

# Estrategias conductuales en la relación parásito-hospedero. Revisión

## Behavioral strategies in host-parasite relationships. Review

Agustín Orihuela<sup>a</sup>, Víctor Manuel Vázquez-Prats\*

### RESUMEN

El presente trabajo pretende poner a disposición del lector una revisión de la literatura científica que coadyuve al mejor entendimiento del comportamiento animal en relación con la enfermedad. La obra va dirigida a: conocer y comprender las estrategias que algunos parásitos llevan a cabo para encontrar a sus hospederos, cómo hacen estos últimos para evitar a los parásitos, y en caso de enfermarse, el tipo de herramientas conductuales que utilizan para enfrentar la enfermedad y recobrar la salud.

**PALABRAS CLAVE:** Parásitos, Hospederos, Comportamiento. Enfermedad.

### ABSTRACT

The purpose of this study is to present a scientific literature review that promotes a better understanding of animal behavior in relation to disease; it is directed to the knowledge and comprehension of strategies that certain parasites have to find their hosts and how these act in order to avoid parasites, and in the case they become sick, the type of behavioral tools that are used to face disease and regain their health.

**KEY WORDS:** Parasites, Hosts, Behavior, Disease.

### INTRODUCCIÓN

Pocos son los estudios diseñados para cuantificar las pérdidas en producción en relación con la presencia de parásitos en los animales de interés zootécnico. Algunos investigadores estiman que las pérdidas causadas por ectoparásitos van de US \$29.7 millones/año debido a las dermatitis producidas por ácaros, hasta US \$730.3 millones/año, debido a moscas del cuerno<sup>(1)</sup>. En total se calculan pérdidas por parásitos de 2.28 billones de dólares al año, lo que representa un 10 % del valor de la producción. Mientras otros<sup>(2,3)</sup> asocian las pérdidas que representan las infestaciones de ectoparásitos en la reducción de las ganancias de peso o la relación entre los niveles de infestación y la magnitud de las pérdidas.

### INTRODUCTION

There are only few studies designed to quantify production loss in relation to the presence of parasites in zootechnically important animals. Some researchers estimate that economic losses caused by ectoparasites can begin at US \$29.7 millions per year due to mite induced dermatitis, and reach US \$730.3 millions per year, due to the horn fly<sup>(1)</sup>. In total, parasite caused losses are estimated at 2.28 billion dollars per year, which represents 10 % of the production value. Others<sup>(2,3)</sup> associate losses by external parasite infestations with the reduction of weight gain or the ratio between infestation levels and loss magnitude.

Recibido el 5 de septiembre de 2007. Aceptado para su publicación el 31 de enero de 2008.

<sup>a</sup> Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Av. Universidad 1001 Cuernavaca Mor. 62210 México. aorihuela@uaem.mx. Correspondencia al primer autor.

✉ CENID-PAVET, INIFAP.

Las moscas hematófagas pueden remover una cantidad importante de sangre de sus víctimas. Un caballo puede ser picado por 500 moscas en un sólo día de verano, provocando la pérdida de 0.5 L de sangre<sup>(4)</sup>. La presencia de moscas hematófagas reduce las ganancias de peso en el ganado destinado a la producción de carne<sup>(5,6)</sup>, así como la producción de leche en las vacas de ordeña<sup>(7)</sup>. Las garrapatas pueden provocar la muerte por anemia y pérdida de peso<sup>(8)</sup>. Una carga de 48 garrapatas puede retardar el crecimiento en una tasa promedio por animal de 29 kg/año<sup>(9)</sup>. Gran parte del efecto en la pérdida de peso se debe a la depresión del apetito, presumiblemente provocada por toxinas presentes en la saliva de la garrapata<sup>(10)</sup> o como repertorio del comportamiento del animal enfermo. Además de considerar que las moscas y garrapatas son vectores comunes de protozoarios y enfermedades virales.

El concepto que se presenta en este trabajo es que la existencia de parásitos causantes de enfermedades, así como los vectores que les transportan, representan una fuerza que modula el comportamiento de los vertebrados. Por lo que la conducta de un posible hospedero puede ser efectiva en protegerlo de un parásito, o en su lucha contra los esfuerzos de este último para invadirlo.

En este trabajo, trataremos el conocimiento relacionado con el rol de la conducta animal en el manejo de la enfermedad y examinaremos varios tipos de estrategias que utilizan diferentes especies, tanto las de aquéllos que tratan de llegar a un hospedero, como las que muestran los posibles hospederos evitando o luchando contra los agentes causales de enfermedades.

### *¿Como hacen los parásitos para llegar al hospedero?*

Los huevos de algunos parásitos desarrollan adaptaciones que incrementan su oportunidad de encontrar al hospedero definitivo específico, tales como<sup>(11)</sup>:

a) huevos del parásito unidos al hospedero. La transmisión ocurre por lo general, directamente entre hospederos cuando estos entran en contacto físico unos con otros. Sin embargo, entre las especies de interés zootécnico no se cuenta con este tipo de

Hematophagous flies can remove an important amount of blood from their victims. A horse may be bit by 500 flies in one summer day, causing a loss of 0.5 L of blood <sup>(4)</sup>. Presence of hematophagous flies reduces weight gains in beef cattle<sup>(5,6)</sup>, as well as milk production in dairy cattle<sup>(7)</sup>. Ticks may cause death by anemia and weight loss<sup>(8)</sup>. A load of 48 ticks may delay growth rate by 29 kg/year<sup>(9)</sup>. Large part of weight loss effects is due to loss of appetite, which probably is caused by toxins that are present in the tick saliva<sup>(10)</sup> or to the behavioral repertoire of the sick animal. Furthermore, there is the fact that flies and ticks are common vectors of protozoan and viral diseases.

The concept that is being introduced in this study is that the presence of disease causing parasites, as well as vectors that transport them, represents a force that modulates behavior of vertebrates. Therefore, the behavior of a possible host may be effective in protecting him from a parasite or help him fighting against the efforts of said parasite to invade it.

In this study, we shall analyze knowledge related to the role that animal behavior has in handling disease while examining several types of strategies that different species use, of those that are trying to find a host as well as those which the possible hosts use to avoid or fight against disease causing agents.

### *¿How do parasites reach the host?*

Eggs of certain parasites develop adaptations that increase their opportunities to find the specific definite host, such as<sup>(11)</sup>:

a) Eggs of the parasite linked to the host. Transmission happens generally, directly between hosts, when they enter into physical contact one with the other. Retention of eggs on the host's body has advantages for ovoviviparous parasite species. The eggs hatch on the host promoting re-infection and transmission by direct contact with other members of the group. Nevertheless, among the species of zootechnical interest, this type of transmission does not occur.

b) Egg hatching in response to chemical substances of the host. The ingestion of flatworm eggs takes the infection to a host. Eggs hatch in response to the

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

transmisión, ya que la retención de los huevos sobre el cuerpo del hospedero presenta ventajas para especies de parásitos ovovivíparas. En este sistema, los huevos retenidos en la superficie del hospedero eclosionan sobre este último, promoviéndose la re-infección y la transmisión por contacto hacia otros miembros del grupo.

b) eclosión de huevos en respuesta a sustancias químicas del hospedero. La ingestión de huevos de los gusanos planos lleva a la infección del hospedero. La eclosión de estos huevos se da en respuesta a las secreciones digestivas del hospedero al digerir las capas alrededor del huevo y estimularle para la secreción de sus propias enzimas<sup>(12)</sup>, por lo que particularmente en los platelmintos, el proceso de eclosión de los huevos en respuesta a sustancias químicas del hospedero resulta de particular importancia al garantizar que está en el hospedero específico<sup>(11)</sup>.

c) emergencia rítmica. La emergencia rítmica de las larvas infectantes para coincidir con un periodo de la conducta del hospedero específico cuando éste pueda ser más vulnerable o susceptible a la infección es otra estrategia útil que explota la predictibilidad del hospedero. Por otro lado, la eclosión a tiempos predeterminados también reduce o evita la prelación en el ambiente<sup>(13,14)</sup>.

d) Comportamiento característico de las larvas infectantes. Muchas larvas infectantes de vida libre han desarrollado comportamientos característicos tales como: fototaxis, geotaxis, magnetotaxis, respuestas a sombras y disturbios mecánicos, entre otros, que les ayudan a orientarse hacia ambientes específicos donde la posibilidad de encontrar al hospedero específico es mayor.

e) Una vez que los estados infectantes de los parásitos han sido guiados hacia el hospedero, ¿Cómo hacen estos para reconocer que es la especie de hospedero correcta? En la literatura científica existe evidencia de que algunos miracidios son capaces de identificar glicoproteínas macromoleculares distinguiendo así entre líneas de la misma especie de hospedero<sup>(15)</sup>. A su vez, es posible encontrar algunas características de los hospederos que atraen a los parásitos hacia ellos: por ejemplo, la larva infectante de *Strongyloides stercoralis* es

digestive secretions of the host that digest the external layers of the egg and stimulate it to secrete its own enzymes<sup>(12)</sup>, thus, especially in platyhelminthes the egg-hatching process in response to chemical substances of the host is especially important since it guarantees that contact has been made with the specific host<sup>(11)</sup>.

c) Rhythmic emergence. Rhythmic emergence of infecting larvae is done to coincide with a period of specific behavior of the host whenever it may be most vulnerable or susceptible to infection and this is another useful strategy that exploits host predictability. On the other hand, hatching in predetermined time reduces or avoids primary of the environment<sup>(13,14)</sup>.

d) Characteristic behavior of infecting larvae. Many infecting larvae have developed characteristic behaviors such as: phototaxis, geotaxis, magnetotaxis, response to shadows and mechanical disturbances among others, which help them orient themselves to specific environments where there are more possibilities of finding their specific host.

e) Once the infective states of the parasite have been guided towards their host, how can they recognize that they have found the correct species host? There is evidence in scientific literature that some miracidium are capable of identifying glycoprotein macromolecules distinguishing thus between different lines of the same host species<sup>(15)</sup>. At the same time, it is possible to find certain characteristics of the hosts for example, the infecting larva of *Strongyloides stercoralis* is strongly attracted towards an extract of mammal skin, which has as a main active component urocanic acid<sup>(16)</sup>. The infecting larva of this species develops a movement strategy that helps it approach this attracting substance. In addition, the active response by parasites that penetrate skin such as *S. stercoralis* and *Ancylostoma caninum*, is stimulated by the presence of 3.3 to 4 % concentrations of CO<sub>2</sub><sup>(17)</sup>, while the presence of this gas does not have any attractiveness for larva that respond to thermal signals<sup>(18)</sup>. These last ones position themselves adopting a passive strategy, remaining inert waiting for the time they are ingested by a ruminant, such as is the case of *Haemonchus contortus*<sup>(17,19)</sup> and *Oesophagostomum dentatum* larvae<sup>(20)</sup>.

fuertemente atraída hacia un extracto de piel de mamíferos, siendo el principal componente activo el ácido urocánico<sup>(16)</sup>. La larva infectante de esta especie desarrolla una estrategia de movimiento hacia este atrayente. Aunado a lo anterior, la respuesta activa de parásitos que penetran la piel como *S. stercoralis* y *Ancylostoma caninum*, se estimula ante la presencia de concentraciones de 3.3 a 4 % de CO<sub>2</sub><sup>(17)</sup>, mientras que este gas no tiene ningún efecto atrayente en larvas que responden a señales térmicas<sup>(18)</sup>. Estas últimas se posicionan, adoptando una estrategia pasiva, permaneciendo inertes esperando ser consumidas por un rumiante, como es el caso de las larvas de *Haemonchus contortus*<sup>(17,19)</sup> y *Oesophagostomum dentatum*<sup>(20)</sup>.

Muchos nematodos utilizan señales químicas y térmicas para encontrar a su hospedero. Se ha descubierto que los primeros tienen la capacidad de responder tanto a atrayentes como a repelentes químicos y detectar olores volátiles al tener termorreceptores<sup>(19)</sup> entre otras habilidades. Aunado a lo anterior, al colocar L3 de *A. caninum* y *S. stercoralis* en conos apoyados sobre su base, se observó que el 74 y 80 % de las larvas migraba hacia la parte superior del cono respectivamente, mientras que en *H. contortus* no se observó migración, concluyendo que las L3 de *A. caninum* y *S. stercoralis* muestran geotaxis negativa, migrando contra la fuerza de la gravedad, mientras que *H. contortus*, no<sup>(21)</sup>.

Las garrapatas en su estado infestante se desplazan durante las horas de la mañana hacia la punta de los pastos, donde existen mayores posibilidades de establecer contacto con herbívoros<sup>(22)</sup>. Aunado a esto, es precisamente durante las horas de la mañana cuando se registra la mayor actividad de pastoreo por parte de hospederos potenciales como bovinos y ovinos en zonas tropicales<sup>(23)</sup>.

La saliva de los artrópodos hematófagos que sirven como vectores funciona como sustancia contra la homeostasis, y respuestas inflamatorias e inmunes del hospedero, pero también como una herramienta que propicia el establecimiento del patógeno. De esta manera, parásitos, virus y bacterias se han adaptado para tomar ventaja del armamento de los

Many nematodes use chemical and thermal signs to find their host. It has been discovered that they have the capacity to respond to chemically attracting as well as repelling substances and they can detect volatile odors since they have thermal and odor receptors<sup>(19)</sup> among other capabilities. Together with the above, when *A. caninum* and *S. stercoralis* L3 are placed in cones supported at the base, it was observed that 74 and 80 % of the larvae respectively migrated towards the upper part of the cone, while *H. contortus* did not show any migration, concluding that *A. caninum* and *S. stercoralis* L3 show negative geotaxis migrating against the force of gravity, while *H. contortus* does not<sup>(21)</sup>.

Ticks in their infesting stage move during early morning hours to the edge of grasses, where there are more possibilities of making contact with herbivores<sup>(22)</sup>. Together with this, it is precisely during morning hours when there is more grazing on the part of the potential hosts such as bovines and ovines in tropical zones<sup>(23)</sup>.

Saliva of hematophagous arthropods that are disease vectors works as a substance against homeostasis and inflammatory and immune responses of the host, but also as a tool that is propitious to the establishment of the pathogen. In this manner, parasites, viruses and bacteria have adapted to take advantage of the armament of the vectors in order to facilitate their entry into the host<sup>(24)</sup>. Taking advantage of certain behaviors of the vectors is also a favorable strategy for the success of parasites. For example, mosquitoes, vectors of diseases are more active at dusk, period of the day that coincides with a higher *microfilaria* activity, making this parasite more easily available in the blood stream that in turn favors the opportunity of the parasite to be ingested by the mosquito and be transmitted to another host<sup>(25)</sup>. In addition to the above, in the case of *Plasmodium chabaudi*, infected hosts attract more mosquitoes, and the infected mosquitoes require higher frequency of feeding<sup>(26)</sup>, situation that aids parasite distribution.

Parasites that have complex life cycles, that require an active strategy to reach their definitive host, frequently induce changes in the behavior<sup>(27)</sup> or

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

vectores para facilitar su entrada al hospedero<sup>(24)</sup>. Además el aprovechamiento de algunas conductas en los vectores, resulta también en una estrategia favorable para el éxito de los parásitos. Por ejemplo, los mosquitos, vectores de muchas enfermedades, son más activos durante las horas del atardecer, periodo del día que coincide con una mayor actividad de las *microfilarias*, haciendo más fácil el encontrar este parásito en el torrente sanguíneo, lo que favorece la oportunidad del parásito de ser ingerido por el mosquito y transmitido a otro hospedero<sup>(25)</sup>. Aunado a lo anterior, en el caso de *Plasmodium chabaudi*, los hospederos infectados atraen más a los mosquitos, aunado a que los mosquitos infectados requieren alimentarse con mayor frecuencia<sup>(26)</sup>, situación que coadyuva a la distribución de los parásitos.

Los parásitos con ciclos de vida complejos, que requieren de una estrategia activa para llegar a su hospedero definitivo, con frecuencia inducen cambios en la conducta<sup>(27)</sup> o apariencia de los hospederos intermediarios, porque esto hace generalmente al hospedero intermediario más vulnerable a la prelación por el hospedero definitivo<sup>(28)</sup>. Por ejemplo, algunas parasitosis provocan una disminución en la actividad locomotriz de los animales infestados, tal es el caso de *Taenia pisciformis* en el conejo<sup>(29)</sup>. Esta situación favorece que perros u otros carnívoros hagan presa de él, ingiriendo así la fase de metacestodo del parásito contenidas en la cavidad peritoneal del conejo y desarrollándose en el hospedero definitivo (carnívoro). *Dicrocoelium dendriticum* modifica la conducta de la hormiga (hospedero intermediario) en su paso hacia el borrego (hospedero definitivo). Del total de metacercarias dentro de la hormiga, solamente una migra hacia su cerebro para inducir cambios conductuales, ésta generalmente no infecta al mamífero, y muere<sup>(30)</sup>.

Algunos de los cambios conductuales posteriores a la infección están gobernados por el hospedero (tal es el caso del comportamiento del animal enfermo), mientras que otros cambios en la conducta están influenciados por el patógeno y dirigidos a facilitar su transmisión, aunque en algunos signos en ocasiones es muy difícil precisar su origen.

appearance of intermediate hosts, since this generally makes the intermediate host more vulnerable to preferential selection by the definitive host<sup>(28)</sup>. For example, some parasitosis cause a reduction of locomotive activity of infested animals, such as the case of *Taenia pisciformis* in rabbit<sup>(29)</sup>. This situation then favors that dog or other carnivores for catching them, ingesting thus the metacestodes phase of the parasite that is contained in the peritoneal cavity of the rabbit, which then develops in the definitive host (carnivore). *Dicrocoelium dendriticum* modifies the behavior of the ant (intermediate host) in its way towards the sheep (definitive host). Of the total metacercaria within the ant, only one migrates to the brain to induce behavioral changes, this one generally does not infect the mammal and dies<sup>(30)</sup>.

Some of the behavioral changes after infection are governed by the host (such as is the behavior of the sick animal), while other behavioral changes are influenced by the pathogen and directed to facilitate its transmission, although in the case of certain signs it is difficult to trace their origin.

A crucial part of the life cycle of many macro-parasites takes place in free life when they are in their infecting stage. Even though there are few studies in relation to how evolution may alter behavior of these stages<sup>(31)</sup>; it is very important to consider the strategies that these organisms establish to maintain a balance between the exhaustion of their reserves and the rate of success in finding a host, as well as avoiding potential defenses that the hosts may have<sup>(32)</sup>, for which macro-parasites may adopt the following attitudes: a) waiting, b) moving or c) mixed, where in the beginning there is movement, followed by a passive phase when reserves start reaching a critical level<sup>(31)</sup>, since during this phase of their life the parasites do not feed themselves and only have available their finite energy reserves that are consumed during their search for hosts<sup>(33)</sup>.

### Behavior strategies of defense against internal parasites

Parasites induce in the host changes that have the purpose of defending themselves against the parasites, including direct defense mechanisms such

Una parte crucial del ciclo de vida de muchos macro-parásitos se lleva a cabo en vida libre como estadio infectante. Aunque existen pocos trabajos respecto a como la evolución puede moldear la conducta en estos estados<sup>(31)</sup>; es muy importante considerar las estrategias que estos organismos deben desarrollar para establecer un balance entre el agotamiento de sus reservas y la tasa de éxito del encuentro con el hospedero, así como evadir las defensas potenciales que estos últimos puedan tener<sup>(32)</sup>, para lo cual los macro-parásitos pueden adoptar actitudes: a) de espera, b) de movimiento o c) mixta, donde en un inicio hay movimiento, seguida de una fase pasiva cuando las reservas empiezan a llegar a un nivel crítico<sup>(31)</sup>, ya que durante esta fase de su vida los parásitos no se alimentan, por lo que cuentan con reservas de energía finitas que se consumen durante su búsqueda por hospederos<sup>(33)</sup>.

### **Estrategias conductuales de defensa contra parásitos internos**

Los parásitos inducen en los hospederos cambios evolutivos en estos últimos, tendientes a defenderse contra los primeros, incluyendo mecanismos de defensa directos como la evasión de fuentes contaminadas, y mecanismos indirectos que incluyen el manejo de micro-organismos benéficos y el consumo o utilización de plantas con propiedades anti-parasitarias.

#### *Mecanismos de defensa directos*

Así, por ejemplo, los equinos<sup>(34)</sup>, ovinos<sup>(35)</sup> y quizá otros ruminantes evitan ingerir el forraje adyacente y aquél recientemente contaminado con heces. Aunado a lo anterior, trabajos en ovinos han demostrado que animales parasitados muestran una exacerbación de esta conducta<sup>(36)</sup>; al evitar consumir forraje contaminado con heces disminuyen la probabilidad de enfermarse. Las heces frescas se evaden con mayor fuerza y este comportamiento se debilita a medida que avanza el tiempo y la edad de las heces<sup>(36)</sup>.

Cuando lo animales son obligados a pastorear parcelas contaminadas con heces, reducen la profundidad del pastoreo y así la probabilidad de

as the evasion of contaminated sources, and indirect mechanisms that include the handling of the beneficial micro-organisms and the consumption or use of plants that have anti-parasitic properties.

#### *Direct defense mechanisms*

As an example, equines<sup>(34)</sup>, sheep<sup>(35)</sup> and possibly other ruminants avoid ingesting forages recently contaminated with feces and the adjacent ones. Together with the above, studies in sheep have demonstrated that parasitized animals show an exacerbation of this conduct<sup>(36)</sup>; when avoiding feces contaminated forages there is a reduction in probability of getting infected. Fresh feces are avoided more markedly and this behavior is debilitated as time goes on and feces age<sup>(36)</sup>.

When animals are forced to graze in feces contaminated parcels, they reduce the depth of grazing and as well the probability of ingesting parasites (eggs and some larvae) that concentrate in the lower portion of the forage most of the time, possibly to avoid desiccation and death. Lower exposure to parasites generally reflects an increase in resistance to the same<sup>(37)</sup>.

Eggs of many gastrointestinal parasite species develop in feces deposited by herbivores in the pastures and migrate to the surrounding area as the infecting stage of larvae is developed<sup>(38)</sup>. Herbivores cannot detect parasites in forages, and therefore they use the presence of feces as an element of warning<sup>(39)</sup>.

Eggs of gastro-enteric parasites take weeks in feces to develop the infecting stage larvae (i.e. three weeks in the case of *Ostertagia circumcincta*). During the period of evasion of fresh feces, surrounding grass may grow quite high, creating high grass infected zones that are well marked. Then herbivore animals must put in balance the benefits of grazing on high forage (i.e. higher rate of consumption due to bigger amount in each bite, with less bites and a higher consumption of protein)<sup>(40)</sup> and the cost associated with the infection risk by parasite ingestion. Grievance associated to parasites ingestion by animals that are already parasitized may be greater and that is probably

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

ingerir parásitos (huevos y algunas larvas) que se concentran en la porción baja del forraje la mayor parte del tiempo, posiblemente para evitar desecarse y morir. La menor exposición a parásitos generalmente se refleja en un aumento de resistencia hacia los mismos<sup>(37)</sup>.

Los huevos de muchas especies de parásitos gastrointestinales se desarrollan en las heces depositadas por los herbívoros en la pastura y migran a los alrededores a medida que el estado infectante de las larvas se desarrolla<sup>(38)</sup>. Los herbívoros no pueden detectar los parásitos en el forraje, por lo que usan la presencia de heces como un elemento de advertencia<sup>(39)</sup>.

A los huevos de parásitos gastroentéricos les lleva unas semanas en las heces para desarrollarse en un estadio de larva infectante (i.e. tres semanas en el caso de *Ostertagia circumcincta*). Durante el periodo de evasión de las heces frescas, el pasto al derredor puede crecer bastante alto, creando zonas bien delimitadas de pastos altos infectados. Entonces, los animales herbívoros requieren realizar un balance entre los beneficios de pastorear un forraje alto (i.e. mayor tasa de consumo debido a bocados más grandes y menos mordidas; y un mayor contenido de proteína)<sup>(40)</sup> y el costo asociado al riesgo de la infección por ingestión de parásitos. La pena asociada a la ingestión de parásitos por animales ya parasitados puede ser mayor, y es lo que probablemente les hace evitar estas áreas con mayor fuerza y reducir el tamaño del bocado, incrementando a su vez el número de mordidas<sup>(41)</sup>. Por el contrario, animales inmunes a los parásitos corren menos riesgo, por lo que posiblemente muestran un comportamiento de evasión de heces menos severo y un mayor consumo de materia seca<sup>(41)</sup>.

Taylor<sup>(42)</sup> al evaluar el contenido de larvas en el forraje encontró que las vacas pastan lo suficientemente lejos de las heces de manera que el consumo de larvas de nematodos es mucho menor al que ingerirían pastando cerca o en áreas contaminadas. Como se mencionó anteriormente, los animales identifican y evitan material contaminado con heces<sup>(43)</sup> y orina, aunque esta última resulta menos aversiva<sup>(44)</sup>. Sin embargo, Vitela *et al*<sup>(45)</sup> encontraron que ante poblaciones altas de moscas de establo (*Stomoxys*

what makes them more intent on avoid these areas, increasing the number of bites but reducing the size of the bite<sup>(41)</sup>. On the other hand, animals immune to the parasite have less risk and therefore possibly show a behavior of feces evasion that is less severe and thus consume more dry matter<sup>(41)</sup>.

When evaluating the larvae content of forage, Taylor<sup>(42)</sup> found that cows graze sufficiently apart from feces in such a manner that nematode larvae consumption is much smaller than if they would graze contaminated areas. As it was mentioned before, animals identify and avoid feces and urine contaminated materials<sup>(43)</sup> even though this last one is less aversive<sup>(44)</sup>. Nevertheless, Vitela *et al*<sup>(45)</sup> found that with high population levels of stable flies (*Stomoxys calcitrans*), cows prefer to lie on excrement than on clean areas, even though fly populations are higher in these zones. This behavior is exhibited by cows with the purpose of covering their feet and ventral region of the body (preferred feeding zones for this insect) and by immersing these body areas in excrement they avoid being bitten<sup>(46)</sup>.

As selective grazing is a method that reduces infestation with intestinal parasites, also defecation and urination in specific areas or outside of determined spaces is a behavior that animals use to reduce infections indirectly. Equines, especially those that live in pens, use specific areas for such purposes, and those that inhabit in prairies, generally defecate in areas that are rarely grazed<sup>(34)</sup>.

Also, sheep that are grazed defecate and urinate at night, far away from the areas where they shall graze the next day<sup>(47)</sup>. Even pigs, of which people occasionally have the wrong idea that they are not very clean, display a behavior of selective defecation and urination dropping feces and urine as far from sleeping<sup>(48,49)</sup> and eating<sup>(50)</sup> areas as possible.

#### *Indirect defense mechanisms*

Plant derived medicine has come from observing plants that animals consume when they are sick. Based on this information, occasionally producers provide their animals with *Acacia* and *Artemisia* spp extracts to control blood parasites such as

*calcitrans*), las vacas prefieren echarse en zonas con estiércol que en áreas limpias, pese a que la población de moscas es aún mayor en estas áreas. Este comportamiento lo exhiben las vacas con el fin de cubrir las patas y la región ventral de su cuerpo (zonas de alimentación preferidas por este insecto) hundiéndolas en las heces, evitando las picaduras<sup>(46)</sup>.

Así como el pastoreo selectivo es un método que reduce la infestación de parásitos intestinales, también el defecar y orinar en áreas específicas o fuera de lugares determinados es un comportamiento que los animales utilizan indirectamente para reducir las infecciones. Los equinos, especialmente aquéllos que viven en corrales, utilizan áreas específicas para este propósito, y aquéllos que habitan en potreros, generalmente defecan en áreas que raramente son pastadas<sup>(34)</sup>.

También los ovinos mantenidos en condiciones de pastoreo defecan y orinan por la noche lejos de las áreas donde pastarán al día siguiente<sup>(47)</sup>. Incluso los cerdos, de cuya especie en ocasiones se tiene la idea equivocada de que no son muy limpios, muestran una conducta de defecación y micción selectiva, eliminando heces y orina tan lejos como sea posible de las áreas destinadas para dormir<sup>(48,49)</sup> y comer<sup>(50)</sup>.

#### *Mecanismos de defensa indirectos*

La observación de las plantas que los animales consumen cuando están enfermos ha dado origen a la fitomedicina. Con base en esta información, en ocasiones los productores proporcionan a sus animales extractos de *Acacia* y *Artemisia* spp para controlar parásitos en sangre tales como *Trypanosoma* y *Plasmodium* spp, así como hojas de tabaco para el control de ectoparásitos<sup>(51)</sup>. Generalmente son metabolitos secundarios como alcaloides y taninos los que han demostrado propiedades antiparasitarias.

Los herbívoros consumen una gran variedad de forrajes en sus dietas, mismos que difieren ampliamente en su calidad nutricional y en el contenido de taninos<sup>(52)</sup>; sin embargo, el porcentaje de taninos en cabras del Mediterráneo puede

*Trypanosoma* and *Plasmodium* spp, as well as tobacco leaves to control external parasites<sup>(51)</sup>. Generally, secondary metabolites such as alkaloids and tannins are the ones that have anti-parasitic properties.

Herbivores consume a great variety of forages in their diets, same that differ greatly in their nutritional quality and tannin contents<sup>(52)</sup>; the percentage of tannins in Mediterranean goats may be between 3.5 and 4.7 % of consumption<sup>(53)</sup>. Grazing sheep studies have shown that parasitized animals that have access to high tannin content grasses (20 to 60 g of tannins per kilogram of dry matter), reduce their parasitism level and improve their productive yield<sup>(54)</sup>.

Consumption of these substances<sup>(55)</sup> significantly reduce total parasite egg counts in feces specifically *H. contortus*. When it is provided as a drench or by wetting the feed, the effect may be quicker and more effective against this parasite although higher doses as well as more prolonged treatments are needed to combat *T. colubriformis*<sup>(56)</sup>. When tannin ingestion is suspended there is no re-emergence of egg counts, demonstrating their anti-parasitic effect<sup>(57)</sup>.

Some of these active compounds also have anti-nutritional effects causing a reduction of consumption or causing intoxication of animals that consume high levels of the same; it is believed that plants developed these products as defense mechanism against herbivores<sup>(58)</sup>. For example, garlic has sulfuric compounds that have anti-helminthes effects, walnut contains naphthoquinone, compound that is active against worms<sup>(59)</sup>, *Mallotus philippinensis* contains glycosides that have demonstrated their effectiveness against cestodes in goats<sup>(60)</sup>. Other plants such as *Leucaena leucocephala*, even though it is considered as a high quality legume has a high tannin<sup>(61)</sup> and mimosine content, which make it toxic, since animals do not have the capacity to degrade these compounds<sup>(62)</sup>. By limiting its consumption<sup>(63)</sup> or inoculation of adapted ruminal microorganisms<sup>(64)</sup>, allows its use while reducing intoxication risks.

These findings suggest the possibility of using synthetic tannins or feed strategies to alleviate



## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

ubicarse entre el 3.5 y el 4.7 % del consumo<sup>(53)</sup>. Estudios de borregos en pastoreo demuestran que animales parasitados que tienen acceso a pasturas con alto contenido de taninos (20 a 60 g de taninos por kilogramo de materia seca), reducen su nivel de parasitismo y mejoran su desempeño productivo<sup>(54)</sup>.

El consumo de estas sustancias<sup>(55)</sup> disminuye significativamente las cuentas totales diarias de huevos de parásitos en heces, específicamente de *H. contortus*. Sin embargo, cuando se proporciona como toma o empapando el alimento, el efecto puede ser más rápido y efectivo contra este parásito, aunque se necesitan dosis más altas o tratamientos más prolongados para combatir *T. colubriformis*<sup>(56)</sup>. Al suspender la ingesta de taninos no hay una re-emergencia en las cuentas, lo que demuestra su efecto antiparasitario<sup>(57)</sup>.

Algunos de estos compuestos activos también tienen efectos anti-nutricionales provocando una disminución en el consumo o provocando intoxicación en los animales al consumir niveles altos del mismo, ya que se piensa que son productos que las plantas desarrollaron como mecanismo de defensa contra los herbívoros<sup>(58)</sup>. Por ejemplo, el ajo contiene compuestos sulfúricos de efectos antihelmínticos, el nogal contiene naftoquinona, compuesto activo contra gusanos<sup>(59)</sup>, *Mallotus philippinensis* contiene glicocidas, que han demostrado su efectividad contra los céstodos en cabras<sup>(60)</sup>. Otras plantas como *Leucaena leucocephala*, pese a ser considerada una leguminosa perenne de alta calidad, presenta un alto contenido de taninos<sup>(61)</sup> y mimosina, lo que le hacen tóxica, pues los animales no tienen la habilidad para degradar este compuesto<sup>(62)</sup>. En la práctica, el limitar su consumo<sup>(63)</sup> o la inoculación de microorganismos ruminales adaptados<sup>(64)</sup>, permite su aprovechamiento y reduce los riesgos de intoxicación.

Estos hallazgos sugieren la posibilidad de utilizar taninos sintéticos o estrategias de alimentación para aliviar el problema de infecciones por nematodos en pequeños rumiantes. Así, recientemente se ha hecho énfasis en el potencial de propiedades antihelmínticas que poseen algunas

nematode infection problems in small ruminants. Thus, recently, emphasis has been placed on the potential antihelmintic properties of certain foraging plants such as: *Lotus spp* (strawberry trefoil), *Hedysarum spp* (French honeysuckle), *Onobrychis spp* (sainfoin) and *Cichorium intybus* (common chicory), that have high levels of nutritional value but at the same time a high content of active anti-parasitic compounds such as tannins and other secondary metabolites<sup>(51)</sup>.

Other interesting elements such as stalks and roots of raspberries and fungi genus *Aspegillus* and *Duddingtonia*, have demonstrated an effect against nematode parasites of plants<sup>(51,65)</sup> and animals<sup>(66)</sup>.

Animals learn to select what and when to eat easily when they are part of a group<sup>(67,68)</sup>, reflecting their learning capacity the experiences and communications that they are immersed in with their companions<sup>(69)</sup>. Surely there are several mechanisms involved in food selection learning. A mechanism that seems contradictory is coprophagy. This behavior is observed in colts and perhaps it is a form of information transmission of the foods that are to be selected, learning about flavor and odor of the most frequently ingested plants<sup>(70)</sup>. Although this can also represent a risk of parasite ingestion, a limited exposure to gastro-intestinal parasites may be linked to immunological defense development since the small colts ingest small amounts of fresh feces<sup>(71)</sup> and almost exclusively from their mothers<sup>(72)</sup>. This mechanism offers protection to offspring as soon as they start ingesting solid food; fecal matter is rich in deoxycholic acid, substance that can protect against *E. coli*<sup>(73)</sup>. Colts exhibit such conduct during the first 20 wk of age, perhaps in response to a pheromone<sup>(74)</sup>. It is possible that new born colts receive protection from their mothers through colostrum as well as a protecting substance through feces.

Animals that construct nests such as sows have developed a behavioral strategy that is observed when rearing conditions allow it. When coming close to birthing, the sow shall try to construct a nest. These, in general are clean areas, since the piglets do not defecate nor urinate in the nest or

plantas forrajeras como: *Lotus spp* (trébol fresa), *Hedysarum spp* (esparceta roja), *Onobrychis spp* (pipirigallo) y *Cichorium intybus* (achicornia), que tienen altos valores nutritivos y a su vez elevado contenido de compuestos activos antiparasitarios como taninos u otros metabolitos secundarios<sup>(51)</sup>.

Otros elementos interesantes son los tallos y raíces de las frambuesas y hongos de los géneros *Aspegillus* y *Duddingtonia*, quienes han demostrado su efecto contra nematodos parásitos de plantas<sup>(51,65)</sup> y animales<sup>(66)</sup>.

Los animales aprenden a seleccionar qué y cuánto comer con mayor rapidez cuando son parte de un grupo<sup>(67,68)</sup>, reflejando la habilidad de aprender por medio de la experiencia y comunicación con sus compañeros<sup>(69)</sup>. Seguramente son varios los mecanismos involucrados en el aprendizaje de la comida a seleccionar. Un mecanismo que parecería contradictorio es la coprofagia. Este comportamiento se observa particularmente en potrillos y se piensa que de esta manera se puede transmitir información sobre los alimentos a seleccionar, aprendiendo del sabor y olor de las plantas ingeridas con mayor frecuencia<sup>(70)</sup>. Aunque esto pudiera ser un riesgo ante la ingestión de parásitos, una exposición limitada a parásitos gastrointestinales puede estar ligada con el desarrollo inmunológico de sus defensas, ya que los potrillos ingieren pequeñas cantidades de heces frescas<sup>(71)</sup> y casi exclusivamente de sus madres<sup>(72)</sup>. Este mecanismo ofrece protección a las crías tan pronto como éstas ingieren alimentos sólidos; la materia fecal es rica en ácido deoxycólico, sustancia que tiene la propiedad de proteger contra *E. coli*<sup>(73)</sup>. Los potrillos llevan a cabo esta conducta durante las primeras 20 semanas de vida, posiblemente en respuesta a una feromona<sup>(74)</sup>. Por lo que es posible que los potrillos recién nacidos reciban protección de sus madres tanto a través de los calostros como mediante una sustancia protectora a través de las heces.

Los animales que construyen nidos como las cerdas, han desarrollado una estrategia conductual que se observa cuando las condiciones de crianza lo permiten. Al aproximarse el parto, la marrana tratará de construir un nido. Estos por lo general son áreas limpias, ya que las crías no defecan ni

surrounding area<sup>(75)</sup>, this aids in reducing re-infestation with parasites not only of the adult animals that may consume feed within the sleeping area, but also of the piglets which at that age are particularly vulnerable to parasitic diseases<sup>(76,77)</sup>. Nest construction is sometimes related to the fumigation effect of certain plants, that reduce the amount of pathogenic bacteria and parasites that could be present in that place<sup>(78)</sup>, fundamentally due to the fact that the fresh vegetative materials used for their construction produce volatile substances that have anti-bacterial and anti-parasitic during their decomposition.

### Defense against external parasites by behavior strategies

Animal behavior in face of parasites and vectors may first be of defense, trying to avoid stings and other nuisances caused by them.

In relation with skin diseases, animals show characteristic signs. For example, calves infested with the lice *Linoghatas vituli* rub and lick themselves much more frequently than the controls do, spending 28 sec/h rubbing against structures and 95 sec/h licking themselves, in comparison to the non-infected animals that invested 8 and 62 sec/h respectively<sup>(79)</sup>. Also, the infected calves scratch double the time than the control group.

Hematophagous flies have painful bites and in equines severe cases may promote self-mutilation by biting as a response to them. Several species have shown a series of individual behaviors to drive away these insects such as movement of the tail, ears, skin and limbs, shaking of the head, lifting their feet, stomping the floor firmly and even frenetic running that can last for 30 min<sup>(80)</sup>. Tail movement is efficacious in driving away insects; horses without tail, desperately look for posts or trees to scratch their sides<sup>(81)</sup>. In other circumstances, animals may lie down to avoid flies, spending in recumbence more than double the normal time when threatened by these pests<sup>(82)</sup>. When adopting this type of behavior animals do not remove flies from plants, they produce less amounts of CO<sub>2</sub> and other chemical attractants and they expose less surface of their body, as well as

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

orinan en este o en sus alrededores<sup>(75)</sup>, lo que ayuda a reducir la re-infestación con parásitos no sólo de los adultos que pueden llegar a consumir alimentos dentro del área destinada a dormir, pero es importante en la protección de las crías quienes a esta edad son particularmente vulnerables a las enfermedades de tipo parasitarias<sup>(76,77)</sup>. La construcción del nido en algunas ocasiones se relaciona con el efecto fumigante de algunas plantas, que reducen la cantidad de bacterias patógenas y de parásitos que puedan presentarse en este lugar<sup>(78)</sup>, fundamentalmente debido a que el material vegetativo fresco seleccionado para su construcción produce sustancias volátiles con actividades anti-bacteriales y antiparasitarias durante su descomposición.

### Estrategias conductuales de defensa contra parásitos externos

El comportamiento del animal ante los parásitos y vectores puede ser primeramente de defensa, tendiente a evitar los piquetes u otras molestias que estos les provocan.

Ante enfermedades de la piel, los animales muestran signos característicos. Por ejemplo, los becerros infestados con piojos *Linoghatas vituli* se frotan y auto-lamen con mucha más frecuencia que animales controles, llegando a pasar 28 seg/h frotándose contra estructuras y 95 seg/h lamiéndose, en comparación con 8 y 62 seg/h que invirtieron los animales no infectados<sup>(79)</sup>. Además de que los becerros infectados pasan el doble de tiempo rascándose en comparación con el grupo control.

Las moscas hematófagas realizan picaduras dolorosas, pudiendo en casos severos, favorecer la auto mutilación (mordeduras) en los equinos como respuesta a sus picaduras. Varias especies despliegan una serie de conductas a nivel individual tendientes a ahuyentar estos insectos, que van desde el movimiento de colas, orejas, piel y extremidades, sacudir la cabeza, levantar las patas o pisotear firmemente, hasta carreras frenéticas que pueden prolongarse por 30 min<sup>(80)</sup>. El movimiento de la cola es tan eficaz en ahuyentar insectos, que caballos sin cola buscan desesperadamente postes o árboles donde poder rascar sus flancos<sup>(81)</sup>. En otras

hide the parts most susceptible to attack by hematophagous insects<sup>(83)</sup>. This is also observed when cows remain standing submerging the distal part of their limbs in water or mud bodies<sup>(84)</sup>.

Some animals may also defend themselves from flying insects, collectively, forming a compact mass of several individuals that remain with their heads lowered towards the center of the group and shaking their tails that are placed to the periphery of the group<sup>(5)</sup>. Schmidtmann and Vallas<sup>(85)</sup> applied spray to reduce the amount of flies feeding around the head, especially around the eyes of a group of heifers, while another group did not receive treatment. This last group had four or more times the amount of flies around their heads than the treated group. The non-treated animals formed groups more frequently and invested 10 times more time remaining in those groups than the treated animals. Grouping episodes generally happened when the intensity of flies' presence reached 9 to 12 flies/head. Effectiveness of grouping was evident since the heifers in the central area of the group had 1 to 2 flies/head when compared to the heifers located in the periphery of the group, who showed a range between 15 and 20 flies/head.

Groups of 8 to 36 horses attract less flies/head than those that graze individually or in groups of three<sup>(86)</sup>. This behavior reduces drastically the amount of stings suffered by animals that have central positions in the group. Also a group may be integrated by only two horses who shall place themselves so the tail of one fans in front of the face of the other<sup>(86)</sup>; behavior that seem to be learned at a very young age, since colts frequently remain with their faces close to the tail of their mothers<sup>(71)</sup>.

A variation of this behavior is observed in cattle that are grazed in nomadic conditions, when they group themselves facing bonfire cinders left alone by the herdsmen, helping them to free themselves of mosquitoes that attack mainly by night<sup>(87)</sup>.

When there are high amounts of flies, cows may also modify their grazing habits, doing so more at night<sup>(88)</sup>, when flies are not as active<sup>(45)</sup>. Horses raised under extensive conditions can also avoid

circunstancias, los animales pueden echarse para evitar a las moscas, pudiendo llegar a pasar más del doble del tiempo echados al verse amenazados por esta plaga<sup>(82)</sup>. Al adoptar este tipo de comportamiento los animales no remueven las moscas del follaje, producen menor cantidad de CO<sub>2</sub> y otros atrayentes químicos, y exponen una menor superficie de su cuerpo, a la vez que ocultan sus partes más susceptibles del ataque de insectos hematófagos<sup>(83)</sup>. Esto último se observa también cuando las vacas permanecen paradas sumergiendo la parte distal de sus extremidades en cuerpos de agua o lodo<sup>(84)</sup>.

Algunos animales también pueden defenderse de los insectos voladores asociándose colectivamente, formando una masa compacta de varios individuos que permanecen con las cabezas agachadas hacia el centro del grupo y agitando sus colas situadas hacia la periferia del conjunto<sup>(5)</sup>. Schmidtman y Vallas<sup>(85)</sup> aplicaron spray para reducir el número de moscas alimentándose al derredor de la cabeza y particularmente de los ojos de un grupo de novillas, mientras otro grupo no recibió tratamiento alguno. Este último grupo tuvo cuatro a cinco veces más moscas al derredor de sus cabezas que el grupo tratado. Los animales no tratados formaron grupos con mucha mayor frecuencia e invirtieron cerca de 10 veces más tiempo permaneciendo en esos grupos en comparación con los animales tratados. Los episodios de agrupamiento generalmente ocurrieron cuando la intensidad de moscas alcanzaba una densidad de 9 a 12 moscas/cabeza. La efectividad del agrupamiento resultó evidente, ya que las novillas en el área central del grupo tuvieron de 1 a 2 moscas/cabeza, en comparación con las novillas ubicadas en la periferia del conjunto, quienes mostraron un rango de entre 15 y 20 moscas/cabeza.

Grupos de 8 a 36 caballos atraen menos moscas/caballo que aquéllos que pastan en forma individual o en grupos de tres<sup>(86)</sup>. Este comportamiento disminuye drásticamente los piquetes sufridos por los animales que ocupan las posiciones centrales del grupo. Además, un grupo puede integrarse por tan sólo dos caballos, quienes se posicionan de manera que la cola del compañero abanique frente a la cara del otro<sup>(86)</sup>, comportamiento que parece

flies by searching for high cliffs or places where there is more wind during the day at the time flies are especially active<sup>(89)</sup>, or modifying also the time of day for grazing<sup>(90)</sup>.

In this section, several behavior patterns with the purpose of control have been mentioned, including individual movements to repel flies, lying down, and integration of groups and selection of specific areas, among others. Even though many of these behavior patterns undoubtedly possess learned components, and as an example is the development of behaviors in response to hematophagous bats<sup>(91)</sup>, most of the behaviors have genetic bases, probably maintained through different selection pressures, since for the host the cost of feeding these insects or larvae or other infections exceed the cost of such behaviors.

Preening is another behavior manifested by animals to control ectoparasites; it has important biological functions, considering the costs in terms of time dedicated to this activity, replacing other activities such as feeding, together with the loss of water and electrolytes through saliva used for this process. Preening is quite effective in ectoparasites removal and the best experimental evidence happens when an animal is totally or partially limited in its capacity to perform such activity. Cows that were harnessed in such a manner that physically they were impeded in grooming, were compared to a control group<sup>(92)</sup>. At the beginning of the experiment 40,000 to 50,000 larvae or nymphs of ticks were applied to the cows. After a certain time ticks that developed and fell in collector trays were collected and counted. In the cows with the harness, 33 % of the ticks survived, while in the control group only 9 % survived. Similar results were found in cattle re-infested daily<sup>(93)</sup>. Other experiments show that whenever animals are impeded from preening, ectoparasite populations grow; nevertheless, when the capacity to preen is re-established in an animal, ectoparasites are eliminated or reduced significantly in their amount in three days<sup>(94)</sup>.

When animals are allowed to preen only part of their bodies, even so, the number of parasites in the non-preened areas is reduced, apparently due

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

ser aprendido desde muy jóvenes, ya que los potrillos frecuentemente permanecen con sus caras cerca de la cola en movimiento de sus madres<sup>(71)</sup>.

Una variante de este comportamiento se observa en ganado criado en condiciones de pastoreo nómada, cuando agrupan sus cabezas hacia los restos de las fogatas humeantes dejadas por los pastores, ayudándoles a librarse de los mosquitos que atacan particularmente por la noche<sup>(87)</sup>.

Ante altas poblaciones de moscas, las vacas también pueden modificar sus hábitos de pastoreo, dedicándose a pastar más tiempo durante la noche<sup>(88)</sup>, cuando las moscas no son tan activas<sup>(45)</sup>. Los caballos criados en condiciones extensivas, también pueden evitar estos insectos buscando riscos altos o lugares donde corre más el viento durante las horas del día, cuando las moscas son particularmente activas<sup>(89)</sup>, o modificando también la hora en que pastorean<sup>(90)</sup>.

En esta sección se han mencionado varios patrones conductuales de control, abarcando los movimientos individuales para repeler moscas, el echarse, la integración de grupos y elección de áreas específicas, entre otras. Pese a que muchos de estos patrones conductuales indudablemente poseen componentes aprendidos, y como ejemplo está el desarrollo de estas conductas en respuesta a vocalizaciones de murciélagos hematófagos<sup>(91)</sup>, la mayor parte del comportamiento tiene bases genéticas, probablemente mantenidas mediante diferentes presiones de selección, debido a que el costo de la alimentación de estos insectos o la deposición de larvas u otras infecciones exceden los costos de estas conductas para el hospedero.

El acicalamiento es otra de las conductas que manifiestan los animales en el control de ectoparásitos; tiene funciones biológicas importantes, considerando los costos en términos del tiempo que se dedica a esta actividad, remplazando otras actividades como la alimentación, aunados a la pérdida de agua y electrolitos a través de la saliva empleada en el proceso. El acicalamiento es bastante efectivo en la remoción de ectoparásitos, y la mejor evidencia experimental sucede cuando un animal se limita total o parcialmente en su capacidad para

to the capacity of certain ectoparasites to redistribute themselves toward the groomed areas. Head, neck and perigenital areas are out of reach of animals to groom by themselves, for this reason, in social animals a grooming behavior is developed where the members of the group groom each other, covering these areas that are inaccessible to the individual.

Ticks and other ectoparasites are also controlled by the immunological system<sup>(95)</sup>. This process is more evident in severe infestations, so that it has been stated that the animal controls its ectoparasite load primarily by preening and when the parasitic load increases it uses the immunological system. Attesting to this is the tick density in a prairie is not directly proportional with the number of ticks that are found on the body of a cow<sup>(96)</sup>. Field observations indicate that bovines can see and avoid tick clusters, refusing to graze in experimental prairies that have high tick populations<sup>(97)</sup>.

Probably due to the difficulty of micro-parasites detection, strategies directed to the defense against them are not as evident or as well known as those related with macroparasites. Again, the immunological system is very important in the capacity to resist disease causing viruses and bacteria. The first behavior that provides antibodies to the newborn is suckling, that must be carried out as soon as possible after birth in order to take the highest possible advantage of the mother defenses that are transferred to the offspring by the colostrum. After that, the offspring shall have to generate its own antibodies when exposed to minute amounts of antigens and even occasionally recuperate from disease. That is to say that, in general, specific antibodies are developed after an exposure to the pathogenic organisms.

Probably the highest exposure of young animals to antigen doses happens naturally during their daily life, in their own environment when facing viruses and bacteria in small amounts in droplets of saliva, breathing, nasal secretions, feces and urine, that come from their peers and contaminate feed, water sources and surfaces of the body.

Social and territorial behaviors are other strategies. For example, in social species, a way of reducing

realizar esta actividad. Vacas equipadas con arneses que físicamente les impedían acicalarse oralmente, se compararon con un grupo control<sup>(92)</sup>. Al inicio del experimento se aplicaron sobre las vacas de 40,000 a 50,000 larvas o ninfas de garrapatas. Al cabo de un tiempo se recogieron y contaron las garrapatas que se desarrollaron y cayeron en charolas colectoras. En las vacas con arnés, 33 % de las garrapatas sobrevivieron, mientras que en el grupo control únicamente 9 %. Resultados similares se encontraron en ganado re-infestado diariamente<sup>(93)</sup>. Otros experimentos demuestran que cuando se impide a los animales el auto acicalamiento, las poblaciones de ectoparásitos crecen; sin embargo, al restablecer la capacidad de acicalamiento en un animal, los ectoparásitos se eliminan o su cantidad se reduce significativamente en tres días<sup>(94)</sup>.

Cuando a los animales sólo se les permite acicalarse parte del cuerpo, aún así, el número de parásitos en las áreas no acicaladas disminuye, aparentemente debido a la capacidad de algunos de estos ectoparásitos de redistribuirse hacia las zonas acicaladas. La cabeza, cuello y otras áreas perigenitales, se encuentran fuera del alcance de los animales para auto-acicalarse, por eso, en los animales sociales se desarrolla un comportamiento de acicalado, donde los miembros del grupo se encargan de acicalarse unos a otros, cubriendo así estas áreas inaccesibles para un sólo individuo.

Las garrapatas y otros ectoparásitos también son controlados por el sistema inmunológico<sup>(95)</sup>. Este proceso es más evidente en infestaciones severas, por lo que se ha llegado a postular que el animal controla su carga de ectoparásitos primeramente mediante el acicalamiento, y utiliza el sistema inmunológico cuando la carga parasitaria se incrementa; prueba de ello es que la densidad de garrapatas en una pradera no es directamente proporcional con el número de garrapatas que se encuentran en el cuerpo de una vaca<sup>(96)</sup>. Observaciones de campo indican que el ganado bovino puede ver y evitar manchones de garrapatas, rehusándose pastar en praderas experimentales con alta población de garrapatas<sup>(97)</sup>.

Probablemente debido a la dificultad para detectar microparásitos, las estrategias dirigidas para

the risk of contracting viral or bacterial diseases is concentrated in maintaining group integrity. Within the group, the animals are exposed to viruses and bacteria of the rest of the group members, so that the animals jointly have the tendency of developing immunity to the microorganisms that are present in the same. In this manner, individuals that remain within the group have less opportunity of being infected with new pathogenic organisms than those individuals that are mobilized between groups.

Another example of such behaviors is those developed against the diseases of sexual transmission. Bucks generally lick their own penis after copulation<sup>(98)</sup>. This genital grooming seems to play a role, reducing the degree of exposure of the male to sexual transmission diseases that could affect its fertility or that of females with which it might copulate afterwards<sup>(98)</sup>.

On the other hand, cannibalism is a behavior common in rabbits, especially in relation to the slaughter and ingestion of its own offspring, that even though it may be present for diverse reasons, one of them is that the coney may be affected with an infectious disease, and could put in danger the rest of the litter, and therefore, the mother reacts to the first signs of disease of the young, such as inactivity and hypothermia, disposing it before the rest of the litter gets the contagion. To have this system work, behaviors such as infanticide and cannibalism should be triggered immediately facing the first abnormal sign in the young. Also, the consumption of the dead coney adds nutrients to the mother and avoids contamination sources for the nest. Even though there is no direct experimental evidence, that supports this idea in relation to maternal cannibalism, it is believed that not only sick offspring, but also deformed offspring are slaughtered and devoured<sup>(75)</sup>. Likewise, the consumption of placentas by mammals that have just given birth has been explained as a behavior whose main objective is to hide from predators the place of birth of offspring. Nevertheless, another function consists in the elimination of materials that attract flies and can be converted into a quick and easy contamination source.

Natural aversion to new foods, as well as learned aversion to certain plants is another specific behavior

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

defenderse de ellos no son tan evidentes o tan ampliamente conocidas como las relacionadas con los macroparásitos. Nuevamente, el sistema inmunológico es muy importante en la habilidad para resistir virus y bacterias causantes de enfermedades. La primera conducta que va a proporcionar anticuerpos a los neonatos, es el amamantamiento, el cual debe realizarse lo más pronto posible después del nacimiento con objeto de aprovechar al máximo las defensas que la madre transfiere a la cría mediante el calostro; después, la cría tendrá que ir generando sus propios anticuerpos al exponerse a cantidades pequeñas de antígenos e incluso en ocasiones al recuperarse de la enfermedad. Esto es, por lo general, los anticuerpos específicos se desarrollan luego de la exposición ante organismos patógenos.

Probablemente la mayor exposición de los animales jóvenes a dosis de antígenos, ocurre en forma natural durante la vida cotidiana, en su propio medio al enfrentar virus y bacterias en pequeñas cantidades de saliva, gotas de respiración, secreciones nasales, heces y orina, con la que sus co-específicos contaminan el alimento, fuentes de agua y superficie del cuerpo.

El comportamiento social y territorial son otras estrategias. Por ejemplo, en las especies sociales, una forma de reducir el riesgo de contraer enfermedades virales o bacterianas se concentra en mantener la integridad del grupo. Dentro del grupo, los animales se exponen a los virus y bacterias de los miembros que lo integran, por lo que los animales en conjunto tienden a desarrollar inmunidad ante los microorganismos presentes en el mismo. De esta manera, los individuos que permanecen dentro del grupo tienen menos oportunidad de infectarse con nuevos microorganismos patógenos que aquellos individuos que se mueven entre grupos.

Otro ejemplo son las conductas desarrolladas contra enfermedades de transmisión sexual. Los machos cabríos por lo general lamen su pene después de la cópula<sup>(98)</sup>. Este acicalado genital parece jugar un rol, reduciendo el grado de exposición del macho a enfermedades de transmisión sexual que pudieran

to avoid diseases. Herbivores have a natural tendency to avoid the consumption of forages they do not know. During lactation, mothers teach their offspring about forages that they should consume and they learn to avoid plants that have certain toxicity. When cattle are transferred to a different zone where species that grow are different from the ones in their place of origin, they have to learn how to select the forage to be consumed. Sometimes, this lack of knowledge may make them consume toxic plants in this new region.

Mammals in general, may condition aversion due to certain smell or flavors in foods, if in the past they have caused malaise in the animals after their ingestion. Aversions may be more easily caused using new feeds. The tendency to associate some specific food with gastrointestinal malaise is reduced once the food is consumed without causing malaise to the animal. This aversion process tends to protect animals from the repeated ingestion of certain types of food associated to such malaise. Apparently this type of aversions may be produced even when the animal associates food with a heavy parasitic load<sup>(99)</sup>. A feed-back process, then may integrate information between the flavor of a food and the post-ingestion consequences of the same. When this is integrated into the cognitive process, flavor and odor are included and the aversion is formed, rejecting this type of food in the future. Aversion may be developed when this new food that generates disease is offered simultaneously with a familiar food<sup>(25)</sup>. In sheep, aversion to new foods may happen even if post-ingestion consequences come 12 h after food consumption<sup>(100)</sup>.

A learned aversion may develop from the ingestion of foods that contain toxins or an excess of nutrients such as protein that can act as toxins<sup>(101)</sup>. If there are toxins present, the brain issues a message causing the sensation of lack of comfort<sup>(102)</sup>.

#### *Behavior of the sick animal*

Even though animals have aversion behaviors towards feces, repellent ones towards hematophagous insects, control exposure to parasites, self-medication and others that are parallel to the

afectar su fertilidad o la de las hembras con las que copule posteriormente<sup>(98)</sup>.

Por otra parte, el canibalismo es un comportamiento común en los conejos, particularmente el que se refiere al sacrificio e ingestión de las propias crías, aunque puede presentarse por muy diversas razones, una de ellas es el que un gazapo sucumba ante una enfermedad infecciosa, esto pone en peligro al resto de la camada, por lo que la madre reacciona ante los primeros signos de enfermedad de la cría, tales como inactividad e hipotermia, y dispone de ésta antes de que contagie el resto de la camada. Para que este sistema funcione conductas tales como infanticidio y canibalismo deben dispararse ante el primer signo anormal en los infantes. Además, el consumir el cadáver del gazapo muerto agrega nutrientes a la madre, y evita fuentes de contaminación en el nido. Pese a que no existe evidencia experimental directa que apoye este enfoque respecto al canibalismo materno, se cree que no sólo los infantes enfermos, sino también aquéllos con deformaciones son sacrificados y devorados<sup>(75)</sup>. De manera similar, el consumo de las placentas por parte de los mamíferos recién paridos, evolutivamente se ha explicado como una conducta cuyo objetivo principal era el de esconder el lugar de nacimiento de la cría a los predadores; sin embargo, otra función consiste en la eliminación de material que atrae moscas y puede convertirse en una fuente rápida y fácil de contaminación.

La aversión natural a nuevos alimentos, así como la aprendida hacia ciertas plantas, es otra conducta específica que puede librarles de enfermedades. Los animales herbívoros poseen una tendencia natural a evitar el consumo de forrajes que no conocen. Durante la lactancia, las madres enseñan a sus crías los forrajes que deben consumir y éstas aprenden a evitar plantas con cierta toxicidad. Cuando el ganado es trasladado a zonas diferentes donde crecen otras especies distintas a las de su lugar de origen, estos tienen que ir aprendiendo a seleccionar el forraje a consumir. En ocasiones, este desconocimiento puede hacerles consumir plantas tóxicas de esta nueva región.

En los mamíferos en general, puede condicionarse aversión hacia ciertos olores o sabores de los

immunological system, that protect them from disease, they do get sick on occasion. Stress is generally considered an immune system suppressor, although this is not the only reason that may favor an increase in disease incidence when pathogenic organisms are present<sup>(103)</sup>.

Factors that induce stress such as transportation and confinement may produce an increase of *Dicrocoelium dendriticum* egg production in sheep<sup>(104)</sup>. With this, weak animals or malnourished ones are susceptible of getting sick<sup>(105)</sup>. On the other hand, dominant animals may have a stronger immune system than the subordinates in response to the same stress generating factor<sup>(103)</sup>. Due to these and other characteristics, parasites are not distributed uniformly among the members of a herd and most of the hosts usually have few parasites, while a few of the hosts have a high population of parasites<sup>(106,107)</sup>.

Once sick, host behaviors are directed to the recovery of the animal although there are also specific behaviors that the animals have in response to parasites according to the organs that these affect and at the same time serve as diagnosis for these infestations. For example, certain encephalomyelitis in the horse may be caused by internal parasites aberrant migration. Some of the characteristic behavioral signs involve blindness, walking in circles, pressing the head against walls or trees<sup>(70)</sup>.

Sick animals behave very differently from those that are not; they seem depressed, lethargic, and have scarce or null appetite, isolating themselves from the normal social activities of the group, they have fever, pain in joints and fatigue. They also loose interest in grooming and may develop careless appearance with hirsute hair. This syndrome has been defined as the behavior of the sick animal, and now it is known that cytoquinines, that are substances that increase after an infection, act upon the brain to induce such symptoms<sup>(108)</sup>.

Sick animals may reduce food consumption even before showing clinical signs of the disease. Ten weeks after an experimental infection, even though there is a lack of signs of gastrointestinal parasitism,



## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

alimentos, si estos en el pasado han provocado en los animales un estado de malestar luego de su ingestión. Las aversiones se provocan con mayor facilidad utilizando alimentos nuevos. La tendencia de asociar determinado alimento con el malestar gastrointestinal disminuye una vez que se consume el alimento sin que éste enferme al animal. Este proceso de aversión tiende a proteger a los animales de la ingestión repetida de cierto tipo de alimento que asocien con malestar, y aparentemente este tipo de aversiones puede producirse incluso cuando el animal asocia alimentos con una carga fuerte de parásitos<sup>(99)</sup>. Un proceso de retroalimentación puede entonces integrar información entre el sabor de un alimento y las consecuencias post-ingestión del mismo. Cuando esto se integra con el proceso cognitivo se integran el sabor y olor y se desarrolla la aversión, rechazando ese alimento en el futuro. La aversión puede desarrollarse cuando este nuevo alimento que genera la enfermedad se ofrece simultáneamente con un alimento familiar<sup>(25)</sup>. En los ovinos, la aversión a nuevos alimentos puede ocurrir incluso si las consecuencias post-ingestión se sufren 12 h después del consumo de alimento<sup>(100)</sup>.

Una aversión aprendida puede desarrollarse a partir de la ingestión de alimentos que contienen una toxina, o un exceso de nutrientes, como por ejemplo proteína, que a su vez puede actuar como toxina<sup>(101)</sup>. Si hay toxinas presentes, el cerebro emitirá un mensaje causando una sensación de falta de confort<sup>(102)</sup>.

### Comportamiento del animal enfermo

Pese a que los animales cuentan con conductas de aversión hacia las heces, repelentes hacia insectos hematófagos, de exposición controlada a parásitos, automedicación y otras, paralelas al sistema inmunológico, que les protegen de las enfermedades, en ocasiones estos llegan a enfermarse. El estrés es considerado generalmente como un supresor del sistema inmune, aunque ésta no es la única razón, sí puede favorecer un incremento en la incidencia de enfermedades ante la presencia de organismos patógenos<sup>(103)</sup>.

Los factores que inducen estrés tales como el transporte y el confinamiento pueden incrementar

calves that were not treated with an ivermectin bolus, grazed on average 105 min less per day, consuming 0.78 kg less dry matter when compared to treated animals<sup>(109)</sup>. Also, rabbits artificially infected with 3,000 eggs of *T. pisiformis* remained more time lying down and dedicated less time to preening than those that were not infected. This difference was apparent from the seventh day post-infection<sup>(29)</sup>.

As contradictory as it could seem, the sick animal's behavior represents an adaptation response that facilitates facing the disease. Evidence of an evolving response as survival strategy when faced by infectious diseases and its physiological bases are found in the reviews made by Hart<sup>(110)</sup> and Dantzer and Kelley<sup>(108)</sup>.

Considering the metabolic cost and the risks that the development and maintenance of this type of behavior have, it is logical to expect that it should bring potentially beneficial results when animals are fighting against infectious diseases. Nevertheless, the animal does not always use this strategy in front of infections and the fight does not always bring favorable results. In fact, high body temperatures during long time may cause neuronal, hepatic or cardiac lesions<sup>(111)</sup>. The behavior of the sick animal may then be counter-productive if it is carried on for long periods of time. Once the behavior has success in combating the disease, the fever must be reduced, the depression disappears and the animal becomes very hungry.

Rising body temperature is a costly process from the energy point of view, since it means an increase of up to 25 % of the animal metabolism for every two or three degrees centigrade that body temperature increases<sup>(112)</sup>, and this cost is paid from the animal reserves. The value that temperature increase has in fighting microorganisms is well documented; for example, it is more probable that rabbits infected with *Pasteurella multocida*, will die when they receive drugs to eliminate fever<sup>(113)</sup>. Also, temperature potentially increases the immunological response, favors lymphocytes proliferation in response to antigens, increases bacterial death by neutrophils<sup>(114)</sup> and

la producción de huevos de *Dicrocoelium dendriticum* en los borregos<sup>(104)</sup>. Aunado a lo anterior, animales débiles o mal alimentados son más susceptibles a adquirir enfermedades<sup>(105)</sup>. Por el contrario, animales dominantes pueden tener un sistema inmune más fuerte que el de los subordinados en respuesta al mismo factor generador de estrés<sup>(103)</sup>. Por estas y otras características, los parásitos no se distribuyen uniformemente entre los miembros del hato y la mayoría de los hospederos usualmente alojan pocos parásitos, mientras que son sólo pocos hospederos los que alojan una alta población de estos<sup>(106,107)</sup>.

Una vez enfermos, las conductas del hospedero van enfocadas a que el animal sane, aunque también existen conductas específicas que los animales realizan en respuesta a parásitos debido a los órganos que estos afectan, y que a su vez sirven para el diagnóstico de las mismas. Por ejemplo, ciertas encéfalo mielitis pueden deberse a la migración aberrante de endoparásitos del caballo. Algunos de los signos conductuales característicos involucran ceguera, dar vueltas en círculos, y presionar la cabeza contra los muros o troncos<sup>(70)</sup>.

Los animales enfermos se comportan muy diferentes de aquéllos que no lo están; se muestran deprimidos, en un estado letárgico, y tienen poco o nulo apetito, se aíslan de las actividades sociales normales del grupo, presentan fiebre, dolor en las articulaciones y fatiga. También pierden interés en su acicalamiento, y pueden desarrollar un pelaje hirsuto de apariencia descuidada. Este síndrome se definió como el comportamiento del animal enfermo, y hoy en día se conoce que las citoquinas, que son sustancias que aumentan luego de una infección, actúan en el cerebro para inducir estos síntomas<sup>(108)</sup>.

Los animales enfermos pueden disminuir el consumo de alimento aún antes de presentar signos clínicos de la enfermedad. Diez semanas después de una infección experimental, pese a la falta de signos clínicos de un parasitismo gastrointestinal, terneras que no fueron tratadas con un bolo de ivermectina, pastoreaban en promedio 105 min menos por día, consumiendo 0.78 kg menos de

promotes antibody synthesis<sup>(115)</sup>. On the other hand, the increase in temperature generally is accompanied by a reduction of plasmatic iron. Free iron is taken from liver and spleen. The presence of this free element in blood is essential for bacterial growth and multiplication<sup>(116)</sup>.

Parasitosis and many bacterial infections, including when there is a lack of clinical signs of the disease, may generate a reduction in voluntary food consumption by ruminants<sup>(109)</sup>. In the case there are some signs such as body temperature increase, anorexia may be also directly caused by the fever. When there is heat production and muscular proteolysis the parasitized animal may reduce food consumption 30 to 60 %<sup>(117)</sup>, and this in turn may be the main factor in the productivity reduction of the infected animal<sup>(118)</sup>.

Reduction in voluntary consumption during parasitic infections is frequently correlated with hypergastrinemia that results from pathological and physiological changes in the abomasum<sup>(119)</sup>. This reduction would seem paradoxical and contradictory to conventional expectations<sup>(120)</sup>, especially since the body needs energy to begin and maintain a febrile process. Some functional explanations or hypothesis proposals used to explain this situation are:

- a) Anorexia is induced by the parasite for its own benefit. This idea derives from the fact that the parasite induces physiological and behavioral changes in the host in order to complete its own cycle.
- b) Food consumption is reduced in order to affect the parasite, creating a hostile internal environment by reducing available nutrients in blood and fluids<sup>(120)</sup>. Parasites are relatively small in relation to their hosts and have higher metabolic rates, which suggest that the lack of nutrients would affect their survival and reproduction in a shorter time than the one required affecting the host.
- c) The negative effect on energy efficiency of the host has a direct effect on food consumption.
- d) Food consumption is reduced with the purpose of eliciting an effective immune response in the host.

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

materia seca en comparación con animales tratados<sup>(109)</sup>. También conejas infectadas artificialmente con 3,000 huevos de *T. pisiformis* permanecieron más tiempo echadas y dedicaron menos tiempo a su acicalamiento, que aquéllas que no fueron infectadas, detectando esta diferenciación a partir del séptimo día post-infección<sup>(29)</sup>.

Tan contradictorio como pudiera parecer, el comportamiento del animal enfermo representa una respuesta conductual adaptativa que facilita que el animal se enfrente a la enfermedad. La evidencia de una respuesta evolutiva como estrategia de sobrevivencia ante enfermedades infecciosas y sus bases fisiológicas se encuentran en las revisiones de Hart<sup>(110)</sup> y Dantzer y Kelley<sup>(108)</sup>.

Considerando el costo metabólico y los riesgos que implican el desarrollo y mantenimiento de este tipo de comportamiento, resulta lógico esperar que esto traiga beneficios potenciales en la lucha de los animales para enfrentar enfermedades infecciosas. Sin embargo, el animal no usa siempre esta estrategia para enfrentar todo tipo de infecciones, y la lucha no siempre trae resultados favorables. De hecho, altas temperaturas corporales por periodos largos, pueden ocasionar daño neuronal, hepático o cardíaco<sup>(111)</sup>. El comportamiento del animal enfermo puede entonces ser contraproducente si se realiza por periodos prolongados. Una vez que este tiene éxito en el combate de la enfermedad, la fiebre debe bajar, desaparece la depresión y el animal desarrolla un apetito voraz.

Elevar la temperatura corporal es un proceso costoso desde el punto de vista energético, significando un 25 % de incremento en el metabolismo del animal por cada dos o tres grados centígrados en que aumente su temperatura corporal<sup>(112)</sup>, costo cargado a expensas de las reservas del animal. El valor que tiene el incremento de la temperatura en la lucha contra micro-organismos está bien documentado; al utilizar fármacos para eliminar la fiebre en conejos infectados con *Pasteurella multocida*, es más probable que estos mueran<sup>(113)</sup>. Además, el incremento en la temperatura potencializa la respuesta inmunológica, favorece la proliferación de linfocitos en respuesta a antígenos, incrementa

e) Anorexia allows the host to become more selective in its diet and thus select food that may minimize infection risk or that has anti-parasitic properties.

f) By reducing food consumption, there is also the possibility of free iron concentration reduction by avoiding food that contains it.

Also, due to anorexia, the animal feels no hunger and therefore the need for locomotive activity is reduced, search for food ceases reducing heat loss.

Animals with severe parasitic loads, not only loose weight because they stop eating, but also because gastrointestinal helminthes partially consume the food the host is ingesting. Together with this, these worms stimulate cholecystokinin secretion (hormone secreted by the duodenum and that acts suppressing hunger) and neuropeptides in the intestine of the host, situation that works as a feedback mechanism that collaborates with the anorexic status<sup>(121,122)</sup>, as well as the effect of cytokines related with the immune response<sup>(123)</sup>. Anorexia, in the case of gastrointestinal parasitism is also the result of abdominal pain and malaise associated with the infection<sup>(124)</sup>.

The degree of anorexia may be determined by the parasite species, the site of infection as well as the breed, age and resistance of the host<sup>(125)</sup>. Of course, the magnitude of infection is also important: infections with less than 3,000 larvae of *Trichostrongylus colubriformis* per week, do not reduce food consumption yet higher than 30,000 larvae infections, do so, causing clinical diarrheas, depression and death<sup>(126)</sup>; nevertheless, anorexia did not happen until three weeks after larvae infection, that coincides with the establishment of the mature worms<sup>(127,128)</sup>.

In certain occasions, diet improvements may mask or reduce the negative impact of infections due to the fact that an increase of available protein in the ration may reduce the degree of anorexia in the animals infected with *H. contortus*<sup>(129)</sup> or *T. colubriformis*<sup>(130)</sup>. However, there is controversy in the scientific literature if the degree of anorexia

la muerte bacteriana por neutrófilos<sup>(114)</sup> y favorece la síntesis de anticuerpos<sup>(115)</sup>. Por otra parte, el aumento en la temperatura generalmente va acompañado de una reducción en la concentración del hierro plasmático. El hierro libre es tomado por el hígado y bazo. La presencia de este elemento libre en la sangre es esencial para el crecimiento y multiplicación bacteriana<sup>(116)</sup>.

Las parasitosis y muchas infecciones bacterianas, incluso ante la falta de signos clínicos de enfermedad, pueden generar una reducción en el consumo voluntario en los rumiantes<sup>(109)</sup>. En caso de presentarse algunos signos como el incremento de temperatura corporal, la anorexia también puede ser una consecuencia directa de la fiebre. Ante el alza en la producción de calor y proteólisis muscular, el animal parasitado puede disminuir el consumo en 30 a 60 %<sup>(117)</sup>, por lo que la anorexia puede ser el factor principal en la reducción del desempeño del animal infectado<sup>(118)</sup>.

La disminución en el consumo voluntario durante infecciones parasitarias frecuentemente se correlaciona con hipergastrinemia resultante de los cambios patofisiológicos en el abomaso<sup>(119)</sup>. Esta disminución resulta un tanto paradójica y contradictoria a las expectativas convencionales<sup>(120)</sup>, particularmente sabiendo que el cuerpo necesita energía para iniciar y mantener un proceso febril. Algunas explicaciones funcionales o propuestas hipotéticas tendientes a explicar esta situación son:

a) La anorexia la induce el parásito para su propio beneficio. La idea se deriva del hecho de que el parásito induce cambios fisiológicos y conductuales en el hospedero con el fin de completar su propio ciclo.

b) El consumo de alimento disminuye con el fin de afectar al parásito, creando un medio interno hostil por medio de la reducción de nutrientes en sangre y fluidos<sup>(120)</sup>. Los parásitos son relativamente pequeños en relación con sus hospederos y tienen tasas metabólicas más altas, lo que sugiere que la falta de nutrientes afectaría su supervivencia y reproducción en un periodo más corto que el requerido para afectar al hospedero.

depende o no en la condición corporal del huésped y la calidad y cantidad de alimento que está disponible; por ejemplo, estudios en ovejas<sup>(127,128)</sup> o cabras<sup>(131,132)</sup> con *Eimeria spp.*, *T. colubriformis* y *Tripanosoma vivax*, coinciden en que la anorexia no depende de la calidad y cantidad de proteína, ni de la digestibilidad del alimento que se ofrece. El grado de anorexia no se ve afectado ni por las condiciones de alimentación anteriores ni actuales.

En contraste, otros estudios<sup>(133,134)</sup> no confirman lo anterior, ya que el grado de anorexia se ve afectado por el contenido de proteína cruda de la ración ofrecida a las ovejas parasitadas. No obstante, debe destacarse que en estos casos, los animales fueron infectados con una dosis relativamente alta de *Fasciola hepatica* y *H. contortus*, respectivamente. Esto hace necesario ser muy cuidadoso al comparar resultados de diferentes estudios basados en infecciones continuas o repetidas que intentan imitar las condiciones de infección natural. Además, se ha demostrado que una dosis infecciosa alta puede llevar a una anorexia completa durante varios días y terminar en la muerte del huésped<sup>(38)</sup>.

El consumo de alimento se restablece casi inmediatamente después de que los animales son tratados con un anti-parásito, o tan pronto como el animal se cura o se vuelve inmune<sup>(120)</sup>, incluso cuando el daño morfológico a las paredes intestinales toma un tiempo significativamente más largo para sanar<sup>(135)</sup>. En paralelo, los animales adultos inmunes no muestran reducción en el consumo de alimento<sup>(136)</sup>.

Terminos como depresión, inactividad, letargo, somnolencia y falta de interés son algunos de los utilizados para describir el comportamiento de un animal enfermo. A largo plazo, el propósito es mantener al animal tranquilo, de modo que haya ahorros de energía que pueden ser utilizados para el proceso febril.

Los animales que permanecen enfermos durante varios días generalmente tienen suciedad, pelo desaliado y pelo áspero probablemente debido a la falta de grooming, por lo que el animal limpia su piel de polvo y aceites y elimina parásitos externos. Una piel limpia cumple mejor su función de aislamiento del ambiente; no obstante, los animales enfermos están dispuestos

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

c) El efecto negativo en la eficiencia energética del hospedero tiene un efecto directo en el consumo de alimento.

d) El consumo de alimento disminuye con el propósito de promover una respuesta inmune efectiva en el hospedero.

e) La anorexia permite al hospedero volverse más selectivo en su dieta, y así seleccionar alimentos que puedan tanto minimizar el riesgo de infección o contengan propiedades antiparasitarias.

f) Al reducir el consumo de alimento, también disminuye la posibilidad de aumentar las concentraciones de hierro libre debidas a la ingesta de algún alimento que le contenga.

Además, debido a la anorexia, el animal no siente hambre, por lo que la motivación para realizar actividad locomotriz disminuye y la búsqueda por alimento cesa, disminuyendo las pérdidas por calor.

Animales con cargas parasitarias severas, no sólo pierden peso por dejar de comer, sino que los helmintos gastrointestinales también consumen parcialmente la comida que el hospedero ingiere. Aunado a lo anterior, estos gusanos estimulan la secreción de colecistoquinina (hormona secretada por el duodeno que actúa suprimiendo el hambre) y neuropéptidos en el intestino del hospedero, situación que funciona como mecanismos de retroalimentación que coadyuvan el estado anoréxico<sup>(121,122)</sup>, así como el efecto de citocinas relacionadas con la respuesta inmune<sup>(123)</sup>. La anorexia, en el caso de parasitismo gastrointestinal también es resultado del dolor abdominal y malestar asociados con la infección<sup>(124)</sup>.

El grado de anorexia puede verse afectado por la especie del parásito y el sitio de infección así como la raza, edad y resistencia del hospedero<sup>(125)</sup>. Por supuesto, la magnitud de la infección es también importante: infecciones menores a 3,000 larvas de *Trichostrongylus colubriformis* por semana, no reducen el consumo de alimento, pero infecciones mayores, de 30,000 larvas, sí, provocando diarreas clínicas depresión y muerte<sup>(126)</sup>; sin

to sacrifice this function since grooming implies movement and energy expenditure through loss of heat by skin. The physical act of grooming also requires energy and a loss of water through the use of saliva in oral grooming.

Today, it is unknown if this lack of grooming is a response to endogenous substances, to the hyperthermia, or inactivity, or weakness that characterize a sick animal, or possibly an interrelationship of all of the above.

Even though there is a lack of detailed and systematic observations on the behavior of animals towards a sick peer, there are some examples where in a study in a Holstein cows herd, it was observed that the sick cow was licked more frequently by its companions than the healthy ones<sup>(137)</sup>, concluding that oral grooming among dairy cows may have an important role in alleviating the lack of comfort or disease that members of the herd exhibit. Together with the above, this type of behavior helps the sick animal to maintain its skin in good working conditions, isolating its body better and eliminating external parasites not incurring at the same time in energy expenditures to carry it out.

Behavior strategies that an animal carries out in order to fight against disease will affect the physical and reproductive capabilities of the individual<sup>(110)</sup>. Females, especially those that invest a large amount of time taking care of their young, must select a male that exhibits characteristics of immunological, physiological and behavioral capability to resist micro and macro parasites.

Definitely freedom from weakening diseases is very important for a male that is competing for a female. Males that are sick or debilitated by a high parasite load will not be capable of winning in the aggressive encounters that occur when searching for females in conditions of multiple sire. The disease may have an effect on the animal's general vigor, strength, and aggressiveness, and there may be other visual or smell characteristics that reflect the resistance of the individual to disease. For example, hair conditions express the capacity of the animal to groom, its good physical state, and low or null

embargo, la anorexia no ocurrió sino hasta las tres semanas después de la ingestión de las larvas, lo que coincide con el establecimiento de los gusanos maduros<sup>(127,128)</sup>.

En algunas ocasiones, mejoras en la dieta pueden enmascarar o reducir el impacto negativo de las infecciones, debido a que un incremento en la proteína disponible en una ración puede disminuir el grado de anorexia en animales infectados con *H. contortus*<sup>(129)</sup> o *T. colubriformis*<sup>(130)</sup>. Sin embargo, existe controversia en la literatura científica respecto a si el grado de anorexia depende o no de la condición corporal del hospedero, o de la calidad o cantidad de alimento ofrecido; por ejemplo, trabajos en ovejas<sup>(127,128)</sup> o cabras<sup>(131,132)</sup> con *Eimeria spp.*, *T. colubriformis* y *Tripanosoma vivax*, coinciden en que la anorexia no depende de la calidad, cantidad de proteína ni digestibilidad del alimento ofrecido. El grado de anorexia tampoco se ve afectado por las condiciones de alimentación previas o actuales.

En contraste, otros trabajos<sup>(133,134)</sup> no confirman lo anterior, ya que el grado de anorexia se vio afectado por el contenido de proteína cruda en el alimento ofrecido a borregos parasitados. Sin embargo, cabe señalar que en estos casos, se infectó a los animales con una sola dosis relativamente alta de *Fasciola hepatica* y *H. contortus*, respectivamente. Lo anterior obliga a proceder con cierta cautela al comparar los resultados con otros trabajos basados en una infección continua o repetida en un intento de imitar las condiciones naturales de infección. Más aún, se ha demostrado que una dosis alta de infección puede llevar a una anorexia completa por un periodo de varios días, que puede culminar en la muerte del hospedero<sup>(38)</sup>.

El consumo de alimento se recupera casi inmediatamente después de que los animales se tratan con algún desparasitante, pese a que el daño morfológico en las paredes del intestino se lleva significativamente más tiempo en sanar<sup>(135)</sup>, o tan pronto como el animal se cura o se vuelve inmune<sup>(120)</sup>. Paralelamente, en animales adultos inmunes, no se observa disminución del consumo de alimento<sup>(136)</sup>.

presence of external parasites. Also, several diseases produce diarrhea and this may be perceived visually and by smell by others. Respiratory signs are also accompanied by sneezes, cough, nasal and eye discharges. Finally, certain metabolic products are characteristic of catabolic status and may be excreted through urine and be perceived through smell by a possible mount companion.

It is concluded that the constant threat of micro and macro parasitic diseases in the environment is responsible of a natural selection of numerous behavior strategies that permit the survival and reproduction of animals that are in this environment; strategies that form part of the genetic repertoire, but are also subject to learning and the development of behavior patterns of the parasites to invade the host and of the host to avoid being invaded. The knowledge of these strategies favors a) the quick detection of diseases, b) the development of technologies to reduce parasite success and increase the success of the host in the avoidance of parasitism, c) help in the understanding of disease causes, allowing at the same time an understanding of the sick animal behaviors, and finally, d) allows an evaluation of the disease impact on the animal's wellbeing.

*End of english version*

---

Términos tales como depresión, inactividad, letargia, sueño y desinterés, son algunos de los que se utilizan en la descripción del comportamiento del animal enfermo. A fin de cuentas, el propósito es que el animal permanezca quieto y de esta manera ahorre energía que necesitará para mantener el proceso febril.

Los animales enfermos por varios días generalmente tienen un pelaje sucio, desaliñado e hirsuto, debido sin duda a una disminución del acicalamiento, mediante el cual el animal limpia su piel de polvo y aceite, y remueve parásitos externos. Una piel limpia, además realiza mejor su función de aislamiento; sin embargo, los animales enfermos están dispuestos a sacrificar estas funciones, ya

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

que el acicalamiento implica también movimiento que a su vez genera una mayor pérdida de calor a través de la piel. Además el acicalarse requiere también energía para realizar la actividad física involucrada, y aunado a lo anterior, el acicalamiento oral además conlleva una pérdida de agua a través de la saliva.

Hoy en día, se desconoce si esta falta de acicalamiento es una respuesta a sustancias endógenas, a la hipertermia, o la inactividad y debilidad que caracterizan al animal enfermo, o posiblemente a una interrelación de las anteriores.

Pese a la falta de observaciones detalladas y sistemáticas sobre la conducta de otros animales hacia un compañero enfermo, existen algunos ejemplos donde al estudiar un rebaño de vacas Holstein, se observó que una vaca enferma es lamida por sus compañeras con mayor frecuencia que vacas sanas<sup>(137)</sup>, concluyendo que el acicalamiento oral entre las vacas lecheras puede jugar un papel importante en aliviar la falta de confort de otros miembros del hato que están sufriendo dolor o están enfermos. Aunado a lo anterior, este tipo de comportamiento ayuda a que el animal enfermo mantenga su piel en buen estado, aislando mejor su cuerpo y liberándose de ectoparásitos al mismo tiempo que no pierde energía en realizarlo.

Las estrategias conductuales que un animal ejerce con el fin de luchar contra la enfermedad, van a afectar la habilidad física y reproductiva del individuo<sup>(110)</sup>. Las hembras, especialmente aquéllas que invierten una gran cantidad de tiempo en el cuidado de sus crías, deben seleccionar machos que exhiban características de poseer genes de una habilidad inmunológica, fisiológica y conductual para resistir micro y macro parásitos.

Definitivamente el estar libres de enfermedades que los debiliten, es muy importante para que un macho pueda competir por una hembra. Machos enfermos o debilitados por una alta carga parasitaria no van a ser capaces de vencer en encuentros agresivos que se dan por las hembras en condiciones de empadres múltiples. Además de los efectos de la enfermedad en el vigor general, fuerza y agresividad

de un animal, puede haber otras características visuales u olfativas que reflejen la resistencia del individuo a enfermarse. Por ejemplo, las condiciones del pelaje van a expresar la capacidad de acicalamiento del animal, su buen estado físico, la baja o nula presencia de ectoparásitos. Asimismo, varias enfermedades producen diarrea en los animales, y esto puede percibirse visual y olfativamente por otros. Las enfermedades respiratorias generalmente también van acompañadas de otros signos como estornudos, tos, descargas nasales u oculares. Finalmente, algunos productos metabólicos característicos de estados catabólicos se pueden excretar a través de la orina y ser percibidos mediante el olfato por el posible compañero de monta.

Se concluye que la amenaza constante de enfermedades micro y macro parasitarias en el medio, es responsable de la selección natural de numerosas estrategias conductuales que permiten la sobrevivencia y reproducción de los animales en este tipo de ambiente. Estrategias que forman parte del repertorio genético, pero que están sujetas al aprendizaje y a una carrera evolutiva entre el desarrollo de patrones de comportamiento de los parásitos para invadir al hospedero y patrones del hospedero en sentido opuesto. El conocimiento de estas estrategias favorece a) la pronta detección de enfermedades, b) el desarrollo de tecnologías encaminadas a disminuir el éxito de los parásitos e incrementar el del hospedero en su lucha por evitar a los primeros, c) auxilia en el entendimiento de las causas de la enfermedad, permitiendo a su vez entender las conductas del animal enfermo y, finalmente, d) permite evaluar el impacto de la enfermedad en el bienestar animal.

## LITERATURA CITADA

1. Drummond RO, Lambert G, Smalley HE, Terrill SE. Estimated losses of livestock to pests. In: Pimentel D editor, CRC Handbook of Pest Management in Agriculture. Boca Raton, USA: CRC Press; 1981:111-127.
2. Drummond RO. Economic aspects of ectoparasites of cattle in North America. In: Leaning WHD, Guerrero J editors, Proc XXIII World Vet Congress: The Economic Impact of Parasitism in Cattle. Montreal, PQ, Canada. 1987:13.

3. Byford RL, Craig ME, Crosby BL. A review of ectoparasites and their effect on cattle production. *J Anim Sci* 1992;70(2):597-602.
4. Tashiro H, Schwardt HH. Biological studies of horse flies in New York. *J Econ Entomol* 1953;46(3):813-822.
5. Wieman GA, Campbell JB, Deshazer JA, Berry IL. Effects of stable flies (Diptera: Muscidae) and heat stress on weight gain and feed efficiency of feeder cattle. *J Econ Entomol* 1992;85(5):1835-1842.
6. Dougherty CT, Knapp FW, Burrus PB, Willis DC, Cornelius PL, Bradley NW. Multiple releases of stable flies (*Stomoxys calcitrans* L.) and behavior of grazing beef cattle. *Appl Anim Behav Sci* 1993;38(3-4):191-212.
7. Miller RW, Pickens LG, Morgan NO, Thimijan RW, Wilson RL. Effect of stable flies on feed intake and milk production of dairy cows. *J Econ Entomol* 1973;66(3):711-713.
8. Gibbs HC. Effects of parasites on animal and meat production. In: Gaafar, SM, Howard WF, Marsh RE editors, *Parasites, pests and predators*. Amsterdam, Netherlands: Elsevier; 1985:37-85.
9. Williams RF, Hair JA, McNew RW. Effects of Gulf Coast ticks on blood composition and weights of pastured Hereford steers. *J Parasitol* 1978;64(2):336-342.
10. Seebeck RM, Spingell PH, O'Kelly JC. Alterations in host metabolism by the specific and anorectic effects of the cattle ticks (*Boophilus microplus*): I. Food intake and body weight growth. *Aust J Biol Sci* 1971;24(4):373-380.
11. Whittington ID. Reproduction and host-location among the parasitic platyhelminths. *Int J Parasitol* 1997;27(6):705-714.
12. Colmes SD, Fairweather I. *Hymenolepis diminuta*: the mechanism of egg-hatching. *Parasitol* 1982;85(2):237-250.
13. Berrada-Rkhami O, Gabrion C. Synchronisation par la lumière de l'éclosion des larves de deux espèces de bothriocéphales. *Ann Parasitol Hum Comparée* 1986;61(2):255-260.
14. Ernst T, Whittington ID. Hatching rhythms in the *Capsalid monogeneans* *Benedenia lutjani* from the skin and *B. rohdei* from the gills of *Lutjanus carponotatus* at Heron Island, Queensland, Australia. *Int J Parasitol* 1996;26(11):1191-1204.
15. Kalbe M, Haberl B, Haas W. *Schistosoma mansoni* miracidial host-finding: species specificity of an Egyptian strain. *Parasitol Res* 1996;82(1):8-13.
16. Safer D, Brenes M, Dunipace S, Schad G. Urocanic acid is a major chemo attractant for the skin-penetrating parasitic nematode *Strongyloides stercoralis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 2007;104(5):1447-1448.
17. Sciacca J, Forbes WM, Ashton FT, Lombardindi E, Gamble HR, Schad GA. Response to carbon dioxide by the infective larvae of three species of parasitic nematodes. *Parasitol Int* 2002;51(1):53-62.
18. Bhopale VM, Kupprion EK, Ashton FT, Boston R, Schad GA. *Ancylostoma caninum*: the finger cell neurons mediate thigmotactic behavior by infective larvae of the dog hookworm. *Exp Parasitol* 2001;97(2):70-76.
19. Ashton FT, Li J, Schad GA. Chemo-and thermosensory neurons: structure and function in animal parasitic nematodes. *Vet Parasitol* 1999;84(3-4):297-316.
20. Hoholm F, Zhu X, Ashton FT, Freeman AS, Veklich Y, Castelletto A, et al. New oral linguiform projections and their associated neurons in the third-stage infective larva of the parasitic nematode *Oesophagostomum dentatum*. *J Parasitol* 2005;91(1):61-68.
21. Sciacca J, Ketschek A, Forbes WM, Boston R, Guerrero J. Vertical migration by the infective larvae of three species of parasitic nematodes: is the behavior really a response to gravity? *Parasitol* 2002;125(6):553-560.
22. Fernández-Ruvalcaba, Cruz-Vázquez C, Solano-Vergara J, García Vázquez Z. Anti-tick effects of *Stylosanthes humilis* and *Stylosanthes hamata* on plots experimentally infested with *Boophilus microplus* larvae in Morelos, México. *Exp Appl Acarol* 1999;23(2):171-175.
23. Hafez ESE. The behaviour of domestic animals. 3<sup>rd</sup> ed. London, England: The Williams Clowes and Sons; 1975.
24. Andrade BB, Teixeira KCR, Barrel A, Barral-Netto M. Haemotophagus arthropod saliva and host defense system: a tale of tear and blood. *Anais Da Academia Brasileira De Ciências* 2005;77(4):665-693.
25. Houpt KA, Zahorik DM, Swartzman-Andert JA. Taste aversion learning in horses. *J Anim Sci* 1990;68(8):2340-2344.
26. Ferguson HM, Read AF. Mosquito appetite for blood is stimulated by Plasmodium chabaudi infection in themselves and their vertebrate hosts. *Malar J* 2004;19(3):12-17.
27. Klein SL. Parasite manipulation of the proximate mechanisms that mediate social behavior in vertebrates. *Physiol Behav* 2003;79(3):441-449.
28. Mouritsen KN, Poulin R. Parasite-induced trophic facilitation exploited by a non-host predator: a manipulator's nightmare. *Int J Parasitol* 2003;33(10):1043-1050.
29. Betancourt A, Orihuela A, Aguirre V, Vázquez R, Flores-Pérez FI. Effect of *Taenia pisiformis* infection on the behavior and health of domestic rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) [resumen]. XLI Congress of the International Society for Applied Ethology. Mérida, Yuc. 2007:187.
30. Wickler W. Evolution-oriented ethology, kin selection, and altruistic parasites. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 1976;42(1):206-214.
31. Fenton A, Rands SA. Optimal parasite infection strategies: a state-dependent approach. *Int J Parasitol* 2004;34(7):813-821.
32. Bockenstedt LK, Liu N, Schwartz I, Fish D. MyD88 deficiency enhances acquisition and transmission of *Borrelia burgdorferi* by *Ixodes scapularis* ticks. *Infect Immun* 2006;74(4):2154-2160.
33. Croll NA. Energy utilization of infective *Acylostoma tubaeforme* larvae. *Parasitol* 1972;64(2):369-378.
34. Odberg FO, Francis-Smith K. Studies on the formation of ungrazed eliminative areas in fields used by horses. *Appl Anim Ethol* 1977;3(1):27-44.
35. Taylor EL. Grazing behavior and helminthic disease. *Brit J Anim Behav* 1954;2(1):61-62.
36. Hutchings MR, Kyriazakis I, Anderson DH, Gordon IJ, Coop RL. Behavioural strategies used by parasitized and non-parasitized sheep to avoid ingestion of gastro-intestinal nematodes associated with faeces. *Anim Sci* 1998;67(1):97-106.
37. Hammond AC, Williams MJ, Olson TA, Gasbarre LC, Leighton EA, Menchaca MA. Effect of rotational vs. continuous intensive stocking of bahiagrass on performance of Angus cows and calves and interaction with sire type on gastrointestinal nematode burden. *J Anim Sci* 1997;75(9):2291-2299.
38. Sykes AR. Endoparasites and herbivore nutrition. In: Hacker JB, Temouth JH editors, *Nutrition of Herbivores*. Harickvale, Australia: Academic Press; 1987:125-141.
39. Cooper J, Gordon IJ, Pike AW. Strategies for the avoidance of faeces by grazing sheep. *Appl Anim Behav Sci* 2000;69(1):15-33.
40. Penning PD, arsons AJ, Orr RJ, Treather TT. Intake and behaviour responses by sheep to changes in sward characteristics under continuous stocking. *Grass Forage Sci* 1991;46(1):15-28.



## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

41. Hutchings MR, Gordon IJ, Kyriazakis I, Jackson F. Sheep avoidance of faeces-contaminated patches leads to a trade-off between intake rate of forage and parasitism in subsequent foraging decisions. *Behav* 2001;62(5):955-964.
42. Taylor EL. Animal behavior in agricultural and veterinary science. In: Fox MW editor, *Abnormal behavior in animals*. Philadelphia, USA: Saunders; 1968;132-164.
43. Suárez E, Orihuela A. The effect of exposure to feces from four farm species on the avoidance behaviour and feed consumption of sheep. *Livest Prod Sci* 2002;77(2-3):119-125.
44. Edwards PJ, Hollis S. The distribution of excreta on New Forest grassland used by cattle ponies and deer. *J Appl Ecol* 1982;19(3):953-964.
45. Vitela I, Cruz-Vázquez C, Orihuela A. A note on the effect of controlling stable flies (*Stomoxys calcitrans*) in the resting activity and pen distribution of dairy cows. *J Appl Anim Welfare Sci* 2006;9(3):241-248.
46. Miller RW. The stable fly as a pest of dairy cattle. In: Thomas GD, Skoda SR editors. *The stable fly: A pest of humans and domestic animals*. Lincoln, USA: University of Nebraska; 1995:122-129.
47. Crofton HD. Nematode parasite populations in sheep on lowland farms. VI. Sheep behavior and nematode infections. *Parasitol* 1958;48(2):251-260.
48. Buchenauer D, Luft C, Graurogi A. Investigations on the eliminative behavior of piglets. *Appl Anim Ethol* 1982;9(2):153-164.
49. Watson TS. Development of eliminative behavior in piglets. *Appl Anim Behav Sci* 1985;14(2):365-377.
50. Hernández A, Álvarez A, Cama M. Formas de la conducta del cerdo doméstico (*Sus domesticus*). La Habana, Cuba: Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Agraria de la Habana; 2007.
51. Githiori JB, Athanasiadou S, Thamsborg SM. Use of plants in novel approaches for control of gastrointestinal helminths in livestock with emphasis on small ruminants. *Vet Parasitol* 2006;139(4):308-320.
52. Landau SY, Perevolotsky A, Kayabya D, Silanikove N, Nitzan R, Baram H, Provenza FD. Polyethylene glycol affects goats' feeding behavior in a tannin-rich environment. *J Range Manage* 2002;55(6):598-603.
53. Kababya D, Perevolotsky A, Bruckental I, Landau S. Selection of diets by dual-purpose Mamber goats in Mediterranean woodland. *J Agric Sci* 1998;131(2):221-228.
54. Marley CL, Cook R, Keatinhe R, Barret J, Lampkin NH. The effect of birdsfoot trefoil *Lotus curricularatus* and chicory *Cichorium intybus* on parasite intensities and performance of lambs naturally infected with helminth parasite. *Vet Parasitol* 2003;112(1-2):147-155.
55. Cenci FB, Louvandini H, McManus CM, Dell'Porto A, Costa DM, Araújo SC, et al. Effects of condensed tannin from *Acacia mearnsii* on sheep infected naturally with gastrointestinal helminths. *Vet Parasitol* 2007;144(1-2):132-137.
56. Max RA, Wakelin D, Dawson JM, Kimambo AE, Kassuku AA, Mtenga LA, et al. Effect of quebracho tannin on faecal egg counts and worm burdens of temperate sheep with challenge nematode infections. *J Agric Sci* 2005;143(6):519-527.
57. Heckendorn F, Häring DA, Maurer V, Senn M, Hertzberg H. Individual administration of three tanniferous forage plants to lambs artificially infected with *Haemonchus contortus* and *Cooperia curticei*. *Vet Parasitol* 2007;146(1-2):123-134.
58. Mueller-Harvey I, McAllan AB. Tannins: their biochemistry and nutritional properties. *Adv Plant Cell Biochem Biotechnol* 1992;1(1):151-217.
59. Guarrera PM. Traditional antihelmintic, antiparasitic and repellent uses of plants in Central Italy. *J Ethnopharmacol* 1999;68(1-2):183-192.
60. Akhar MS, Abrnad I. Comparative efficacy of *Mallotus philippinensis* fruit (Kamala) or Nilzan<sup>®</sup> drug against gastrointestinal cestodes in Beetal goats. *Small Rum Res* 1992;8(1-2):121-128.
61. McNeill DM, Osborne N, Komolung MK, Nankervis D. Condensed tannins in the genus *Leucaena* and their nutritional significance for ruminants. In: ACIAR. *Australian Ctr Internat Agric Res Series*. Canberra, Australia. 1998:205-214.
62. Hammond AC. *Leucaena toxicosis* and its control in ruminants. *J Anim Sci* 1995;73:1487-1492.
63. Yami A, Litherland AJ, Davis JJ, Sahlu T, Puchala R, Goetsch AL. Effects of dietary level of *Leucaena leucocephala* on performance of Angora and Spanish doelings. *Small Rum Res* 2000;38(1):17-27.
64. Hammond AC, Allison MJ, Williams MJ, Prine GM, Bates DB. Prevention of *Leucaena toxicosis* of cattle in Florida by ruminal inoculation with 3-hydroxy-4-(1H)-pyridone-degrading bacteria. *Am J Vet Res* 1989;50:2176-2180.
65. Kimura Y, Tani S, Hayashi A, OTAN K, Fujioka S, Kawano T, Shimada A. Nematicidal activity of 5-hydroxymethyl-2-furoic acid against plant-parasitic nematodes. *S Naturforsch* 2007;62(2):234-238.
66. Ojeda-Robertos FN, Mendoza-de Gives P, Torres-Acosta JFJ, Rodríguez-Vivas RI, Aguilar-Caballero AJ. Evaluating the effectiveness of a Mexican strain of *Duddingronia flagrans* as a biological control agent against gastrointestinal nematodes in goat faeces. *J. Helminthol* 2005;79(2):151-157.
67. Baer KL, Potter GD, Friend TH, Beaver BV. Observation effects on learning in horses. *Appl Anim Ethol* 1983;11(2):123-129.
68. Forbes JM. *Voluntary food intake and diet selection in farm animals*. Allingford, Oxon, UK: CAB International; 1995.
69. Clarke JV, Nicol CJ, Jones R, McGreevy PD. Effects of observational learning on food selection in horses. *Appl Anim Behav Sci* 1996;50(2):177-184.
70. McGreevy P. *Equine Behavior: A guide for veterinarians and equine scientists*. New York, USA: Saunders; 2004.
71. Crowell-Davis SL. Developmental behavior. *Vet Clin North Am Equine Pract Behav* 1986;2(3):573-590.
72. Marienier SL, Alexander AJ. Coprophagy as an avenue for foals of the domestic horse to learn food preferences from their dams. *J Theor Biol* 1995;173(2):121-124.
73. Moltz H. Of rats and infants and necrotizing enterocolitis. *Perspect Biol Med* 1984;27(3):327-335.
74. Crowell-Davis SL, Houpt K. Coprophagy by foals: Effect of age and possible functions. *Equine Vet J* 1985;17(1):17-19.
75. Hart BL. *The behavior of domestic animals*. New York, USA: Freeman; 1985.
76. Ortega-Mora LM, Wright SE. Age-related resistance in ovine cryptosporidiosis: patterns of infection and humoral immune response. *Infect Immun* 1994;62(11):5003-5009.
77. Kvác M, Kouba M, Vitovec J. Age-related and housing-dependence of *Cryptosporidium* infection of calves from dairy

- and beef herds in south Bohemia, Czech Republic. *Vet Parasitol* 2006;137(3-4):202-209.
78. Clark L, Mason JR. Use of nest material as insecticidal and anti-pathogenic agents by the European starling. *Oecologia* 1985;67:169-176.
  79. Weeks CA, Nicol CJ, Titchener RN. Effects of the sucking louse (*Linoghatius vituli*) on the grooming behavior of housed calves. *Vet Rec* 1995;137(2):33-35.
  80. Dewes HF. The association between weather, frenzied behaviour, percutaneous invasion by *Strongyloides westeri* larvae and *Rhodococcus equi* disease in foals. *NZ Vet J* 1989;37(2):69-73.
  81. Lawick-Goodall JV. Tool-using in primates and other vertebrates. In: Lehman DS, Hinde RA, Shaw E. editors. *Adv Study Behav* 1970;3:195-250.
  82. Espermark Y, Langvatn R. Lying down as a means of reducing fly harassment in red deer (*Cervus elaphus*). *Behav Ecol Sociobiol* 1979;5(1):51-54.
  83. Hart BL. Behavioral adaptations to parasites: An ethological approach. *J Parasitol* 1992;78(2):256-265.
  84. Campbell JB, Hermanussen JF. Efficacy of insecticides and methods of insecticidal application for control of stable flies in Nebraska. *J Econ Entomol* 1971;64(5):1188-1190.
  85. Schmidtman ET, Vallas ME. Face-fly pest intensity, fly-avoidance behavior (bunching) and grazing time in Holstein heifers. *Appl Anim Ethol* 1982;8(3):429-438.
  86. Duncan P, Vigne N. The effect of group size in horses on the rate of attacks by blood-sucking flies. *Anim Behav* 1979;27(3):623-625.
  87. Lott DF, Hart BL. Applied ethology in a nomadic cattle culture. *Appl Anim Ethol* 1979;5(4):309-319.
  88. Harvey TL, Launchbaugh JL. Effect of horn flies on behavior of cattle. *J Econ Entomol* 1982;75(1):25-27.
  89. Keiper RR, Berger J. Refuge-seeking and pest avoidance by feral horses in desert and island environments. *Appl Anim Ethol* 1982-1983;9(2):111-120.
  90. Hughes CF, Goodwin D, Harris PA, Davidson HPB. The effect of social environment on the development of object play in the domestic horse foals. *Havemeyer Workshop on Horse behavioral welfare*. Holar, Iceland. 2002:113.
  91. Delpietro HA. Case reports of defensive behaviour in equine and bovine subjects in response to vocalization of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). *Appl Anim Behav Sci* 1989;22(3-4):377-380.
  92. Snowball GJ. The effect of self licking by cattle on infestation of cattle tick *Boophilus microplus* (Canestrini). *Aust J Agric Res* 1956;7(1):227-232.
  93. Bennett GF. *Boophilus microplus* (Acarina: Ixodidae): Experimental infestations on cattle restrained from grooming. *Exp Parasitol* 1969;26(3):323-328.
  94. Lewis LW, Christenson DM, Eddy GW. Rearing the long-nosed cattle louse and cattle biting louse on host animals in Oregon. *J Econ Entomol* 1967;60(4):755-757.
  95. Nansen P. Importance of immunology in relation to parasitism and animal production. In: Gaafar, SM, Howard WE, Marsh RE. editors. *Parasites, pests and predators*. Amsterdam, Netherlands: Elsevier; 1985:213-225.
  96. Sutherest RW, Floyd RB, Bourne AS, Daltwitz MJ. Cattle grazing behavior regulates tick populations. *Experientia* 1986;42(2):194-196.
  97. Hewetson RW, Nolan J. Resistance of cattle to cattle tick, *Boophilus microplus*. I. The development of resistance to experimental infestation. *Aust J Agric Res* 1968;19(2):323-333.
  98. Morga FJ, Orihuela A. Frecuencia del lamido pos-copulatorio del pene en machos cabríos (*Capra hircus*) y posible función. *Vet Méx* 2001;32(4):301-303.
  99. Keymer A, Crompton DWT, Sahakian BJ. Parasite-induced learned taste aversion involving *Nippostrongylus* in rats. *Parasitol* 1983;86(3):455-460.
  100. Burrit EA, Provenza FD. Ability of lambs to learn with a delay between food ingestion and consequences given meals containing novel and familiar foods. *Appl Anim Behav Sci* 1991;32(2-3):179-189.
  101. Forbes JM. Natural feeding behaviour and feed selection. In: van der Heide D, Huismam EA, Karis E, Osse JWM, Verstegen MWA. editors. *Regulation of feed intake*. Wallingford, Oxon, UK: CAB International; 1999:125-167.
  102. Forbes JM. Dietary Awareness. *Appl Anim Behav Sci* 1998;57(3-4):287-297.
  103. Salak-Johnson JL, McGlone JJ. Making sense of apparently conflicting data: Stress and immunity in swine and cattle. *J Anim Sci* 2007;85(13)Suppl:E81-E88.
  104. Sotiraki ST, Leontides LS, Himonas CA. The effect of transportation and confinement stress on egg production by *Dicrocoelium dendriticum* in sheep. *J Helminthol* 1999;73(4):337-339.
  105. Phengrichith V, Ledin I. Effect of a diet high in energy and protein on growth, carcass characteristics and parasite resistance in goats. [In press] *Trop Anim Health Prod*.
  106. Anderson RM, May RM. Regulation and stability of host-parasite population interactions. *J Anim Ecol* 1978;47(2):219-247.
  107. Von Zuben CJ. Implications of spatial aggregation of parasites for the population dynamics in host-parasite interaction. *Rev Saúde Pública* 1997;313(5):523-530.
  108. Dantzer R, Kelley KW. Twenty years of research on cytokine-induced sickness behavior. *Brain Behav Immun* 2007;21(2):153-160.
  109. Forbes AB, Huckle CA, Gibb MJ, Rook AJ, Nuthall R. Evaluation of the effects of nematode parasitism on grazing behavior, herbage intake and growth in young grazing cattle. *Vet Parasitol* 2000;90(1-2):111-118.
  110. Hart BL. Behavioral adaptations to pathogens and parasites: five strategies. *Neurosci Biobehav Rev* 1990;14(3):273-294.
  111. Ewald PW. Evolutionary biology and the treatment of signs and symptoms of infectious disease. *J Theor Biol* 1980;86(1):107-176.
  112. Hensel H, Bruck K, Rath P. Homeothermic organisms. In: Precht H, Christopherson J, Hensel H, Larther W. editors. *Temperature and life*. Berlin, Germany: Springer-Verlag; 1973:285-301.
  113. Kluger MJ, Vaughn LK. Fever and survival in rabbits infected with *Pasteurella multocida*. *J Physiol* 1978;282(2):243-251.
  114. Sebag J, Reed WP, Williams RC. Effect of temperature on bacterial killing by serum and by polymorphonuclear leukocytes. *Infect Immun* 1977;1(3):947-954.
  115. Janpel HD, Duff GW, Gershon RK, Atkins E, Durum SK. Fever and immunoregulation. III. Hyperthermia augments the primary in vitro humoral immune response. *J Exp Med* 1983;157(4):1229-1238.

## ESTRATEGIAS CONDUCTUALES EN LA RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

116. Bullen JJ. The significance of iron in infection. *Rev Infect Dis* 1981;3(6):1127-1138.
117. Poppi DP, Sykes AR, Dynes RA. The effect of endoparasitism on host nutrition: the implications for nutrients manipulation. *Proc NZ Soc Anim Prod* 1990;50(2):237-243.
118. Coop RL, Holmes PH. Nutrition and parasite interaction. *Int J Parasitol* 1996;26(8-9):951-962.
119. Fox MT. Pathophysiology of infection with gastrointestinal nematodes in domestic ruminants: recent developments. *Vet Parasitol* 1997;72(3-4):285-297.
120. Kyriazakis I, Tolkamp BJ, Hutchings MR. towards a functional explanation for the occurrence of anorexia during parasitic infections. *Anim Behav* 1998;56(2):265-271.
121. Symons IEA, Hennessy DR. Cholecystokinin and anorexia in sheep infected by the intestinal nematode *Trichostrongylus colubriformis*. *Int J Parasitol* 1981;11(1):55-58.
122. Symons LEA. Anorexia: occurrence, pathophysiology and possible causes in parasitic infections. *Adv Parasitol* 1985;24(1):103-133.
123. Fatthing MJG, Ballinger AB. Anorexia and cytokines in the acute phase response to infection. In: Suskind RM, Tontisirin K editors. *Nutrition, immunity and infection in children and adults*. Philadelphia, USA: Lippincott, Williams and Wilkins; 2001:56-84.
124. Miller TA. Hookworm of infection in man. *Adv Parasitol* 1979;17(2):315-384.
125. Sykes AR, Greer AW. Effects of parasitism on the nutrient economy of sheep. *Aust J Exp Agric* 2003;43(7):1393-1398.
126. Steel JW, Symons LEA, Jones WO. Effects of level of larval intake on the productivity and physiological and metabolic responses of lambs infected with *Trichostrongylus colubriformis*. *Aust J Agric Res* 1980;31(4):821-838.
127. Kyriazakis I, Oldham JD, Coop RL, Jackson F. The effect of subclinical intestinal nematode infection on the diet selection of growing sheep. *Brit J Nutr* 1994;72(5):665-677.
128. Kyriazakis I, Anderson DH, Oldham JD, Coop RL, Jackson F. Long term subclinical infection with *Trichostrongylus colubriformis*. Effects on food intake, diet selection and performance of growing lambs. *Vet Parasitol* 1996;61(3-4):297-313.
129. Datta EU, Nolan JV, Rowe JB, Gray GD. Protein supplementation improves the performance of parasitized sheep fed a straw-based diet. *Int J Parasitol* 1998;28(8):1269-1278.
130. Van-Houtert MFJ, Barger IA, Steel JW. Dietary protein for young grazing sheep: interactions with gastrointestinal parasitism. *Vet Parasitol* 1995;60(3-4):283-295.
131. Aumont G, Yvone P, Esnault A. Experimental coccidiosis in goats. 1. Experimental model: effects of parasitism on the feeding behaviour and the growth of animals: intestinal lesions. *Rech Vet* 1984;15(4):467-473.
132. Van Dam JTP. The interaction between nutrition and metabolism in West African dwarf goats infected with trypanosomes [doctoral thesis]. Wageningen, Agricultural University; 1996.
133. Berry CI, Dargie JD. The role of host nutrition in the pathogenesis of ovine fascioliasis. *Vet Parasitol* 1976;2(4):317-332.
134. Abbott EM, Parkins JJ, Holmes PH. Influence of dietary protein on parasite establishment and pathogenesis in Dorset and Scottish Blackface lambs given a single infection of *Haemonchus contortus*. *Res Vet Sci* 1985;38(1):6-13.
135. Angus KW, Coop RL, Sykes AR. The rate of recovery of intestinal morphology following anthelmintic treatment of parasitized sheep. *Res Vet Sci* 1979;26(1):120-122.
136. Leyva V, Henderson AE, Sykes AR. Effect of daily infection with *Ostertagia circumcincta* larvae on food intake, milk production and wool growth in sheep. *J Agr Sci* 1982;99(2):249-259.
137. Galindo F, Broom DM. Effects of lameness of dairy cows. *J Appl Anim Welfare Sci* 2002;5(3):193-201.

