

# Grado en Biología

## Memoria del Trabajo de Fin de Grado

**Revisión bibliográfica: El problema de las enfermedades emergentes de anfibios en la península ibérica**

**Revisión bibliográfica: O problema das enfermidades emerxentes de anfibios na península ibérica**

**Literature review: The problem of emerging amphibian diseases in the iberian peninsula**



**Víctor Antelo Nieto**

Diciembre, 2021

*Director(es) Académico: Pedro Manuel Galán Regalado*

# ÍNDICE

1. Introducción .....	1
2. Objetivos .....	2
3. Desarrollo del tema .....	2
4. Conclusiones .....	15
5. Conclusions .....	16
6. Bibliografía .....	17

## RESUMEN

Las enfermedades emergentes, como la quitridiomycosis y la ranaviriosis, están mermando a las poblaciones de anfibios en España y en otras regiones del mundo. En la península ibérica, *Alytes obstetricans* ha sido una de las especies más perjudicadas por las epizootias. La quitridiomycosis es una enfermedad infecciosa provocada por algunos hongos quitridos como *Batrachochytrium dendrobatidis*. Este hongo ataca a la piel de los anfibios adultos, provocando la muerte en el peor de los casos. La persistencia de *Bd* en el ambiente es alta y la susceptibilidad de sus huéspedes depende en cierta medida de factores tanto bióticos como abióticos. Para frenar el progreso de estas enfermedades y el declive de los anfibios, algunos gobiernos y organizaciones internacionales han comenzado a tomar ciertas medidas. Sin embargo, todavía se necesita seguir legislando e investigando.

## PALABRAS CLAVE

Anfibios, quitridiomycosis, *Batrachochytrium dendrobatidis*, ranavirus, península ibérica

## RESUMO

As enfermidades emerxentes, como a quitridiomycose ou a ranaviriose, están a esgotar as poboacións de anfibios en España e noutras rexións do mundo. Na península ibérica, *Alytes obstetricans* foi unha das especies máis afectadas polas epizootias. A quitridiomycose é unha enfermidade infecciosa causada por algúns fungos quitridos como o *Batrachochytrium dendrobatidis*. Este fungo ataca á pel dos anfibios adultos, causando a morte no peor dos casos. A persistencia de *Bd* no ambiente é elevada e a susceptibilidade dos seus hóspedes depende en certa medida de factores bióticos e abióticos. Para frear a propagación destas enfermidades e o declive dos anfibios, algúns gobernos e organizacións internacionais comezaron a tomar certas medidas. Non obstante, aínda é necesario seguir legislando e investigando.

## PALABRAS CHAVE

Anfibios, quitridiomycose, *Batrachochytrium dendrobatidis*, ranaviriose, península ibérica

## ABSTRACT

Emerging diseases, such as chytridiomycosis and ranavirus, are depleting amphibian populations in Spain and other regions of the world. In the iberian peninsula, *Alytes obstetricans* has been one of the most affected species by epizootics. Chytridiomycosis is an infectious disease caused by some chytrid fungi such as *Batrachochytrium*

*dendrobatidis*. This fungus attacks the skin of adult amphibians, causing death in the worst cases. The persistence of *Bd* in the environment is high and the susceptibility of its hosts depends to some extent on both biotic and abiotic factors. To brake the spread of these diseases and the decline of amphibians, some governments and international organizations have begun to take certain measures. However, further legislation and research is still needed.

## **KEYWORDS**

Amphibians, chytridiomycosis, *Batrachochytrium dendrobatidis*, ranavirus, iberian peninsula

## 1. Introducción

La tasa de pérdida de anfibios está aumentando en todo el mundo de forma manifiesta (Allentoft y O'Brien, 2010; Collins, 2010). Según la IUCN (2021), actualmente, con 7215 especies evaluadas por este organismo, el porcentaje de especies amenazadas de anfibios es del 41%.

Los anfibios en España, y en el resto del mundo, están siendo afectados por diversos factores: pérdida y degradación del hábitat, contaminación, especies exóticas y enfermedades (Ayres et al., 2013). Especialmente, el factor de las enfermedades está cobrando una gran importancia en los últimos años (Stuart et al., 2004; Pereira et al., 2013; Fisher y Garner, 2020).

Concretamente, la actividad del hongo quítrido *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*) sobre las poblaciones de anfibios ha provocado consecuencias catastróficas a lo largo de casi todo el planeta (Lips et al., 2006; Skerratt et al., 2007; Fisher et al., 2009). Este hongo es el responsable de la quitridiomycosis, una enfermedad emergente infecciosa que afecta a una gran diversidad de anfibios provocándoles desde pequeñas lesiones hasta la muerte en el peor de los casos (Kilpatrick et al., 2010).

El primer episodio de infección por *Bd* notificado en Europa tuvo lugar en la Sierra de Guadarrama, España, en 1997, provocando el descenso de poblaciones de sapo partero (*Alytes obstetricans*) (Bosch et al., 2001). Posteriormente, *Bd* también afectó a poblaciones de sapo común ibérico (*Bufo spinosus*) y salamandra común (*Salamandra salamandra*) en el mismo lugar (Bosch y Martínez-Solano, 2006). En Portugal, *Bd* también ha ocasionado la muerte de cientos de *Alytes obstetricans* (Rosa et al., 2012).

La quitridiomycosis también puede ser causada por otro patógeno fúngico más “reciente” y desconocido, *Batrachochytrium salamandrivorans* (*Bsal*) (Yap et al., 2017). Se cree que este hongo quítrido se originó en Asia y se extendió a través del comercio internacional a Europa, donde se ha relacionado con graves descensos en poblaciones de salamandras (Yap et al., 2017). En España tan solo se ha detectado la presencia de este patógeno en el noreste, en 2018 (Martel et al., 2020).

Con un impacto menos relevante se encuentran los brotes de ranavirosis. Este virus ha provocado descensos poblacionales en anfibios en el Parque Nacional de los Picos de Europa y en Galicia (Price et al., 2014).

Tras la descripción formal de *Bd* en 1999 (Longcore et al., 1999), los conocimientos adquiridos acerca de la enfermedad han sido notables. Por ejemplo, actualmente sabemos que existen múltiples genotipos de *Bd* que varían en virulencia (Berger et al.,

2005a; Retallick y Meira, 2007; Morgan et al., 2007; James et al., 2009; Goka et al., 2009). Sin embargo, todavía existen importantes lagunas de conocimiento.

## **2. Objetivos**

El presente trabajo tiene como objetivo recopilar información científica acerca de las enfermedades emergentes de los anfibios en la península ibérica, especialmente de la quitridiomycosis, aunque también de otras que originan declives poblacionales. Teniendo en cuenta la grave amenaza que suponen estos patógenos para la supervivencia de estos animales, el segundo objetivo es recopilar información científica sobre las posibles estrategias que se han planteado para promover la conservación de las poblaciones de anfibios frente a estas enfermedades.

## **3. Desarrollo del tema**

### **Contexto geográfico**

La existencia tanto de un clima atlántico como mediterráneo, así como su elevada diversidad de medios naturales, convierten a la península ibérica en una de las zonas con mayor diversidad de anfibios en Europa (Ayres et al., 2013). Concretamente, hay 30 especies de anfibios registradas en todo el territorio español (Salvador et al., 2021). Además, el índice de especies endémicas es muy elevado (25%) en la península ibérica (Ayres et al., 2013). Este gran número de endemismos es probable que tenga su explicación en la zona climática del Atlántico Norte, la cual se cree que actuó como refugio durante el Cuaternario (Vargas et al., 1998; Ayres et al., 2013). Por otro lado, el estrecho de Gibraltar actuó como una barrera migratoria para la herpetofauna africana. Esto explica el hecho de que la herpetofauna ibérica sea más similar a la del noroeste de Europa que a la del norte de África (Oosterbroek y Arntzen, 1992; Ayres et al., 2013). Sin embargo, la presencia humana también ha condicionado en gran medida la distribución y riqueza de los anfibios a lo largo de la historia (Mayol, 1997; Ayres et al., 2013).

### **LA QUITRIDIOMICOSIS**

#### **El patógeno y sus consecuencias**

El hongo quítrido acuático *Batrachochytrium dendrobatidis* (*Bd*) es el principal agente etiológico de la quitridiomycosis (Fisher et al., 2009) y, según *BD Maps* (2021), infecta a más de 508 especies de anfibios en todo el mundo. En las formas larvianas, el patógeno actúa dañando las piezas bucales queratinizadas (Fellers et al., 2001; Knapp y Morgan, 2006; Hagman y Alford, 2015). En los individuos adultos posmetamórficos, *Bd* provoca hiperqueratosis y la proliferación de células queratináceas (Berger et al., 1998; Kilpatrick

et al., 2010). El resultado final de la enfermedad consiste en la alteración de la integridad de la piel así como la pérdida de su función. Por tanto, la homeostasis se pierde desencadenando la muerte del individuo (Voyles et al., 2009).

### **Ciclo biológico de *Batrachochytrium dendrobatidis***

Se trata de un miembro del orden de hongos Rhizophydiales. “*Bd* es un organismo acuático con dos etapas de vida: un zoosporangio reproductivo sésil y una zoospora móvil uniflagelada liberada a partir del zoosporangio” (Johnson y Speare, 2003). Las zoosporas móviles son las encargadas de iniciar la infección una vez que consiguen entrar en las células cutáneas queratinizadas de sus huéspedes (Longcore et al., 1999). En el interior de la célula, la zoospora se convierte en un talo y produce los zoosporangios, donde se desarrollan las zoosporas (Longcore et al., 1999). El ciclo termina con la liberación de las zoosporas maduras al medio externo, donde tratarán de infectar a más huéspedes (Longcore et al., 1999).

### **Origen y difusión de la enfermedad**

Existen dos teorías confrontadas que pretenden explicar el origen de la quitridiomycosis como causa del declive de los anfibios. La “hipótesis del patógeno nuevo” propone que la aparición reciente de la quitridiomycosis en nuevas áreas es fruto del transporte del patógeno a través del comercio internacional (Rachowicz et al., 2005; Skerratt et al., 2007). El argumento contrario, conocido como la “hipótesis del patógeno endémico”, sostiene que *Bd* es un patógeno endémico generalizado y que su virulencia se ha visto aumentada debido a factores externos que favorecen los patrones de la enfermedad (Rachowicz et al., 2005). Numerosos estudios apoyan la primera teoría (Morehouse et al., 2003; James et al., 2009; Walker et al., 2010).

En cuanto a su difusión a lo largo del planeta, la ausencia de regulaciones prácticas o sanitarias hacen del comercio global de anfibios una ruta potencial para el movimiento de *Bd* y otros patógenos a través de las fronteras internacionales. Especialmente cuando los animales portadores de patógenos carecen de signos evidentes de la enfermedad (Spitzen et al., 2011). En España, un estudio realizado por Thumsová et al. (2021) revela que el porcentaje de individuos infectados por *Bd* en ferias comerciales legales (ferias de venta de mascotas en Madrid y Barcelona) es muy elevado, hasta el 11% de los ejemplares analizados (incluyendo *Bd* y *Ranavirus*).

### **Persistencia en el ambiente**

El potencial de un patógeno para eliminar una población de huéspedes va a depender, en parte, de su capacidad para persistir cuando las densidades de hospedante sean bajas

(Daszak et al., 1999). Cuando la virulencia de los patógenos es muy alta, la densidad de la población diana cae por debajo de un umbral que desencadena la extinción del patógeno y la posterior recuperación de la población afectada (Dobson y May, 1986; Anderson y May, 1986; Daszak et al., 1999). Debido a sus características infectivas, *Bd* es incapaz de persistir a bajas densidades de hospedante (Daszak et al., 1999). Sin embargo, el desarrollo de ciertas estrategias vitales, como el uso de huéspedes reservorio, puede hacer que su persistencia mejore (Garmyn et al., 2012; McMahon et al., 2013; Pereira et al., 2013). A diferencia de los huéspedes principales, estos huéspedes secundarios o alternativos son notablemente menos vulnerables a la enfermedad en caso de contraerla (Pereira et al., 2013). En *Bd*, un ejemplo de huésped reservorio son las propias larvas de los anfibios (Daszak et al., 1999; Pereira et al., 2013; Hagman y Alford, 2015). Por tanto, esta estrategia de infección puede permitir que *Bd* persista en poblaciones de anfibios reducidas (Daszak et al., 1999).

Otra estrategia que permite mejorar todavía más la persistencia consiste en el desarrollo saprofítico. “*Bd* puede sobrevivir y reproducirse como organismo saprófito en el medio ambiente, al menos por períodos cortos” (Daszak et al., 1999). Esto es posible debido a que la queratina, que utiliza como nutriente (Longcore et al., 1999), es muy abundante en el medio ambiente (cadáveres en descomposición, piel mudada y otras fuentes). La capacidad para reproducirse saprofiticamente implica un descenso en la población umbral necesaria del huésped, haciendo que la extinción del mismo sea más probable (Godfray et al., 1999). En síntesis, “el desarrollo de *Bd* fuera de su anfitrión anfibio, incluso durante períodos cortos, puede aumentar en gran medida su impacto y acelerar la disminución de la población” (Daszak et al., 1999).

### **Huéspedes diana**

Los anfibios posmetamórficos son los hospedadores por excelencia, sin embargo *Bd* también es capaz de infectar y provocar la enfermedad en las fases larvarias (Pereira et al., 2013).

Se sabe que *Bd* ha infectado a más de 500 especies de los tres órdenes de Amphibia (Anura, Caudata y Gymnophiona) a lo largo del mundo (Olson et al., 2013). Los anuros son claramente el grupo más afectado por la quitridiomycosis (Fisher y Garner, 2007; Skerratt et al., 2007), aunque en algunas poblaciones de salamandras (orden Caudata) *Bd* también ha provocado daños considerables (Cheng et al., 2011; Sette et al., 2015).

### **Susceptibilidad al hongo**

Pese a lo comentado en el punto “el patógeno y sus consecuencias”, los resultados de la infección por *Bd* pueden ser muy diferentes, variando desde síntomas leves hasta la muerte del anfibio (Fisher y Garner, 2020).

La respuesta del huésped a los hongos quitridos, pues, varía desde la resistencia hasta la infección letal (Fisher y Garner, 2020). Esta variabilidad en los resultados depende de numerosos factores. Por ejemplo, la virulencia de los distintos linajes de patógenos viene determinada a nivel génico (Berger et al., 2005a; Retallick y Meira, 2007; Fisher y Garner, 2020). Por otro lado, la susceptibilidad del hospedador puede variar mucho dependiendo de las respuestas inmunitarias del mismo, la exposición previa a quitridos y/u otros patógenos, su microbiota en la piel o su fase de desarrollo (Fisher y Garner, 2020). Finalmente, las variables ambientales abióticas como el clima, las propiedades del sistema acuático, pesticidas, fertilizantes y otros factores, también influyen en la susceptibilidad del hospedador al hongo (Fisher y Garner, 2020).

### **Factores biológicos**

Como ya se ha comentado en el punto anterior, las características ecológicas de las especies hospedadoras pueden determinar en cierta medida el impacto de la quitridiomicosis. Por ejemplo, las especies que presentan una baja tasa de fecundidad (Bennett y Owens, 1997) y una alta especialización del hábitat sufren más a la hora de recuperarse de un descenso poblacional (Daskaz et al., 1999).

Debido a la naturaleza acuática de *Bd*, las especies que presenten hábitos acuáticos a lo largo de su ciclo de vida serán más propensas a contraer la enfermedad que las especies terrestres (Kriger y Hero, 2007a; Pearl et al., 2007). Sin embargo, las especies estrictamente terrestres no están exentas de ser también infectadas (Kriger y Hero, 2007a; Pearl et al., 2007).

Otro factor probablemente importante es la densidad de población del huésped. Es sabido que la densidad de población es un factor de gran relevancia en la dispersión de enfermedades infecciosas (Smith et al., 2009; Briggs et al., 2010). Aunque todavía no existen evidencias claras que lo demuestren, teniendo en cuenta que la quitridiomicosis se propaga por contacto directo (Courtois et al., 2016) y a través del agua, la densidad de hospedadores debería constituir un papel clave en la propagación de la enfermedad (Pereira et al., 2013).

### **Factores ambientales**

También juegan un papel importante en los resultados de la enfermedad. Se ha observado que las consecuencias de la enfermedad pueden estar determinadas por

diversos factores ecológicos como el clima y la altitud (Kriger et al., 2007; Kriger y Hero, 2008), la estacionalidad (McDonald et al., 2005; Kriger y Hero, 2007b; Garner et al., 2011; Raffel et al., 2015; Clare et al., 2016), la exposición a la radiación ultravioleta (Ortiz-Santaliestra et al., 2011) o los agentes agroquímicos (Rohr et al., 2013).

Además de determinar su distribución geográfica, las condiciones de temperatura y humedad también explican la supervivencia de *Bd* (Ron, 2005; Muths et al., 2008). El factor de la temperatura está estrechamente relacionado con la presencia y viabilidad del hongo (Piotrowsky et al., 2004) y también con la resistencia de los anfibios a la infección (Andre et al., 2008; Rollins-Smith et al., 2011). Numerosas investigaciones han observado, bajo condiciones naturales, frecuencias de infección más bajas durante los meses cálidos y más altas durante los meses fríos (Berger et al., 2004; Retallick et al., 2004; McDonald et al., 2005; Ouellet et al., 2005; Woodhams y Alford, 2005).

En cuanto a la orografía, varios estudios han demostrado el impacto de la enfermedad en anfibios que habitan en zonas alpinas y similares (Bosch et al., 2001; Scherer et al., 2005).

### **Infectividad, patogenicidad y virulencia**

Hasta ahora, la piel parece ser el principal y único órgano al que se limita la infección por *Bd* (Pessier et al., 1999; Pessier, 2002; Berger et al., 2005b). La enfermedad se desarrolla principalmente en la zona ventral, de forma aislada o colonial (Longcore et al., 1999; Pessier, 2002; Berger et al., 2005b). Como hemos visto en su ciclo vital, la zoospora es la forma infecciosa y constituye el principal mecanismo de dispersión del hongo (Pessier et al., 1999). Numerosos experimentos, como el realizado por Carey et al. (2006), indican que la dosis infecciosa puede ser extremadamente baja.

Como hemos dicho, *Bd* invade exclusivamente las capas superficiales de la piel del hospedador. Su acción se centra principalmente en la parte ventral del abdomen, la patas traseras, los pies y dedos de los pies, y raramente actúa sobre la superficie dorsal (Berger et al., 1998; Longcore et al., 1999; Pessier et al., 1999; Pessier, 2002; North y Alford, 2008; Pereira et al., 2013).

Los daños producidos por este hongo, como se adelantó en el punto “el patógeno y sus consecuencias”, alteran gravemente las funciones de la piel como la absorción de agua, la regulación osmótica y la respiración (Nichols et al., 2001; Voyles et al., 2009; Voyles et al., 2011). En las larvas, los daños provocados por la infección por *Bd* son relativamente leves y se limitan a la región oral externa, la única parte queratinizada del individuo (Fellers et al., 2001; Marantelli et al., 2004).

La mortalidad final de los individuos puede ser fruto tanto de la alteración homeostática cutánea como de la acción de micotoxinas, o incluso de la combinación de ambos factores (Voyles et al., 2009; Voyles et al., 2011; McMahon et al., 2013). Con respecto a las larvas infectadas lo más habitual es que la muerte se produzca tras la metamorfosis, momento a partir del cual la piel se queratiniza y la infección comienza a expandirse (Rachowicz y Vredenburg, 2004; Rachowicz et al., 2006; Pereira et al., 2013).

### **Inmunogenicidad**

Según varios estudios, los anfibios poseen defensas inmunes innatas (Woodhams et al., 2006a; Woodhams et al., 2006b; Woodhams et al., 2007; Tennessen et al., 2009; Rollins-Smith et al., 2011). Sin embargo, la eficacia de estas defensas no siempre es suficiente para proteger al individuo afectado (Rollins-Smith y Conlon, 2005; Woodhams et al., 2006b; Rosenblum et al., 2009; Rollins-Smith et al., 2011).

Gracias a estudios *in vitro* sabemos que la secreción cutánea de péptidos antimicrobianos constituye uno de los mecanismos innatos de defensa más importantes frente a *Bd* (Rollins-Smith y Conlon, 2005; Woodhams et al., 2007; Tennessen et al., 2009).

Concretamente, estos péptidos actúan inhibiendo el crecimiento del hongo (Woodhams et al., 2003; Woodhams et al., 2007; Tennessen et al., 2009; Rollins-Smith et al., 2011).

Sin embargo, todavía hay un gran desconocimiento acerca de los patrones y el potencial de esta respuesta inmune, especialmente en condiciones naturales (Rollins-Smith y Conlon, 2005; Rosenblum et al., 2009; Pereira et al., 2013).

### **Variabilidad**

Parece ser *Bd* está constituido por múltiples linajes divergentes y que, además, la hibridación es posible entre los mismos (Retallick y Meira, 2007; Farrer et al., 2011; Schloegel et al., 2012). Es probable que el comercio internacional haya promovido el contacto entre los distintos grupos de este patógeno, haciendo posible la aparición de nuevos linajes más virulentos con consecuencias más agresivas (Goka et al., 2009; Farrer et al., 2011; Schloegel et al., 2012).

### ***Batrachochytrium salamandrivorans* (Bsal)**

*Bsal* es un hongo quitrido muy similar a *Bd*, también perteneciente al orden Rhizophydiales (Martel et al., 2013). Pese a no ser tan popular como su “hermano” *Bd* no lo podemos obviar, pues también provoca quitridiomycosis. El estudio de salamandras endémicas de Asia sugiere que este hongo se originó en ese continente (Martel et al., 2014). Probablemente haya llegado a Europa como consecuencia del comercio de anfibios como mascotas (Martel et al., 2014).

Ambos hongos, *Bsal* y *Bd* coinciden en numerosos aspectos, como el ciclo de vida o las estrategias para persistir en el ambiente. Por tanto, en este apartado se hablará principalmente de las diferencias con respecto a *Bd*.

*Bsal* se trata de un hongo más “reciente” que *Bd*. Mientras que *Bd* fue descubierto en 1998 (Lips, 1998) y descrito en 1999 (Longcore et al., 1999), *Bsal* fue descubierto en 2010 y descrito en 2013 (Martel et al., 2013).

Hasta ahora se sabe que *Bsal* solo causa enfermedad en anfibios del orden Caudata (tritones y salamandras) (Martel et al., 2014), sin embargo también es capaz de infectar a los anfibios anuros (Stegen et al., 2017; Nguyen et al., 2017). Esto lo diferencia de *Bd*, que puede infectar y causar enfermedades en los tres órdenes de anfibios (Anura, Caudata y Gymnophiona) (Berger et al., 1998; Davidson et al., 2003; Olson et al., 2013; Gower et al., 2013). Experimentos de laboratorio (Bosch et al., 2021a) sugieren que la gran mayoría de los urodelos ibéricos son susceptibles a *Bsal*. Por tanto, sus autores predicen que la expansión del patógeno a lo largo de la península conllevaría graves consecuencias para las poblaciones de este grupo de anfibios.

*Bsal*, en su ciclo de vida, produce un segundo tipo de espora que carece de movilidad y flota en la superficie del agua (Stegen et al., 2017). Estas esporas, que son especialmente resistentes en el medio ambiente, a menudo se adhieren a la superficie de las salamandras y a las patas de las aves acuáticas (Stegen et al., 2017). Por tanto, los hospedadores no anfibios también podrían llegar a estar involucrados en la transmisión de la enfermedad (Rowley et al., 2006; Kilburn et al., 2011; Garmyn et al., 2012; McMahon et al., 2013; Courtois et al., 2016; Burrowes y De la Riva, 2017; Stegen et al., 2017). Sin embargo, todavía se desconoce si *Bsal* es capaz de sobrevivir en anfitriones no anfibios (Johnson y Speare, 2003).

En *Bsal*, al igual que en *Bd*, la temperatura es un factor clave en el desarrollo del patógeno. *Bsal*, en cultivo, es capaz de crecer entre los 5-25°C, siendo su rango óptimo para el crecimiento el comprendido entre los 10-15°C (Martel et al., 2013). Son valores considerablemente inferiores a los que observamos en *Bd*, patógeno capaz de crecer entre los 10-25°C, con un óptimo de crecimiento situado entre los 17-25°C (Piotrowski et al., 2004; Woodhams et al., 2008; Voyles et al., 2012). Sin embargo, se sospecha que *Bsal* en salamandras podría llegar a soportar valores de temperatura superiores a los 25°C (Laking et al., 2017).

## **Ranavirus**

El género *Ranavirus* pertenece a la familia Iridoviridae, un grupo de virus que está siendo responsable de una gran mortalidad de anfibios a lo largo del planeta (Daszak et al., 1999). Además, *Ranavirus* también contiene patógenos de reptiles y peces (Daszak et al., 1999).

“Los ranavirus suelen ser muy virulentos y causan infecciones sistémicas en los anfibios” (Daszak et al., 1999). Según experimentos realizados con ranavirus, los renacuajos son la etapa del desarrollo más vulnerable a la infección, con tasas de mortalidad del 100% (Hyatt et al., 1998; Daszak et al., 1999). En las etapas posteriores, las consecuencias de la infección son más leves y los individuos infectados no presentan signos del proceso (Daszak et al., 1999). En términos histológicos, la mayoría de los órganos de los animales infectados sufren la necrosis aguda de los tejidos hematopoyéticos y linfoides y de los linfocitos (Hyatt et al., 1998; Daszak et al., 1999). A diferencia de *Bd*, los incidentes de ranaviriosis en poblaciones silvestres suelen ser más frecuentes y más graves a temperaturas más altas (Price et al., 2017).

“La naturaleza resistente del virus de la necrosis hematopoyética infecciosa (VNHI), que infecta a peces, sugiere que los iridovirus de anfibios pueden llegar a sobrevivir durante largos períodos de tiempo en el fondo de los estanques, especialmente durante el invierno” (Daszak et al., 1999). VNHI puede ser transportado de forma mecánica a través de aves e incluso mediante vectores pasivos como embarcaciones, cañas y redes de pesca (Whittington et al., 1996). Es probable que los mecanismos de propagación en los ranavirus anfibios sean similares (Daszak et al., 1999). De hecho, un estudio reciente, realizado por Casais et al. (2019) en un embalse de Pontevedra, demostró la importancia que pueden tener los deportes acuáticos, como las competiciones de kayaks, en la translocación de ranavirus. Los autores destacan la importancia de la desinfección de los materiales para limitar la propagación del patógeno.

Se cree que el tráfico reciente de anfibios (por ejemplo, como mascotas) pudo haber provocado la diseminación de enfermedades ranavirales (Daszak et al., 1999).

Un ejemplo de ranavirus es el iridovirus de Bohle, el cual es capaz de infectar y provocar la muerte de anfibios, peces y reptiles (Moody y Owens, 1994; Cullen et al., 1995; Ariel, 1997; Johnson et al., 2008). El virus Gutapo, aislado de *B. marinus* venezolano (Zupanovic et al., 1998), es otro ranavirus que infecta a varias especies de anfibios (Hyatt et al., 1998). En el caso del iridovirus de Bohle, actividades como la pesca recreativa pueden llegar a tener un papel muy importante en la propagación de este patógeno (Daszak et al., 1999).

El vínculo entre la ranavirosis y sus consecuencias en las poblaciones de anfibios es menos claro que en el caso de la quitridiomycosis (Daszak et al., 1999). Sin embargo, los resultados de un estudio reciente de Bosch et al. (2021b), en el que monitorizaron, durante 14 años, varias poblaciones de anfibios en el Parque Nacional de los Picos de Europa, nos indican que los descensos poblacionales observados en la región de estudio están más fuertemente correlacionados con los ranavirus que con *Bd*.

Las altas tasas de mortalidad observadas en los renacuajos infectados predicen impactos preocupantes en las poblaciones afectadas (Daszak et al., 1999).

### **Casos de quitridiomycosis y ranavirosis en la península ibérica**

España es probablemente el país europeo más afectado por la quitridiomycosis (Ayres et al., 2013). A continuación se comentarán varios episodios de infección (algunos ya nombrados durante la introducción) que han tenido lugar en la península ibérica durante las últimas décadas.

El primer episodio de infección por *Bd* notificado en Europa tuvo lugar en España entre 1997 y 1999 e implicó el descenso de poblaciones de sapo partero (*Alytes obstetricans*) en el Parque Natural de Peñalara (Sierra de Guadarrama, España central) (Bosch et al., 2001). La mortalidad observada en el parque durante estos años fue de miles de individuos posmetamórficos (Bosch et al., 2001). A través del estudio de las charcas y lagunas del parque, se concluyó que tanto la despoblación como la pérdida de densidad larvaria fueron muy significativas (Bosch et al., 2001). Años más tarde, *Bd* también afectó a poblaciones de sapo común ibérico (*Bufo sniposus*) y salamandra común (*Salamandra salamandra*) en el mismo lugar (Bosch y Martínez-Solano, 2006). Además, también se han registrado otros dos brotes mortales de quitridiomycosis en poblaciones de *Alytes obstetricans* en los Pirineos occidentales y la cordillera Cantábrica (Walker et al., 2010). En Portugal, durante agosto de 2009, se encontraron muertos cientos de *Alytes obstetricans* posmetamórficos alrededor de un estanque en el Parque Natural Serra da Estrela (Rosa et al., 2012). Análisis posteriores confirmaron que estos cadáveres estaban altamente infectados con *Bd* y que la mortalidad se acentuó debido a la alta susceptibilidad de *Alytes obstetricans* a esta infección (Bosch et al., 2001; Walker et al., 2010; Rosa et al., 2012).

Con respecto a *Bsal*, únicamente en 2018 se ha detectado un brote de este patógeno, concretamente en el noreste de España (Martel et al., 2020). Un extenso muestreo de urodelos, realizado a lo largo de la península ibérica, sugiere que *Bsal* no se ha expandido hacia otras regiones (Bosch et al., 2021a).

El Parque Nacional de los Picos de Europa, ubicado en el norte de España, además de ser víctima de la quitridiomycosis también lo ha sido de la ranavirosis (Bosch et al., 2020). Los primeros casos de ranavirosis en el parque fueron detectados en 2005 y resultaron en consecuencias dramáticas para las poblaciones de anfibios en varios lugares (Price et al., 2014). Tanto el sapo partero (*Alytes obstetricans*) como el tritón alpino (*Ichthyosaura alpestris*), que son las dos especies más abundantes en el parque, son claves en el mantenimiento y propagación tanto de la ranavirosis como de la quitridiomycosis (Bosch et al., 2001; Daversa et al., 2018; Bosch et al., 2020). También se ha citado una alta mortalidad de anfibios por ranavirus en Galicia, concretamente en un embalse de Pontevedra (Price et al., 2014).

### **Otras amenazas**

Como ya se ha expuesto en la introducción de este trabajo, existen otros factores que también afectan a los anfibios en España y en el resto del mundo. Algunos de ellos son la pérdida y degradación del hábitat, la presencia de especies exóticas o la contaminación (Ayres et al., 2013).

Además de aumentar presumiblemente el impacto de los hongos quitridos (Bosch et al., 2007), el aumento global de las temperaturas también supone una gran amenaza para los anfibios, especialmente en regiones del suroeste de Europa como España, debido a la futura pérdida de zonas climáticas adecuadas (Araujo et al., 2006; Henle et al., 2008).

En muchas partes de la península ibérica se ha correlacionado la presencia de especies exóticas con el descenso en poblaciones de anfibios (Cruz y Rebelo, 2005). Por ejemplo, el cangrejo de río (*Procambarus clarkii*) ha provocado el colapso de numerosas poblaciones de anfibios a lo largo de la península, como por ejemplo en el centro de Portugal (Cruz et al., 2008), y la exclusión de algunas especies de los estanques de reproducción (Cruz et al., 2006). La presencia de peces exóticos también tiene consecuencias sobre la dinámica y distribución de las poblaciones de anfibios (Orizaola y Braña, 2006).

La contaminación ambiental es otra de las amenazas principales para las poblaciones de anfibios (Ayres et al., 2013). Se ha observado la alta vulnerabilidad de las fases acuáticas más jóvenes a numerosos compuestos tóxicos como el amonio (Ortiz-Santaliestra et al., 2006), pero también se ha demostrado que la acumulación de agroquímicos (es decir, pesticidas y fertilizantes) en los campos de cultivo supone un peligro para los anfibios adultos durante su migración (Ortiz-Santaliestra et al., 2005; Ayres et al., 2013).

## CONSERVACIÓN DE LOS ANFIBIOS EN ESPAÑA

Las conservación de los anfibios es fundamental, ya no solo por ser un tema ético-moral de preservación de la biodiversidad. Los anfibios son fundamentales en muchos ecosistemas debido a su participación en la dinámica trófica (Arribas et al., 2015; Rowland et al., 2017) y en el ciclo del carbono (Best y Welsh, 2014; Semlitsch et al., 2014). Gracias a la permeabilidad de su piel y a la sensibilidad de los mismos frente a las perturbaciones ambientales, la presencia de anfibios se utiliza a menudo como un indicador de salud del ecosistema (Hecnar y M'Closkey, 1996; Lambert, 1997; Welsh y Ollivier, 1998).

### Medidas de conservación y programas de seguimiento

Ante la ausencia de un Plan Nacional de Acción para ninguna especie de anfibio en España, muchos gobiernos regionales han desarrollado planes de Acción Regional para proteger especies amenazadas (Ayres et al., 2013). Uno de los programas de conservación más famosos fue el de la recuperación del sapo partero mallorquín (*Alytes muletensis*) en cooperación con el programa de cría en cautividad de los zoológicos de Durrell y Barcelona (Ayres et al., 2013). Otro programa de conservación se encuentra en el Centro de Cría de Peñalara, donde existe un programa de cría en cautividad del sapo partero (*Alytes obstetricans*) y la rana patilarga (*Rana iberica*), destinado a recuperar poblaciones afectadas por quitridiomycosis y especies exóticas (Ayres et al., 2013). Por otro lado, la Generalitat de Catalunya ha coordinado un programa de cría en cautividad para el refuerzo de poblaciones del tritón de arroyo del Montseny (*Calotriton arnoldi*) y también puso en marcha un proyecto de recuperación para poblaciones amenazadas de gallipato (*Pleurodeles waltl*) (Ayres et al., 2013). También en Cataluña, la Asociación Herpetológica de España (AHE) estuvo coordinando un proyecto para la reintroducción de *Alytes obstetricans* y el sapo corredor (*Epidalea calamita*) (Ayres et al., 2013). En la Comunidad Valenciana, con el objetivo de recuperar y crear hábitats para los anfibios, se llevó a cabo un proyecto LIFE entre 2006 y 2009 (Ayres et al., 2013). Entre las especies a proteger se encontraban *Pleurodeles waltl*, el sapillo pintojo meridional (*Discoglossus jeanneae*) y el sapo de espuelas (*Pelobates cultriples*) (Ayres et al., 2013).

### Lista roja

En febrero de 2011, el gobierno español aprobó una nueva Lista Roja y una nueva legislación (Real Decreto 139/2011, de 4 de febrero, para el desarrollo del Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial y del Catálogo Español de Especies Amenazadas). A su vez, existen dos listas diferenciadas dentro de este catálogo de especies amenazadas: la Lista Roja, donde están incluidas las especies catalogadas

como “vulnerables” o “en peligro de extinción”, y una lista adicional con especies no categorizadas pero que también requieren cierta atención (Ayres et al., 2013).

La Lista Roja de 2011 incluye *Alytes muletensis* y *Calotriton arnoldi* como especies “en peligro de extinción” y *Salamandra algira*, *Chioglossa lusitanica*, *Mesotriton alpestris*, *Alytes dickhilleri*, *Rana dalmatina* y *Rana pyrenaica* como especies “vulnerables”.(Ayres et al., 2013).

### **Papel de los abrevaderos y estanques artificiales**

García-González y García-Vázquez (2010) consideran, ante la pérdida de ciertos hábitats naturales, el potencial de los abrevaderos tradicionales como lugar de refugio para los anfibios. En su estudio defienden la importancia de manejar correctamente la vegetación y los sedimentos que constituyen el abrevadero, así como mantener moderadamente limpio el lugar. Concluyen que, promover un uso correcto de los abrevaderos, junto con la protección de los estanques naturales, puede ayudar en la conservación de los anfibios.

Por otro lado, en áreas urbanas existen numerosos estanques artificiales que también pueden servir secundariamente como hábitat para el mantenimiento de diversas poblaciones de anfibios (García-González y García-Vázquez, 2012). Los resultados de un estudio realizado en un estanque de la ciudad de Oviedo (García-González y García-Vázquez, 2012) sugieren que estos puntos urbanos de agua dulce deberían incorporarse a los planes de conservación de anfibios. En general, los medios acuáticos originados por el ser humano pueden servir como importantes hábitats de sustitución para la conservación de las poblaciones de anfibios (Martínez-Abraín y Galán, 2018).

### **Importancia de la agricultura ecológica**

Frente a la agricultura tradicional, los resultados del estudio de García-Muñoz et al. (2010) abogan por el uso de técnicas agrícolas alternativas que sean más respetuosas con las poblaciones de anfibios y sus hábitats. Por suerte, en algunas partes de España ya se han empezado a aplicar políticas agrícolas que promueven prácticas más respetuosas con el medio ambiente (García-Muñoz et al., 2010). Por ejemplo, en la comunidad de Andalucía hasta un 30% de la producción del aceite de oliva está vinculado a la agricultura ecológica (García-Ruiz et al., 2009; García-Muñoz et al., 2010). Con el fin de promover el desarrollo de estas prácticas agrícolas, los gobiernos compensarán a los agricultores por su uso (Beja y Alcazar, 2003).

### **Lucha contra la quitridiomycosis**

“Luchar contra las enfermedades de los animales salvajes después de la invasión supone un gran desafío” (Fisher y Garner, 2020). En Mallorca se aplicó, con un éxito parcial, un

enfoque basado en productos químicos, que utiliza el antifúngico itraconazol y el desinfectante ambiental virkon, para erradicar el *Bd* (Fisher y Garner, 2020). Sin embargo, los resultados obtenidos a partir de este enfoque, y otros similares, probablemente no sean extrapolables a sistemas naturales más complejos (Bosch et al., 2015; Fisher y Garner, 2020). Por tanto, se han propuesto otros métodos para proteger a los anfibios de los quítridos invasores; por ejemplo, la vacunación o el bioaumentación de la microbiota cutánea (Fisher y Garner, 2020). Sin embargo, en situaciones de amenaza extrema los programas de cría en cautividad *ex situ* siguen constituyendo el mejor método para preservar las poblaciones de anfibios (Fisher y Garner, 2020). Además, las “arcas de anfibios” (cría *ex situ* de especies amenazadas en instalaciones especializadas) nos permiten, a través de técnicas como la reproducción selectiva, la modificación genética o la edición de genes, encontrar individuos más resistentes a las infecciones (Garner et al., 2016). Fisher y Garner (2020) consideran que para minimizar los daños de la enfermedad quizás haya que ignorar en gran medida el patógeno en sí y centrarse en otros aspectos con el fin de mejorar la respuesta del huésped a la infección.

Con respecto a *Bsal*, se ha demostrado que la infección provocada por este hongo puede ser eliminada eficazmente a través de la exposición prolongada de los individuos infectados a altas temperaturas o mediante una combinación de fungicidas (voriconazol y polimixina E) y calor (Bloom et al., 2015a, b). Sin embargo, muchas especies de salamandras no toleran la exposición prolongada a temperaturas elevadas. Además, pueden existir distintas cepas de *Bsal* con diferentes preferencias de temperatura, lo que forzaría el diseño de distintos tratamientos térmicos (Yap et al., 2017). Los avances realizados por Bloom et al. (2015a, b) son muy prometedores, pero tan sólo han trabajado con salamandra común (*Salamandra salamandra*) y con un cepa de *Bsal*. Por tanto, todavía es necesario seguir investigando para determinar como es la dinámica de la enfermedad en otras especies (Yap et al., 2017).

### **Seguridad en centros de cautividad y comercio de anfibios**

El establecimiento de medidas y protocolos de seguridad tanto en los centros de cautividad como en el comercio de anfibios es fundamental para reducir el riesgo de propagación de la quitridiomycosis y otras enfermedades hacia la fauna silvestre (Walker et al., 2008; Pasmans et al., 2017). Entre las numerosas prácticas sanitarias se incluyen el uso de desinfectantes químicos específicos sobre los materiales empleados (Van Rooij et al., 2017), la desinfección y eliminación adecuadas de los desechos y los animales muertos (AHAW, 2018) o el uso de técnicas como la “PCR dúplex” para la detección de hongos quítridos en los individuos (Bloom et al., 2013).

## **Marco internacional frente a la quitridiomicosis**

Tanto la Organización Mundial de Sanidad Animal (OIE) como la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), que son, respectivamente, los organismos internacionales especializados en el control de las enfermedades y en la conservación de las especies, tienen la responsabilidad de colaborar entre sí para elaborar un plan global que permita controlar la quitridiomicosis (Skerratt et al., 2017). En 2001, la quitridiomicosis fue añadida a la lista de enfermedades de la fauna silvestre de interés de la OIE (Grupo de Trabajo de la OIE de Enfermedades de la Vida Silvestre, 2001-2005 citado en Skerratt et al., 2017). Además, desde el año 2002, el Grupo de Trabajo de la OIE sobre Enfermedades de la Vida Silvestre envía un cuestionario a los países miembros con el fin de obtener información sobre la presencia o ausencia de la quitridiomicosis y el número de animales infectados anualmente (Grupo de Trabajo de la OIE sobre Enfermedades de la Vida Silvestre, 2001-2005 citado en Skerratt et al., 2017). La Comisión de Normas Sanitarias para los Animales Acuáticos de la OIE, con la intención de obtener más información sobre la difusión de las enfermedades que sufren los anfibios, elaboró un cuestionario destinado a los países miembros para obtener más información sobre el comercio y la salud de los anfibios en diferentes partes del mundo (Skerratt et al., 2017). Por otro lado, el Grupo de Especialistas Veterinarios de la IUCN ha formulado una serie de instrucciones diseñadas con el fin de detectar enfermedades de anfibios durante programas de translocación (Cunningham et al., 2001). La Cumbre de Conservación de Anfibios, celebrada en Washington en 2005, constituye otro evento clave en la lucha internacional contra la quitridiomicosis. En ella se solicitó una mayor financiación (Mendelson et al., 2006) y logística para combatir la enfermedad (Skerratt et al., 2017).

## **4. Conclusiones**

Según la bibliografía revisada, la principal conclusión que se puede sacar de este trabajo es que la situación actual por la que están pasando los anfibios en España y en otras partes del mundo es realmente delicada. Las enfermedades emergentes, como la quitridiomicosis y la ranaviriosis, están causando declives en numerosas poblaciones de anfibios en España y en otras regiones del planeta. Pero también existen otros múltiples factores, más allá de las enfermedades emergentes, que están acelerando la disminución de las poblaciones de anfibios.

Con respecto a la quitridiomicosis y ranaviriosis, varios estudios describen sus efectos negativos sobre poblaciones de anfibios de diversas zonas de Portugal y España,

incluyendo Galicia. *Alytes obstetricans* es una de las especies más perjudicadas, aunque muchas otras también se han visto afectadas.

Es necesario seguir investigando para progresar. Hasta ahora, muchos de los estudios realizados sobre estas enfermedades se focalizan en unas pocas especies y no tienen en cuenta todos los factores que operan en la naturaleza. Por tanto, se necesita seguir invirtiendo en investigación. Además, la protección de los anfibios contribuye a la protección indirecta de otras especies. La existencia de anfibios en un ecosistema es un síntoma importante de salud ambiental ya que son especies sensibles a la contaminación y actúan como bioindicadores.

Los científicos tienen la responsabilidad de dar a conocer este preocupante escenario, pero son los gobiernos y las organizaciones internacionales las que deben de seguir tomando medidas para intentar frenar esta situación. Fomentar políticas respetuosas con el medio ambiente e inculcar valores conservacionistas a la sociedad es de vital importancia para evitar la desaparición de los anfibios y otros grupos animales.

## 5. Conclusions

According to the revised bibliography, the main conclusion that can be drawn from this work is that the current situation that amphibians are going through in Spain and in other parts of the world is really delicate. Emerging diseases, such as chytridiomycosis and ranavirus, are causing declines in numerous amphibian populations in Spain and other regions of the world. But there are also many other factors, beyond emerging diseases, that are accelerating the decline in amphibian populations.

Regarding chytridiomycosis and ranavirus, several studies describe its negative effects on amphibian populations in various areas of Portugal and Spain, including Galicia. *Alytes obstetricans* is one of the most affected species, although many others have also been affected.

Further research is necessary to progress. Until now, many of the studies conducted on these diseases are focus on a few species and do not take into account all the factors that operate in nature. Therefore, further investment in research is needed. In addition, amphibians protection contributes to the indirect protection of other species. The existence of amphibians in an ecosystem is an important symptom of environmental health since they are species sensitive to pollution and act as bioindicators.

Scientists have the responsibility to publicize this worrying scenario, but it is governments and international organizations that must continue to take measures to try to stop this situation. Promote policies that respect the environment and instilling conservation values

in society is of vital importance to prevent the disappearance of amphibians and other animal groups.

## 6. Bibliografía

- Albert, E. M., Fernández-Beaskoetxea, S., Godoy, J. A., Tobler, U., Schmidt, B. R. y Bosch, J. (2015). Genetic management of an amphibian population after a chytridiomycosis outbreak. *Conservation Genetics* **16** (1): 103-111.
- Allentoft, M. E. y O' Brien, J. (2010). Global amphibian declines, loss of genetic diversity and fitness: a review. *Diversity* **2** (1): 47-71.
- Anderson, R. M. y May, R. M. (1986). The invasion, persistence and spread of infectious diseases within animal and plant communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **314** (1167): 533-570.
- Andre, S. E., Parker, J. y Briggs, C. J. (2008). Effect of temperature on host response to *Batrachochytrium dendrobatidis* infection in the mountain yellow-legged frog (*Rana muscosa*). *Journal of Wildlife Diseases* **44** (3): 716-720.
- Araújo, M. B., Thuiller, W. y Pearson, R. G. (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography* **33** (10): 1712-1728.
- Ariel, E. (1997). Pathology and serological aspects of Bohle Iridovirus infections in six selected water-related reptiles in north Queensland. PhD Dissertation, James Cook University of North Queensland, Australia.
- Arribas, R., Díaz-Paniagua, C., Caut, S. y Gomez-Mestre, I. (2015). Stable isotopes reveal trophic partitioning and trophic plasticity of a larval amphibian guild. *PLoS ONE* **10** (6): e0130897.
- Ayres, C., Ayllon, E., Bosch, J., Montori, A., Ortiz-Santaliestra, M. y Sancho, V. (2013). Conservation and declines of amphibians in Spain. En Heatwole, H. y Wilkinson, J. W. (eds.) *Amphibian Biology*. Pelagic Publishing, Exeter. pp: 87-91.
- BD Maps (2021): *Batrachochytrium dendrobatidis* Global Spread. <http://www.bd-maps.net>. Consultado el 7/09/2021.
- Beja, P. y Alcázar, R. (2003). Conservation of Mediterranean temporary ponds under agricultural intensification: an evaluation using amphibians. *Biological Conservation* **114** (3): 317-326.
- Bennett, P. M. y Owens, I. P. F. (1997). Variation in extinction risk among birds: chance or evolutionary predisposition? *Proceedings of the Royal Society B* **264** (1380): 401-408.
- Berger, L., Speare, R., Daszak, P., Green, D. E., Cunningham, A. A., Goggin, C. L., Slocombe, R., Ragan, M. A., Hyati, A. D., McDonald, K. R., Hines, H. B., Lips, K. R., Marantelli, G. y Parkes, H. (1998). Chytridiomycosis causes amphibian mortality associated with population declines in the rain forests of Australia Central America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **95** (15): 9031-9036.
- Berger, L., Speare, R., Hines, H. B., Marantelli, G., Hyatt, A. D., McDonald, K. R., Skerratt, L. F., Olsen, V., Clarke, J. M., Gillespie, G., Mahony, M., Sheppard, N., Williams, C. y Tyler, M. J. (2004). Effect of season and temperature on mortality in amphibians due to chytridiomycosis. *Australian Veterinary Journal* **82** (7): 434-439.
- Berger, L., Marantelli, G., Skerratt, L. F. y Speare, R. (2005a). Virulence of the amphibian chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* varies with the strain. *Diseases of Aquatic Organisms* **68** (1): 47-50.
- Berger, L., Speare, R. y Skerratt, L. F. (2005b). Distribution of *Batrachochytrium dendrobatidis* and pathology in the skin of green tree frogs *Litoria caerulea* with severe chytridiomycosis. *Diseases of Aquatic Organisms* **68** (1): 65-70.
- Best, M. L. y Welsh, H. H. (2014). The trophic role of a forest salamander: impacts on invertebrates, leaf litter retention, and the humification process. *Ecosphere* **5** (2): 1-19.
- Blooi, M., Pasmans, F., Longcore, J. E., Spitzen, A., Vercammen, F. y Martel, A. (2013). Duplex-real time PCR for rapid simultaneous detection of *Batrachochytrium dendrobatidis* and

- Batrachochytrium salamandrivorans* in amphibian samples. *Journal of Clinical Microbiology* **51** (12): 4173-4177.
- Blooi, M., Martel, A., Haesebrouck, F., Vercammen, F., Bonte, D. y Pasmans, F. (2015a). Treatment of urodelans based on temperature dependent infection dynamics of *Batrachochytrium salamandrivorans*. *Scientific Reports* **5** (1): 8037.
- Blooi, M., Pasmans, F., Rouffaer, L., Haesebrouck, F., Vercammen, F. y Martel, A. (2015b). Successful treatment of *Batrachochytrium salamandrivorans* infections in salamanders requires synergy between voriconazole, polymyxin E and temperature. *Scientific Reports* **5** (1): 11788.
- Bosch, J., Martínez-Solano, I. y García-París, M. (2001). Evidence of a chytrid fungus infection involved in the decline of the common midwife toad (*Alytes obstetricans*) in protected areas of central Spain. *Biological Conservation* **97** (3): 331-337.
- Bosch, J. y Martínez-Solano, I. (2006). Chytrid fungus infection related to unusual mortalities of *Salamandra salamandra* and *Bufo bufo* in the Peñalara Natural Park (Central Spain). *Oryx* **40** (1): 84-89.
- Bosch, J., Carrascal, L. M., Durán, L., Walker, S. y Fisher, M. C. (2007). Climate change and outbreaks of amphibian chytridiomycosis in a montane area of Central Spain; is there a link? *Proceedings of the Royal Society B* **274** (1607): 253-260.
- Bosch, J., Sanchez-Tomé, E., Fernández-Loras, A., Oliver, J. A., Fisher, M. C. y Garner, T. W. J. (2015). Successful elimination of a lethal wildlife infectious disease. *Biology Letters* **11** (11): 20150874.
- Bosch, J., Monsalve-Carcaño, C., Price, S. J. y Bielby, J. (2020). Single infection with *Batrachochytrium dendrobatidis* or *Ranavirus* does not increase probability of co-infection in a montane community of amphibians. *Scientific Reports* **10** (1): 21115.
- Bosch, J., Martel, A., Sopniewski, J., Thumsová, B., Ayres, C., Scheele, B. C., Velo-Antón, G. y Pasmans, F. (2021a). *Batrachochytrium salamandrivorans* threat to the iberian urodele hotspot. *Journal of Fungi* **7** (8): 644.
- Bosch, J., Mora-Cabello de Alba, A., Marquínez, S., Price, S. J., Thumsová, B. y Bielby, J. (2021b). Long-Term monitoring of amphibian populations of a national park in northern Spain reveals negative persisting effects of *Ranavirus*, but not *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Frontiers in Veterinary Science* **8**: 645491.
- Briggs, C. J., Knapp, R. A. y Vredenburg, V. T. (2010). Enzootic and epizootic dynamics of the chytrid fungal pathogen of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107** (21): 9695-9700.
- Burrowes, P. A. y De la Riva, I. (2017). Detection of the amphibian chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* in museum specimens of Andean aquatic birds: implications for pathogen dispersal. *Journal of Wildlife Diseases* **53** (2): 349-355.
- Carey, C., Bruzgul, J. E., Livo, L. J., Walling, M. L., Kuehl, K. A., Dixon, B. F., Pessier, A. P., Alford, R. A. y Rogers, K. B. (2006). Experimental exposures of boreal toads (*Bufo boreas*) to a pathogenic chytrid fungus (*Batrachochytrium dendrobatidis*). *EcoHealth* **3** (1): 5-21.
- Casais, R., Larrinaga, A. R., Dalton, K. P., Lapido, P. D., Márquez, I., Bécares, E., Carter, E. D., Gray, M. J., Miller, D. L. y Balseiro, A. (2019). Water sports could contribute to the translocation of ranaviruses. *Scientific Reports* **9** (1): 2340.
- Cheng, T. L., Rovito, S. M., Wake, D. B. y Vredenburg, V. T. (2011). Coincident mass extirpation of neotropical amphibians with the emergence of the infectious fungal pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America* **108** (23): 9502-9507.
- Clare, F.C., Halder, J. B., Daniel, O., Bielby, J., Semenow, M. A., Jombart, T., Loyau, A., Schmeller, D. S., Cunningham, A. A., Rowcliffe, M., Garner, T. W. J., Bosch, J. y Fisher, M. C. (2016). Climate forcing of an emerging pathogenic fungus across a montane multi-host community. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **371** (1709): 20150454.

- Collins, J. P. (2010). Amphibian decline and extinction: what we know and what we need to learn. *Diseases of Aquatic Organisms* **92** (2-3): 93-99.
- Courtois, E. A., Loyau, A., Bourgoïn, M. y Schmeller, D. S. (2016). Initiation of *Batrachochytrium dendrobatidis* infection in the absence of physical contact with infected hosts – a field study in a high altitude lake. *Oikos* **126** (6): 843-851.
- Cruz, M. J. y Rebelo, R. (2005). Vulnerability of Southwest Iberian amphibians to an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*. *Amphibia-Reptilia* **26** (3): 293-303.
- Cruz, M. J., Pascoal, S., Tejedó, M. y Rebelo, R. (2006). Predation by an exotic crayfish, *Procambarus clarkii*, on Natterjack Toad, *Bufo calamita*, embryos: Its role on the exclusion of this amphibian from its breeding ponds. *Copeia* **2006** (2): 274-280.
- Cruz, M. J., Segurado, P., Sousa, M. y Rebelo, R. (2008). Collapse of the amphibian community of the Paul do Boquilobo Natural Reserve (central Portugal) after the arrival of the exotic American crayfish *Procambarus clarkii*. *Herpetological Journal* **18** (4): 197-204.
- Cullen, B. R., Owens, L. y Whittington, R. J. (1995). Experimental infection of Australian anurans (*Limnodynastes terraereginae* and *Litoria latopalmata*) with Bohle iridovirus. *Diseases of Aquatic Organisms* **23** (2): 83-92.
- Cunningham, A. A., Daszak, P. y Hyatt, A. D. (2001). Amphibia. En Woodford, M. H. (eds.) *Quarantine and Health Screening Protocols for Wildlife Prior to Translocation and Release into the Wild*. Office International des Epizooties (OIE), Care for the Wild International, IUCN - World Conservation Union and the European Association of Zoo and Wildlife Veterinarians, París. pp: 74-79.
- Daszak, P., Berger, L., Cunningham, A. A., Hyatt, A. D., Green, D. E. y Speare, R. (1999). Emerging infectious diseases and amphibian population declines. *Emerging Infectious Diseases* **5** (6): 735-748.
- Daversa, D. R., Manica, A., Bosch, J., Jolles, J. W. y Garner, T. W. J. (2018). Routine habitat switching alters the likelihood and persistence of infection with a pathogenic parasite. *Functional Ecology* **32** (5): 1262-1270.
- Davidson, E. W., Parris, M., Collins, J. P., Longcore, J. E., Pessier, A. P. y Brunner, J. (2003). Pathogenicity and transmission of chytridiomycosis in tiger salamanders (*Ambystoma tigrinum*). *Copeia* **2003** (3): 601-607.
- Dobson, A. P. y May, R. M. (1986). Disease and conservation. En Soulé, M. E. (eds.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates Inc., Sunderland (MA). pp: 345-365.
- EFSA Panel on Animal Health and Welfare (AHAW) et al. (2018). Risk of survival, establishment and spread of *Batrachochytrium salamandrivorans* (Bsal) in the EU. *EFSA Journal* **16** (4): 5259.
- Farrer, R. A., Weinert, L. A., Bielby, J., Garner, T. W. J., Balloux, F., Clare, F., Bosch, J., Cunningham, A. A., Weldon, C., du Preez, L. H., Anderson, L., Pond, S. L. K., Shahar-Golan, R., Henk, D. A. y Fisher, M. C. (2011). Multiple emergences of genetically diverse amphibian-infecting chytrids include a globalized hypervirulent recombinant lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **108** (46): 18732-18736.
- Fellers, G. M., Green, D. E. y Longcore, J. E. (2001). Oral chytridiomycosis in the mountain yellow-legged frog (*Rana muscosa*). *Copeia* **2001** (4): 945-953.
- Fisher, M. C. y Garner, T. W. J. (2007). The relationship between the emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the international trade in amphibians and introduced amphibian species. *Fungal Biology Reviews* **21** (1): 2-9.
- Fisher, M. C., Garner, T. W. J. y Walker, S. F. (2009). Global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis* and amphibian chytridiomycosis in space, time, and host. *Annual Review of Microbiology* **63** (1): 291-310.
- Fisher, M.C. y Garner, T. W. J. (2020). Chytrid fungi and global amphibian declines. *Nature Reviews Microbiology* **18** (6): 332-343.

- García-González, C. y García-Vázquez, E. (2010). The value of traditional troughs as freshwater shelters for amphibian diversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **21** (1): 74-81.
- García-González, C. y García-Vázquez, E. (2012). Urban ponds, neglected Noah's ark for amphibians. *Journal of Herpetology* **46** (4): 507-514.
- García-Muñoz, E., Gilbert, J. D., Parra, G. y Guerrero, F. (2010). Wetlands classification for amphibian conservation in Mediterranean landscapes. *Biodiversity and Conservation* **19** (3): 901-911.
- García-Ruíz, R., Ochoa, V., Viñeola, B., Hinojosa, M. B., Peña-Santiago, R., Liébanas, G., Linares, J. C. y Carreira, J. A. (2009). Soil enzymes, nematode community and selected physico-chemical properties as soil quality indicators in organic and conventional olive oil farming: influence of seasonality and site features. *Applied Soil Ecology* **41** (3): 305-314.
- Garmyn, A., Van Rooij, P., Pasmans, F., Hellebuyck, T., Van den Broeck, W., Haesebrouck, F. y Martel, A. (2012). Waterfowl: Potential environmental reservoirs of the chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis*. *PLoS ONE* **7** (4): 1-5.
- Garner, T. W. J., Rowcliffe, J. M. y Fisher, M. C. (2011). Climate change, chytridiomycosis or condition: an experimental test of amphibian survival. *Global Change Biology* **17** (2): 667-675.
- Garner, T. W. J., Schmidt, B. R., Martel, A., Pasmans, F., Muths, E., Cunningham, A. A., Weldon, C., Fisher, M. C. y Bosch, J. (2016). Mitigating amphibian chytridiomycoses in nature. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **371** (1709): 20160207.
- Godfray, H. C. J., Briggs, C. J., Barlow, N. D., O' Callaghan, M., Glare, T. R. y Jackson, T. A. (1999). A model of insect-pathogen dynamics in which a pathogenic bacterium can also reproduce saprophytically. *Proceedings of the Royal Society B* **266** (1416): 233-240.
- Goka, K., Yokoyama, J., Une, Y., Kuroki, T., Suzuki, K., Nakahara, M., Kobayashi, A., Inaba, S., Mizutani, T. y Hyatt, A. D. (2009). Amphibian chytridiomycosis in Japan: distribution, haplotypes and possible route of entry into Japan. *Molecular Ecology* **18** (23): 4757-4774.
- Gower, D. J., Doherty-Bone, T., Loader, S. P., Wilkinson, M., Kouete, M. T., Tapley, B., Orton, F., Daniel, O. Z., Wynne, F., Flach, E., Müller, H., Menegon, M., Stephen, I., Browne, R. K., Fisher, M. C., Cunningham, A. A. y Garner, T. W. J. (2013). *Batrachochytrium dendrobatidis* infection and lethal chytridiomycosis in caecilian amphibians (*Gymnophiona*). *EcoHealth* **10** (2): 173-183.
- Hagman, M. y Alford, R. (2015). Patterns of *Batrachochytrium dendrobatidis* transmission between tadpoles in a high-elevation rainforest stream in tropical Australia. *Diseases of Aquatic Organisms* **115** (3): 213-221.
- Hecnar, S. J. y M' Closkey, R. T. (1996). Regional dynamics and the status of amphibians. *Ecology* **77** (7): 2091-2097.
- Henle, K., Dick, D., Harpke, A., Kühn, I., Schweiger, O. y Settele, J. (2008). *Climate Change Impacts on European Amphibians and Reptiles*. Proceedings of the Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats, Standing Committee, 28th meeting, Strasbourg, France 24-27 November 2008.
- Hyatt, A. D., Parkes, H. y Zupanovic, Z. (1998). *Identification, characterisation and assessment of Venezuelan viruses for potential use as biological control agents against the cane toad (Bufo marinus) in Australia*. Report to the Australian Federal Government and Environment Australia. Australian Animal Health Laboratory. Geelong, Vic. Australia.
- IUCN (2021): <https://www.iucnredlist.org/resources/summary-statistics>. Consultado el 6/09/2021.
- James, T. Y., Litvintseva, A. P., Vilgalys, R., Morgan, J. A. T., Taylor, J. W., Fisher, M. C., Berger, L., Weldon, C., Du Preez, L. y Longcore, J. E. (2009). Rapid global expansion of the fungal disease chytridiomycosis into declining and healthy amphibian populations. *PLoS Pathogens* **5** (5): e1000458.
- Johnson, M. L. y Speare, R. (2003). Survival of *Batrachochytrium dendrobatidis* in water: quarantine and disease control implications. *Emerging Infectious Diseases* **9** (8): 922-925.

- Johnson, A. J., Pessier, A. P., Wellehan, J. F. X., Childress, A., Norton, T. M., Stedman, N. L., Bloom, D. C., Belzer, W., Titus, V. R., Wagner, R., Brooks, J. W., Spratt, J. y Jacobson, E. R. (2008). Ranavirus infection of free-ranging and captive box turtles and tortoises in the United States. *Journal of Wildlife Diseases* **44** (4): 851-863.
- Kilburn, V., Ibañez, R. y Green, D. (2011). Reptiles as potential vectors and hosts of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in Panama. *Diseases of Aquatic Organisms* **97** (2): 127-134.
- Kilpatrick, A. M., Briggs, C. J. y Daszak, P. (2010). The ecology and impact of chytridiomycosis: an emerging disease of amphibians. *Trends in Ecology & Evolution* **25** (2): 109-118.
- Knapp, R. A. y Morgan, J. A. T. (2006). Tadpole mouthpart depigmentation as an accurate indicator of chytridiomycosis, an emerging disease of amphibians. *Copeia*, **2006** (2): 188-197.
- Kruger, K. M., Pereoglou, F. y Hero, J. M. (2007). Latitudinal variation in the prevalence and intensity of chytrid (*Batrachochytrium dendrobatidis*) infection in Eastern Australia. *Conservation Biology* **21** (5): 1280-1290.
- Kruger, K. M. y Hero, J. M. (2007a). The chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* is non-randomly distributed across amphibian breeding habitats. *Diversity and Distributions* **13** (6): 781-788.
- Kruger, K. M. y Hero, J. M. (2007b). Large-scale seasonal variation in the prevalence and severity of chytridiomycosis. *Journal of Zoology* **271** (3): 352-359.
- Kruger, K. M. y Hero, J. M. (2008). Altitudinal distribution of chytrid (*Batrachochytrium dendrobatidis*) infection in subtropical Australian frogs. *Austral Ecology* **33** (8): 1022-1032.
- Laking, A. E., Ngo, H. N., Pasmans, F., Martel, A. y Nguyen, T. T. (2017). *Batrachochytrium salamandrivorans* is the predominant chytrid fungus in Vietnamese salamanders. *Scientific Reports* **7** (1): 44443.
- Lambert, M. R. K. (1997). Environmental effects of heavy spillage from a destroyed pesticide store near Hargeisa (Somaliland) assessed during the dry season, using reptiles and amphibians as bioindicators. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* **32** (1): 80-93.
- Lips, K. R. (1998). Decline of a tropical montane amphibian fauna. *Conservation Biology* **12** (1): 106-117.
- Lips, K. R., Brem, F., Brenes, R., Reeve, J. D., Alford, R. A., Voyles, J., Carey, C., Livo, Lauren., Pessier, A. P. y Collins, J. P. (2006). Emerging infectious disease and the loss of biodiversity in a Neotropical amphibian community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103** (9): 3165-3170.
- Longcore, J. E., Pessier, A. P. y Nichols, D. K. (1999). *Batrachochytrium dendrobatidis* gen. et sp. nov., a chytrid pathogenic to amphibians. *Mycologia* **91** (2): 219-227.
- Marantelli, G., Berger, L., Speare, R. y Keegan, L. (2004). Distribution of the chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* and keratin during tadpole development. *Pacific Conservation Biology* **10** (2): 173-179.
- Martel, A., Spitzen-van der Sluijs, A., Blooi, M., Bert, W., Ducatelle, R., Fisher, M. C. y Pasmans, F. (2013). *Batrachochytrium salamandrivorans* sp. nov. causes lethal chytridiomycosis in amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110** (38): 15325-15329.
- Martel, A., Blooi, M., Adriaensen, C., Van Rooij, P., Beukema, W., Fisher, M. C., Farrer, R. A. et al. (2014). Recent introduction of a chytrid fungus endangers Western Palearctic salamanders. *Science* **346** (6209): 630-631.
- Martel, A., Vila-Escale, M., Guiberteau, D. F., Silvestre, A. M., Canessa, S., Van Praet, S., Pannon, P., Chiers, K., Ferran, A., Kelly, M., Picart, M., Piulats, D., Li, Z., Pagone, V., Pérez-Sorribes, L., Molina, C., Tarragó-Guarro, A., Velarde-Nieto, R., Carbonell, F., Obon, E., Martínez-Martínez, D., Guinart, D., Casanovas, R., Carranza, S. y Pasmans, F. (2020). Integral chain management of wildlife diseases. *Conservation Letters* **13** (2): e12707.
- Martínez-Abraín, A. y Galán, P. (2018). A test of the substitution-habitat hypothesis in amphibian. *Conservation Biology* **32** (3): 725-730.

- Mayol, J. (1997). Biogeografía de los anfibios y reptiles de las Islas Baleares. En Pleguezuelos, J. M. (eds.) *Distribución y Biogeografía de los Anfibios y Reptiles en España y Portugal*. Asociación Herpetológica Española y Universidad de Granada, Granada. pp: 371-379.
- McDonald, K. R., Méndez, D., Müller, R., Freeman, A. B. y Speare, R. (2005). Decline in the prevalence of chytridiomycosis in frog populations in North Queensland, Australia. *Pacific Conservation Biology* **11** (2): 114-120.
- McMahon, T. A., Brannelly, L. A., Chatfield, M. W. H., Johnson, P. T. J., Joseph, M. B., McKenzie, V. J., Richards-Zawacki, C. L., Venesky, M. D. y Rohr, J. B. (2013). Chytrid fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* has nonamphibian hosts and releases chemicals that cause pathology in the absence of infection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **110** (1): 210-215.
- Mendelson, J. R., Lips, K. R., Gagliardo, R. W. et al. (2006). Confronting amphibian declines and extinctions. *Science* **313** (5783): 48.
- Moody, N. J. C. y Owens, L. (1994). Experimental demonstration of the pathogenicity of a frog virus, Bohle iridovirus, for a fish species, barramundi *Lates calcarifer*. *Diseases of Aquatic Organisms* **18** (2): 95-102.
- Morehouse, E. A., James, T. Y., Ganley, A. R. D., Vilgalys, R., Berger, L., Murphy, P. J. y Longcore, J. E. (2003). Multilocus sequence typing suggests the chytrid pathogen of amphibians is a recently emerged clone. *Molecular Ecology* **12** (2): 395-403.
- Morgan, J. A. T., Vredenburg, V. T., Rachowicz, L. J., Knapp, R. A., Stice, M. J., Tunstall, T., Bingham, R. E., Parker, J. M., Longcore, J. E., Moritz, C., Briggs, C. J. y Taylor, J. W. (2007). Population genetics of the frog-killing fungus *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104** (34): 13845-13850.
- Muths, E., Pilliod, D. S. y Livo, L. J. (2008). Distribution and environmental limitations of an amphibian pathogen in the Rocky Mountains, USA. *Biological Conservation* **141** (6): 1484-1492.
- Nguyen, T. T., Nguyen, T. V., Ziegler, T., Pasmans, F. y Martel, A. (2017). Trade in wild anurans vectors the urodelan pathogen *Batrachochytrium salamandrivorans* into Europe. *Amphibia-Reptilia* **38** (4): 554-556.
- Nichols, D. K., Lamirande, E. W., Pessier, A. P. y Longcore, J. E. (2001). Experimental transmission of cutaneous chytridiomycosis in dendrobatid frogs. *Journal of Wildlife Diseases* **37** (1): 1-11.
- North, S. y Alford, R. A. (2008). Infection intensity and sampling locality affect *Batrachochytrium dendrobatidis* distribution among body regions on green-eyed tree frogs *Litoria genimaculata*. *Diseases of Aquatic Organisms* **81** (3): 177-188.
- Olson, D. H., Aanensen, D. M., Ronnenberg, K. L., Powell, C. I., Walker, S. F., Bielby, J. y Fisher, M. C. (2013). Mapping the global emergence of *Batrachochytrium dendrobatidis*, the amphibian chytrid fungus. *PLoS ONE* **8** (2): e56802.
- Oosterbroek, P. y Arntzen, J. W. (1992). Area cladograms of circummediterranean taxa in relation to Mediterranean palaeogeography. *Journal of Biogeography* **19** (1): 3-20.
- Orizaola, G. y Braña, F. (2006). Effect of salmonid introduction and other environmental characteristics on amphibian distribution and abundance in mountain lakes of northern Spain. *Animal Conservation* **9** (2): 171-178.
- Ortiz-Santaliestra, M. E., Marco, A. y Lizana, M. (2005). Sensitivity and behavior of the Iberian newt, *Triturus boscai*, under terrestrial exposure to ammonium nitrate. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* **75** (4): 662-669.
- Ortiz-Santaliestra, M. E., Marco, A., Fernández, M. J. y Lizana, M. (2006). Influence of developmental stage on sensitivity to ammonium nitrate of aquatic stages of amphibians. *Environmental Toxicology and Chemistry* **25** (1): 105-111.
- Ortiz-Santaliestra, M. E., Fisher, M.C., Fernández-Baskoetxea, S., Fernández-Benítez, M. J. y Bosch, J. (2011). Ambient ultraviolet B radiation and prevalence of infection by

- Batrachochytrium dendrobatidis* in two amphibian species. *Conservation Biology* **25** (5): 975-982.
- Ouellet, M., Mikaelian, I., Pauli, B. D., Rodríguez, J. y Green, D. M. (2005). Historical evidence of widespread chytrid infection in North American amphibian populations. *Conservation Biology* **19** (5): 1431-1440.
- Pasmans, F., Bogaerts, S., Braeckman, J., Cunningham, A. A., Hellebuyck, T., Griffiths, R. A., Sparreboom, M., Shcmidt, B. R. y Martel, A. (2017). Future of keeping pet reptiles amphibians: towards integrating animal welfare, human health and environmental sustainability. *Veterinary Record* **181** (17): 450.
- Pearl, C. A., Bull, E. L., Green, D. E., Bowerman, J., Adams, M. J., Hyatt, A. y Wente, W. (2007). Occurrence of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the Pacific Northwest. *Journal of Herpetology* **41** (1): 145-149.
- Pereira, P. L. L., Torres, A. M. C., Soares, D. F. M., Hijosa-Valsero, M. y Bécares, E. (2013). Chytridiomycosis: a global threat to amphibians. *Revue Scientifique et Technique (International Office of Epizootics)* **32** (3): 857-867.
- Pessier, A. P., Nichols, D. K., Longcore, J. E. y Fuller, M. S. (1999). Cutaneous chytridiomycosis in poison dart frogs (*Dendrobates* spp.) and White's tree frogs (*Litoria caerulea*). *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation* **11** (2): 194-199.
- Pessier, A. P. (2002). An overview of amphibian skin disease. *Seminars in Avian and Exotic Pet Medicine* **11** (3): 162-174.
- Piotrowski, J. S., Annis, S. L. y Longcore, J. E. (2004). Physiology of *Batrachochytrium dendrobatidis*, a chytrid pathogen of amphibians. *Mycologia* **96** (1): 9-15.
- Price, S. J., Garner, T. W. J., Nichols, R. A., Balloux, F., Ayres, C., Mora-Cabello de Alba, A. y Bosch, J. (2014). Collapse of amphibian communities due to an introduced Ranavirus. *Current Biology* **24** (21): 2586-2591.
- Price, S. J., Ariel, E., Maclaine, A., Rosa, G. M., Gray, M. J., Brunner, J. L. y Garner, T. W. J. (2017). From fish to frogs and beyond: impact and host range of emergent ranaviruses. *Virology* **511**: 272-279.
- Rachowicz, L. J. y Vredenburg, V. T. (2004). Transmission of *Batrachochytrium dendrobatidis* within and between amphibian life stages. *Diseases of Aquatic Organisms* **61** (1-2): 75-83.
- Rachowicz, L. J., Hero, J. M., Alford, R. A., Taylor, J. W., Morgan, J. A. T., Vredenburg, V. T., Collins, J. P. y Briggs, C. J. (2005). The novel and endemic pathogen hypothesis: competing explanations for the origin of emerging infectious diseases of wildlife. *Conservation Biology* **19** (5): 1441-1448.
- Rachowicz, L. J., Knapp, R. A., Morgan, J. A. T., Stice, M. J., Vredenburg, V. T., Parker, J. M. y Briggs, C. (2006). Emerging infectious disease as a proximate cause of amphibian mass mortality. *Ecology* **87** (7): 1671-1683.
- Raffel, T. R., Halstead, N. T., McMahon, T. A., Davis, A. K. y Rohr, J. R. (2015). Temperature variability and moisture synergistically interact to exacerbate an epizootic disease. *Proceedings of the Royal Society B* **282** (1801): 20142039.
- Retallick, R. W. R., McCallum, H. y Speare, R. (2004). Endemic infection of the amphibian chytrid fungus in a frog community post-decline. *PLoS Biology* **2** (11): 1965-1971.
- Retallick, R. W. R. y Meira, V. (2007). Strain differences in the amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* and non-permanent, sub-lethal effects of infection. *Diseases of Aquatic Organisms* **75** (3): 201-207.
- Rohr, J. R., Raffel, T. R., Halstead, N. T., McMahon, T. A., Johnson, S. A., Boughton, R. K. y Martin, L. B. (2013). Early-life exposure to a herbicide has enduring effects on pathogen-induced mortality. *Proceedings of the Royal Society B* **280** (1772): 20131502.
- Rollins-Smith, L. A. y Conlon, J. M. (2005). Antimicrobial peptide defenses against chytridiomycosis, an emerging infectious disease of amphibian populations. *Developmental & Comparative Immunology* **29** (7): 589-598.

- Rollins-Smith, L. A., Ramsey, J. P., Pask, J. D., Laura, K., Reinert, L. K. y Woodhams, D. C. (2011). Amphibian immune defenses against chytridiomycosis: impacts of changing environments. *Integrative and Comparative Biology* **51** (4): 552-562.
- Ron, S. R. (2005). Predicting the distribution of the amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the New World. *Biotropica* **37** (2): 209-221.
- Rosa, G. M., Anza, I., Moreira, P. L., Conde, J., Martins, F., Fisher, M. C. y Bosch, J. (2012). Evidence of chytrid-mediated population declines in common midwife toad in Serra da Estrela, Portugal. *Animal Conservation* **16** (3): 306-315.
- Rosenblum, E. B., Poorten, T. J., Settles, M., Murdoch, G. K., Robert, J., Maddox, N. y Eisen, M. B. (2009). Genome-wide transcriptional response of *Silurana (Xenopus) tropicalis* to infection with the deadly chytrid fungus. *PLoS ONE* **4** (8): e6494.
- Rowland, F. E., Rawlings, M. B. y Semlitsch, R. D. (2017). Joint effects of resources and amphibians on pond ecosystems. *Oecologia* **183** (1): 237-247.
- Rowley, J. J. L., Alford, R. A. y Skerratt, L. F. (2006). The amphibian chytrid *Batrachochytrium dendrobatidis* occurs on freshwater shrimp in rain forest streams in Northern Queensland, Australia. *EcoHealth* **3** (1): 49-52.
- Salvador, A., Pleguezuelos, J. M. y Reques, R. (2021). *Guía de los anfibios y reptiles de España*. Asociación Herpetológica Española, Madrid.
- Scherer, R. D., Muths, E., Noon, B. R. y Corn, P. S. (2005). An evaluation of weather and disease as causes of decline in two populations of boreal toads. *Ecological Applications* **15** (6): 2150-2160.
- Schloegel, L. M., Toledo, L. F., Longcore, J. E., Greenspan, S. E., Vieira, C. A., Lee, M., Zhao, S., Wangen, C., Ferreira, C. M., Hipolito, M., Davies, A. J., Cuomo, C. A., Daszak, P. y James, T. Y. (2012). Novel, panzootic and hybrid genotypes of amphibian chytridiomycosis associated with the bullfrog trade. *Molecular Ecology* **21** (21): 5162-5177.
- Semlitsch, R. D., O'Donnell, K. M. y Thompson III, F. R. (2014). Abundance, biomass production, nutrient content, and the possible role of terrestrial salamanders in Missouri Ozark forest ecosystems. *Canadian Journal of Zoology* **92** (12): 997-1004.
- Sette, C. M., Vredenburg, V. T. y Zink, A. G. (2015). Reconstructing historical and contemporary disease dynamics: A case study using the California slender salamander. *Biological Conservation* **192**: 20-29.
- Skerratt, L. F., Berger, L., Speare, R., Cashins, S., McDonald, K. R., Phillott, A., Hines, H. y Kenyon, N. (2007). Spread of chytridiomycosis has caused the rapid global decline and extinction of frogs. *EcoHealth* **4** (125): 125-134.
- Smith, M. J., Telfer, S., Kallio, E. R., Burthe, S., Cook, A. R. y Lambin, X. (2009). Host-pathogen time series data in wildlife support a transmission function between density and frequency dependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106** (19): 7905-7909.
- Spitzen, A., Martel, A., Wombwell, E., Van Rooij, P., Zollinger, R., Woeltjes, T., Rendle, M., Haesebrouck, F. y Pasmans, F. (2011). Clinically healthy amphibians in captive collections and at pet fairs: a reservoir of *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Amphibia-Reptilia* **32** (3): 419-423.
- Stegen, G., Pasmans, F., Schmidt, B. R., Rouffaer, L. O., Van Praet, S., Schaub, M., Canessa, S., Laudelout, A., Kinet, T., Adriaensen, C., Haesebrouck, F., Bert, W., Bossuyt, F. y Martel, A. (2017). Drivers of salamander extirpation mediated by *Batrachochytrium salamandrivorans*. *Nature* **544** (7650): 353-356.
- Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S., Fischman, D. L. y Waller, R. W. (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* **306** (5702): 1783-1786.
- Tennessen, J. A., Woodhams, D. C., Chaurand, P., Reinert, L. K., Billheimer, D., Shyr, Y., Caprioli, R. M., Blouin, M. S. y Rollins-Smith, L. A. (2009). Variations in expressed antimicrobial peptide repertoire of northern leopard frog (*Rana pipiens*) populations suggest intraspecies

- differences in resistance to pathogens. *Developmental & Comparative Immunology* **33** (12): 1247-1257.
- Thumsová, B., Bosch, J. y Silvestre, A. M. (2021). Incidence of emerging pathogens in the legal and illegal amphibian trade in Spain. *Herpetology Notes* **14**: 777-784.
- Van Rooij, P., Pasmans, F., Coen, Y. y Martel, A. (2017). Efficacy of chemical disinfectants for the containment of the salamander chytrid fungus *Batrachochytrium salamandrivorans*. *PLoS ONE* **12** (10): e0186269.
- Vargas, J. M., Real, R. y Guerrero, J. C. (1998). Biogeographical regions of the Iberian Peninsula based on freshwater fish and amphibian distributions. *Ecography* **21** (4): 371-382.
- Voyles, J., Young, S., Berger, L., Campbell, C., Voyles, W. F., Dinudom, A., Cook, D., Webb, R., Alford, R. A., Skerratt, L. F. y Speare, R. (2009). Pathogenesis of chytridiomycosis, a cause of catastrophic amphibian declines. *Science* **326** (5952): 582-585.
- Voyles, J., Rosenblum, E. B. y Berger, L. (2011). Interactions between *Batrachochytrium dendrobatidis* and its amphibian hosts: a review of pathogenesis and immunity. *Microbes and Infection* **13** (1): 25-32.
- Voyles, J., Johnson, L. R., Briggs, C. J., Cashins, S. D., Alford, R. A., Berger, L., Skerratt, L. F., Speare, R. y Rosenblum, E. B. (2012). Temperature alters reproductive life history patterns in *Batrachochytrium dendrobatidis*, a lethal pathogen associated with the global loss of amphibians. *Ecology and Evolution* **2** (9): 2241-2249.
- Walker, S. F., Bosch, J., James, T. Y., Litvinseva, A. P., Valls, J. A. O., Piña, S., García, G., Rosa, G. A., Cunningham, A. A., Hole, S., Griffiths, R. y Fisher, M. C. (2008). Invasive pathogens threaten species recovery programs. *Current Biology* **18** (8): 853-854.
- Walker, S. F., Bosch, J., Gómez, V., Garner, T. W. J., Cunningham, A. A., Schmeller, D. S., Ninyerola, M., Henk, D. A., Ginestet, C., Arthur, C. P. y Fisher, M. C. (2010). Factors driving pathogenicity vs. prevalence of amphibian panzootic chytridiomycosis in Iberia. *Ecology Letters* **13** (3): 372-382.
- Welsh, H. H. y Ollivier, L. M. (1998). Stream amphibians as indicators of ecosystem stress: A case study from California's redwoods. *Ecological Applications* **8** (4): 1118-1132.
- Whittington, R. J., Kearns, C., Hyatt, A. D., Hengstberger, S. y Rutzou, T. (1996). Spread of epizootic haematopoietic necrosis virus (EHNV) in redfin perch (*Perca fluviatilis*) in Southern Australia. *Australian Veterinary Journal* **73** (3): 112-114.
- Woodhams, D. C., Alford, R. A. y Marantelli, G. (2003). Emerging diseases of amphibians cured by elevated body temperature. *Diseases of Aquatic Organisms* **55** (1): 65-67.
- Woodhams, D. C. y Alford, R. A. (2005). Ecology of chytridiomycosis in rainforest stream frog assemblages of tropical Queensland. *Conservation Biology* **19** (5): 1449-1459.
- Woodhams, D. C., Voyles, J., Lips, K. R., Carey, C. y Rollins-Smith, L. A. (2006a). Predicted disease susceptibility in Panamanian amphibian assemblage based on skin peptide defences. *Journal of Wildlife Diseases* **42** (2): 207-218.
- Woodhams, D. C., Rollins-Smith, L. A., Carey, C., Reinert, L., Tyler, M. J. y Alford, R. A. (2006b). Population trends associated with skin peptide defenses against chytridiomycosis in Australian frogs. *Oecologia* **146** (4): 531-540.
- Woodhams, D. C., Ardipradja, K., Alford, R. A., Marantelli, G., Reinert, L. K. y Rollins-Smith, L. A. (2007). Resistance to chytridiomycosis varies among amphibian species and is correlated with skin peptide defenses. *Animal Conservation* **10** (4): 409-417.
- Woodhams, D. C., Alford, R. A., Briggs, C. J., Johnson, M. y Rollins-Smith, L. A. (2008). Life-history trade-offs influence diseases in changing climates: strategies of an amphibian pathogen. *Ecology* **89** (6): 1627-1639.
- Yap, T. A., Nguyen, N. T., Serr, M., Shepack, A. y Vredenburg, V. T. (2017). *Batrachochytrium salamandrivorans* and the risk of a second amphibian pandemic. *EcoHealth* **14** (4): 851-864.
- Zupanovic, Z., Musso, C., Lopez, G., Louriero, C. L., Hyatt, A. D. y Hengstberger, S. (1998). Isolation and characterization of iridoviruses from the giant toad *Bufo marinus* in Venezuela. *Diseases of Aquatic Organisms* **33** (1): 1-9.