolución. Existen suficientes evidencias al respecto, ya que muchos parásitos de peces suelen alojarse en las branquias, en los ojos o en el cerebro. Estos sitios de infección pueden proveer de nutrientes adecuados para los parásitos y los mantiene relativamente aislados del sistema inmunitario del hospedero, como mencionamos anteriormente. Adicionalmente, pueden ocasionar problemas de

respiración, visión o locomoción en los peces, facilitando a los depredadores alimentarse de ellos, lo que a su vez les permite a los parásitos completar su ciclo de vida en sus hospederos definitivos.

Por otro lado, la infección por helmintos puede modificar actividades como la alimentación de los peces. Hoy sabemos que algunos trematodos alojados en los ojos de algunos peces provocan la reducción en la distancia a la que los peces pueden reaccionar a una presa, perjudicando su capacidad para alimentarse y ocasionando que los peces deban dedicar mayor cantidad de tiempo para conseguir un número equivalente de presas que los peces sanos. También sabemos que algunos peces parasitados cambian su elección de alimentos, ya que en vez de alimentarse con presas grandes que aportan abundantes nutrientes, cambian a presas pequeñas que son energéticamente más fáciles de capturar y digerir cuando está parasitados. En este contexto, Giles (1987) demostró que los peces espinosos de tres púas *Gasterosteus aculeatus* infectados con el cestodo *Schistocephalus solidus* dedican significativamente más tiempo a la búsqueda de alimento cuando están parasitados, con el fin de compensar la demanda energética adicional provocada por los parásitos. Sin embargo, al dedicar más tiempo a esta actividad, los peces despliegan menor cantidad de comportamientos destinados a protegerlos de sus depredadores, facilitando también el acceso a un hospedero definitivo.

Finalmente, deseamos exponer un interesante caso en el que se muestran algunos efectos fisiológicos negativos que pueden ser mortales para los peces parasitados que se exponen a ciertas con-

diciones ambientales. Lemly y Gerald (1984) determinaron que los peces luna de branquias azules (*Lepomis macrochirus*) infectados con el trematodo *Uvulifer amblopliti* (enfermedad del punto negro), incrementan su tasa de mortalidad si se exponen a temperaturas frías. Estos investigadores establecieron que las temperaturas frías suprimen la alimentación en los peces, provocando que peces altamente infectados comenzaran el invierno en un inconveniente estado de agotamiento de lípidos, con una pobre condición corporal. El grado de deterioro corporal y la mortalidad asociada a los costos energéticos adicionales por la infección fueron directamente proporcionales a la cantidad de parásitos en los peces.

Conclusión

Los peces usados como hospederos intermediarios por lo helmintos a menudo muestran algunos de los efectos físicos, fisiológicos o conductuales más dramáticos derivados de la infección; sin embargo, los efectos más impresionantes podrían ser (i) la manipulación del comportamiento, que con frecuencia favorece la depredación, facilitando el acceso al hospedero definitivo del parásito y (ii) la capacidad que tienen los parásitos para manipular el sistema inmunológico de sus hospederos, suprimiendo las respuestas que podrían resultar en su expulsión o muerte. En respuesta, los hospederos evolucionan un conjunto de mecanismos (e.g. linajes celulares específicos) dirigidos a eliminar a los parásitos o lidiar con sus efectos deletéreos. La complejidad de esta relación solo puede ser explicada por la interacción milenaria entre los parásitos y sus hospederos, los cuales emprenden una larga y dura carrera evolutiva por persistir, creando uno de los fenómenos bioló-

gicos más apasionantes y complejos de la naturaleza: la coevolución.

Agradecimientos

Los autores agradecemos al Programa de Becas Posdoctorales de la UNAM, por la beca otorgada a Omar Domínguez Castanedo. Además, agradecemos al revisor anónimo que ayudó a mejorar este manuscrito y a las editoras por el cuidadoso manejo del mismo.

Referencias

Coleman, C. F., Morphological and physiological consequences of parasites encysted in the bulbous arteriosus of an estuarine fish, the sheepshead minnow, *Cyprinodon variegatus*. *J. Parasitol*, 79[2], pp. 247-254, 1993.

Domínguez-Castanedo, O., Gaspar-Navarro, J. y Zúñiga-Vega J. J., Does the infestation by trematode parasites influence trade-offs between somatic condition and male reproductive traits in a viviparous fish? *J. Fish. Dis*, 0:e14038. <https://doi.org/10.1111/jfd.14038>, 2024.

Giles, N., Predation risk and reduced foraging activity in fish: experiments with parasitised and non-parasitised three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *J. Fish. Biol*, 31, pp. 37-44, 1987.

Hagmayer, A., Furness, I. A. y Pollux, A. B., Parasite infestation influences life history but not boldness behavior in placental live-bearing fish. *Oecologia*, 194, pp. 635-648, 2020.

Janzen, H. D., When is it coevolution? *Evolution*, 34[3], pp. 611-612, 1980.

Lemly, D. y Esch, G. W., Effects of the tre-

matode *Uvulifer ambloplitis* on juvenile Bluegill Sunfish, *Lepomis macrochirus*: ecological Implications. *J. Parasitol*, 70[4], pp. 475-492, 1984.

Stearns, C. S., *The evolution of life histories*. Oxford University Press, 1994.

Van Valen, L., A new evolutionary law. *Evolutionary Theory*, 1, pp. 1-30, 1973.