

# BIOGEOGRAFÍA DE LA ENFERMEDAD POR EL VIRUS DEL ÉBOLA

## *Biogeography of the Ebola-virus disease*

por JESÚS OLIVERO

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL, FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD DE MÁLAGA

JESUSOLIVERO@UMA.ES

*Palabras clave:* deforestación, enfermedad hemorrágica por el virus del Ébola, mapas predictivos, murciélagos de la fruta, prevención, zoonosis.

*Keywords:* Ebola haemorrhagic fever, forest loss, fruit bats, predictive maps, prevention, zoonosis.

Enviado: 12/11/2019

Aceptado: 23/02/2020

Prevenir es la forma más poderosa de gestionar la aparición de brotes de una enfermedad infecciosa pues permite, por un lado, evitar daños en la población humana, y por otro minimizar los esfuerzos necesarios para combatir la enfermedad una vez que ésta ha aparecido. La prevención implica disponer medios en áreas de riesgo, planificar campañas de vacunación y asesorar a los viajeros, para lo cual es extremadamente útil disponer de mapas predictivos capaces de localizar puntos calientes, o áreas en las que el riesgo de enfermedad es mayor que lo habitual. En el caso de la fiebre hemorrágica causada por el virus del Ébola, la implicación de factores basados en la fauna, el bosque y la meteorología, que podrían favorecer el riesgo de aparición de nuevos casos, abre las puertas a la producción de este tipo de mapas. El grupo de Biogeografía, Diversidad y Conservación de la Universidad de Málaga, desde el Departamento de Biología Animal, está liderando estudios que conducen al desarrollo de mapas predictivos enfocados en el virus del Ébola. Por un lado, delimitar las áreas favorables para la presencia del virus en la naturaleza ha proporcionado el contexto geográfico para la posibilidad de transmisión del virus desde la fauna, así como un listado de especies de mamíferos cuyo potencial para albergarlo debería ser investigado. En las áreas que rodean los bosques tropicales lluviosos de África central y occidental, puede inferirse un periodo de dos años de riesgo alto de transmisión en lugares donde el bosque denso ha experimentado talas recientes. Uno de los factores que podría explicar este vínculo entre la transmisión del virus del Ébola al ser humano y la deforestación es la atracción que experimentan las poblaciones de algunas especies de murciélagos de la fruta (familia Pteropodidae, principal sospechosa de ser reservorio del virus) hacia zonas de la selva que han sido dedicadas a otros usos. Los resultados obtenidos hasta el momento, combinados con estudios en curso sobre la influencia de las condiciones atmosféricas en el riesgo de enfermedad, pueden constituir la base para el desarrollo de herramientas que permitan predecir dónde y cuándo será mayor, en el corto y medio plazo, el riesgo de nuevos casos de transmisión del virus del Ébola a la población humana desde el medio natural.

*Prevention is the most powerful approach for managing the emergence of infectious Diseases. It allows, on the one hand, avoiding damages in human populations, and on the other hand minimizing the efforts needed for fighting disease once it has occurred. Prevention involves providing means for fight in risk areas, planning vaccination campaigns and assessing travelers, for which having predictive maps able to locate hotspots (i.e. areas where the risk of disease is higher than usual) is extremely helpful. In the case of the Ebola-virus disease, the involvement of factors based on the fauna, the forest and the meteorology, which could favour the risk of occurrence of new cases, opens opportunities to developing this kind of maps. The team of Biogeography, Diversity and Conservation of the University of Malaga, in the Animal Biology Department, is currently leading research for the production of predictive maps focused on the Ebola-virus disease. The delimitation of favourable areas for the presence of the virus in the wild has already provided a geographical context for virus transmissions from the fauna, as well as a list of mammal species whose potential for hosting the virus should be investigated. In the areas surrounding the tropical rainforests of central and western Africa, a two-year long high-transmission-risk period in locations where dense forests have been lost can be inferred. One of the factors that could explain this link between Ebola-virus transmission to humans and forest loss is the attraction experienced by some fruit-bat species (family Pteropodidae, main suspect of being the virus reservoir in the wild) toward areas in which forests have given place to other land uses. The results achieved up to now, combined to ongoing studies on how atmosphere oscillations impact*

*on the risk of disease, could constitute the basis for developing tools that allow predicting where and when, in both the short and the medium terms, there will be increased risk of Ebola-virus transmission to humans from wildlife.*

## Biogeografía al servicio de la salud humana

Mapear las zonas de alto riesgo de aparición de casos de enfermedad infecciosa permite que los responsables de la toma de decisiones, en materia de salud, puedan determinar las ventajas y desventajas de las distintas estrategias de acción disponibles. Dichas estrategias son variadas y aplicables a múltiples escalas, desde intervenir con campañas de vacunación a escala nacional, hasta aconsejar a individuos concretos sobre la pertinencia o no de vacunarse o aplicar profilaxis antes de viajar. El mapeado de las enfermedades proporciona inferencias importantes desde el punto de vista operativo que permiten simplificar protocolos de acción al dirigirlos hacia puntos calientes de la geografía<sup>[1]</sup>. Como en un incendio, localizar los focos de origen de la emergencia facilita la comprensión de cuál puede ser su progresión espacial, y establecer así protocolos para evitar su generalización minimizando esfuerzos.

Sin embargo, la geografía de los patógenos y de las enfermedades humanas ha sido ignorada hasta tiempos recientes, si se compara con la atención prestada a la distribución de la fauna de vertebrados. El cartografiado más básico de las zonas de riesgo para la salud lo constituye la representación de registros que evidencian la detección de casos en unas coordenadas determinadas en el tiempo y en el espacio (Figura 1A). En un grado mayor de elaboración, las campañas de prospección de la prevalencia de infecciones en la población humana aportan medidas cuantitativas que permiten cartografiar su grado de implantación. Sin embargo, a menudo los datos disponibles son escasos, y resulta imposible realizar seguimientos continuados sobre el terreno que permitan una detección rápida y certera<sup>[2]</sup>. Aun así, si los registros que se consiguen incluyen una representación completa del rango ambiental (en términos biológicos y socio-económicos) en que la enfermedad se puede manifestar, se pueden desarrollar modelos de distribución extrapolables que completen la percepción de cuáles son las áreas de riesgo, más allá de las zonas prospectadas<sup>[3]</sup>. Por ello, en las últimas décadas se están dedicando esfuerzos a desarrollar modelos empíricos a partir de las observaciones disponibles<sup>[2,4]</sup>, del mismo modo que se hace para determinar la distribución potencial de una especie animal o vegetal. Este tipo de modelos se ha aplicado con éxito al análisis de la distribución

de animales que son vectores o reservorios de patógenos de relevancia sanitaria<sup>[5,6]</sup>, y permite mapear patrones temporales y espaciales de aparición de la enfermedad a partir del abanico de factores que podrían determinar su ocurrencia. Sería deseable que, en último término, condujera también a la predicción de cuándo y dónde las condiciones ambientales podrían favorecer la emergencia de nuevos brotes en el futuro<sup>[7]</sup>.

Tanto la diversidad de patógenos como sus patrones de distribución están explicados, en gran medida, por el número y la composición de aves y mamíferos de una región<sup>[8,9]</sup>. El hecho de que la distribución mundial de los patógenos, y por extensión de las enfermedades infecciosas, esté condicionada por factores ecológicos<sup>[10]</sup> permite la aplicación directa de la biogeografía (ciencia que se encarga del estudio de la distribución de los seres vivos en espacio y el tiempo) a la comprensión de los fenómenos que influyen sobre la distribución de las enfermedades. Recientemente, el grupo de Biogeografía, Diversidad y Conservación de la Universidad de Málaga, desde el Departamento de Biología Animal, ha participado en la publicación de una revisión que enfatiza la necesidad de poner los recursos teóricos y metodológicos de la biogeografía al servicio de la investigación y la gestión de las enfermedades infecciosas, aproximación conocida como «patogeografía»<sup>[11]</sup>.

## Primeras aproximaciones a la patogeografía del virus del Ébola

La construcción de modelos de distribución del riesgo de enfermedad aporta una contribución más relevante, si cabe, en los casos de enfermedades emergentes (por tanto, poco conocidas) o que se desarrollan en partes relativamente inaccesibles de la geografía mundial. Este es el caso de la fiebre hemorrágica causada por el virus del Ébola, enfermedad especialmente grave y con bases geográficas complejas, con síntomas en los seres humanos que, con elevada frecuencia, acaban causando la muerte. Su agente patógeno, el género *Ebolavirus* perteneciente a la familia Filoviridae<sup>[12]</sup>, fue detectado en Sudán por primera vez en 1976<sup>[13]</sup>, y desde entonces se han registrado más de 13 000 víctimas mortales humanas

en África central y occidental<sup>1</sup>. La enfermedad se transmite entre personas, pero los brotes iniciales de cada epidemia (denominados *casos 0*) se producen mediante contagio a partir de un animal silvestre; es decir, se trata de una zoonosis. Sin embargo, y a pesar del avanzado estado del conocimiento existente sobre el virus del Ébola, siguen siendo desconocidas las especies que actúan como reservorios, es decir, aquellas que lo albergan en su organismo, manteniéndolo sin experimentar síntomas de enfermedad; así como qué factores conducen a la propagación del virus hacia especies vulnerables como el ser humano. El papel de los murciélagos como reservorios de virus patógenos en general es conocido<sup>[15]</sup>, si bien su vinculación con el virus del Ébola aún no ha sido demostrada de forma concluyente<sup>[16]</sup> (al no haberse aislado éste de ningún quiróptero). Además, el virus del Ébola se ha transmitido al ser humano desde otros grupos de mamíferos<sup>[17]</sup>.

La biogeografía ha contribuido ya al conocimiento existente sobre la enfermedad por el virus del Ébola, por ejemplo a través de análisis espaciales enfocados en su historia y ecología<sup>[18]</sup>; de aproximaciones filogeográficas en la fase epidemiológica de la infección<sup>[19]</sup>; del estudio espacial de la prevalencia serológica en los murciélagos<sup>[20]</sup>; y con modelos de distribución del virus, algunos de los cuales son ya clásicos en el mapeado de enfermedades<sup>[21,22]</sup>. De hecho, el primer paso para determinar la probabilidad de que la epidemia tenga lugar debería ser delimitar cuál es el área de distribución potencial del virus del Ébola<sup>[11]</sup>. Los modelos iniciales, sin embargo, no consideraron cómo las especies implicadas en el ciclo zoonótico, necesarias para sostener la presencia del virus en la naturaleza, contribuyen a dicha probabilidad<sup>[21]</sup>; y modelos posteriores han asumido tan sólo la influencia potencial (y sólo presumible) de los murciélagos<sup>[22]</sup>.

Desde 2014, el grupo de Biogeografía, Diversidad y Conservación de la Universidad de Málaga ha liderado una línea de investigación, en asociación con otras instituciones (fundamentalmente el Center for International Forestry Research o CIFOR, y la Manchester Metropolitan University) para contribuir a la comprensión de los factores que podrían determinar la presencia del virus del Ébola en la naturaleza, así como de los que favorecen que el patógeno sea transmitido a las poblaciones humanas causando la enfermedad. Dicha investigación se ha plasmado ya en tres artículos científicos<sup>[23,24,25]</sup>. Con respecto a estudios anteriores, estas investigaciones aportan una mejor comprensión de los factores ambientales que

afectan a la distribución de la fiebre hemorrágica por el virus del Ébola, proporcionando las bases para una representación cartográfica, actualizable de forma periódica, de las áreas con riesgo de aparición de la enfermedad.

## Mapeo de la distribución potencial del virus del Ébola, de acuerdo con factores ambientales y zoogeográficos

Definir el contexto biogeográfico del virus del Ébola es crucial para delimitar el contexto espacial de posteriores estudios sobre los factores de riesgo de aparición de la enfermedad. La investigación realizada en la Universidad de Málaga ha delimitado la distribución potencial del virus del Ébola en África, y ha demostrado que la biogeografía de los mamíferos contribuye a explicar significativamente esta distribución, junto con factores macroecológicos como el clima (concretamente la existencia de un estrecho rango anual de temperaturas) y la vegetación (de forma específica, la presencia de el bosque tropical lluvioso)<sup>[23]</sup>. El modelo apunta a un total de 17 países con condiciones altamente favorables a la presencia del virus, y otros cuatro con áreas de favorabilidad intermedia pero no desdeñable (Figura 1B). Este modelo, comparado con los que ya existían<sup>[21,22]</sup>, afianza la percepción de un alto riesgo en los países subsaharianos de África occidental, donde tuvo lugar el episodio más mortífero registrado en la historia de la enfermedad en África<sup>[26]</sup>; y añade a la lista de países en riesgo algunos que, hasta el día de hoy, no han experimentado *casos 0* (como Guinea Ecuatorial, Burundi, Ruanda y Kenia). También desde la perspectiva espacial, se detecta que la zona de favorabilidad muy alta, fuertemente ligada al núcleo de las selvas lluviosas, engloba la práctica totalidad de casos en los que la enfermedad se ha detectado paralelamente en humanos y en otros mamíferos como los duikeros, los gorilas y los chimpancés (sobre todo en Gabón y la República del Congo). En cambio, este paralelismo no se observa en las zonas de favorabilidad intermedia, ubicadas en las regiones marginales del dominio del bosque tropical lluvioso (con casos en Guinea, Sudán, Uganda y la República Democrática del Congo), donde la población humana es más abundante. Por otra parte, se deriva del estudio una lista de 64 especies de mamíferos cuyas distribuciones contribuyen a definir el modelo de distribución del virus del Ébola, y que podrían servir como guía para

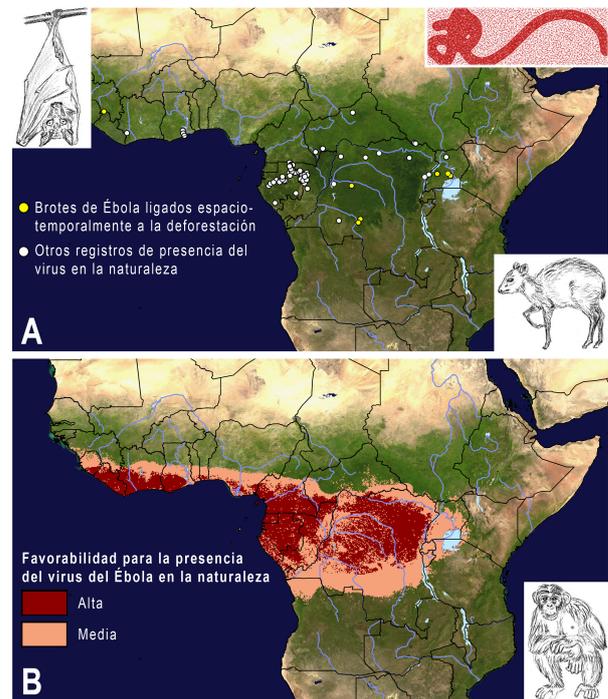
<sup>1</sup>Center for Disease Prevention and Control. Outbreaks chronology: Ebola virus disease. <https://www.cdc.gov/vhf/ebola/history/chronology.html> (consultado el 5 de noviembre de 2019)

futuras investigaciones en busca de reservorios y especies susceptibles, a su vez capaces de transmitir el virus al ser humano. La investigación realizada sugiere, por tanto, que la composición de las comunidades de mamíferos, en especial de aquellos con potencial de actuar como reservorios o vectores, influye en la probabilidad de que ocurran nuevos brotes de fiebre hemorrágica por el virus del Ébola.

## Determinación del impacto de la deforestación sobre la ocurrencia de brotes de enfermedad por el virus del Ébola

Una vez contextualizada geográficamente la presencia del virus, se ha abordado el análisis de qué circunstancias restringen los casos de enfermedad a ciertos lugares dentro de la región donde existe el patógeno. Antes de 2017, la literatura científica apuntaba a la posibilidad de que la deforestación tuviera un papel en el aumento de los riesgos de enfermedad por el virus del Ébola [27], como resultado de interrupciones en la transmisión del virus entre especies y del mayor contacto entre los seres humanos y la fauna [28]. Sin embargo, no se habían presentado aún pruebas de esta relación. La investigación realizada en la Universidad de Málaga se ha centrado en la búsqueda de factores capaces de explicar el patrón espacio-temporal de los *casos 0* de esta enfermedad durante el presente siglo, entre ellos la deforestación [24]. Se ha podido comprobar que el factor más importante lo constituye un patrón puramente espacio-temporal, probablemente vinculado a oscilaciones en las condiciones atmosféricas aún por determinar. Sin embargo, la pérdida de bosque podría incrementar en al menos un 27% el riesgo de aparición de nuevos brotes de fiebre hemorrágica por el virus del Ébola en humanos [24]. Se ha comprobado que la deforestación es un factor de riesgo cuando la tala afecta a superficies de bosque denso en las regiones marginales del dominio del bosque tropical lluvioso. Los resultados apuntan, también, a que la situación de riesgo permanece hasta dos años después del evento de deforestación, lo que restringe a escenarios de deforestación reciente el vínculo entre la probabilidad de transmisión del virus por animales y los cambios en el uso del suelo. El estudio permite señalar qué *casos 0* de enfermedad por el virus del Ébola podrían haber sido influidos por la deforestación (Figura 1A). Entre ellos se encuentra el que, a finales de 2013, originó en Guéckédou (Guinea) la mayor epidemia de fiebre hemorrágica por el virus

del Ébola conocida hasta el momento, que causó más de 11 000 víctimas mortales en África occidental <sup>1</sup>.



**Figura 1.** Distribución del virus del Ébola en el medio natural. A. Registros de la presencia del virus desde 1976 hasta el presente. Se destacan en amarillo los casos de transmisión al ser humano probablemente favorecidos por la deforestación [24] desde 2000. B. Modelo de favorabilidad para la presencia del virus del Ébola en la naturaleza [23]. Se muestran las áreas con condiciones altamente favorables y con favorabilidad intermedia para albergar el virus, en función de la presencia de bosque tropical lluvioso, del rango de temperatura anual, y de los patrones de distribución de los mamíferos en África central y occidental. Imagen de fondo: «Blue Marble», MODIS, NASA.

## Posible papel de los murciélagos de la fruta como vínculo entre la deforestación y los brotes de enfermedad por el virus del Ébola

Una vez comprobada la relación estadística entre riesgo de enfermedad y deforestación, es necesario abordar los posibles mecanismos que podrían participar en su origen. Hasta ahora, individuos de ocho especies de murciélagos de la fruta (familia Pteropodidae) han sido diagnosticados como seropositivos al virus del Ébola [29,30], y en tres de éstas se ha demostrado también presencia de fragmentos de ARN vírico (a través de técnicas de reacción en cadena de

<sup>1</sup>Center for Disease Prevention and Control. Outbreaks chronology: Ebola virus disease. <https://www.cdc.gov/vhf/ebola/history/chronology.html> (consultado el 5 de noviembre de 2019)

la polimerasa, o PCR)<sup>[31]</sup>. Paralelamente, en Asia y en Sudamérica, las poblaciones de murciélagos Pteropodidae parecen ser favorecidas en ocasiones por actividades que implican transformación de los bosques<sup>[32,33]</sup>. Por esta razón, el grupo de Biogeografía, Diversidad y Conservación ha decidido investigar la posible asociación entre las actividades humanas que producen deforestación en África, la distribución de los murciélagos de la fruta, y el riesgo de nuevos casos<sup>[25]</sup>. Los resultados indican que la superposición geográfica de las áreas donde la transformación del bosque favorece la presencia de murciélagos de la fruta, con las localidades donde se han registrado casos 0 de enfermedad, está positivamente sesgada hacia aquellos casos vinculados a la deforestación<sup>[24]</sup>. Podría haber asociaciones geográficas significativas entre la pérdida de bosques y cinco especies de murciélagos de la fruta: *Eidolon helvum*, *Epomops franqueti*, *Megaloglossus woermanni*, *Micropteropus pusillus* y *Rousettus aegyptiacus*, cuatro de las cuales ya han mostrado individuos seropositivos al virus del Ébola. Dichas asociaciones podrían ayudar a comprender, al menos parcialmente, los mecanismos por los que el virus del Ébola pasa del medio natural a los seres humanos en áreas deforestadas<sup>[25]</sup>.

## Potencial de aplicación del conocimiento adquirido hasta ahora

Los resultados presentados aquí proporcionan indicadores que podrían servir para avanzar en la predicción de dónde y cuándo es más probable que tenga lugar un nuevo brote de enfermedad por el virus del Ébola. En estos momentos, se puede afirmar que ciertas áreas, situadas en los límites del bioma de bosque tropical lluvioso de África central y occidental, son favorables a la ocurrencia de brotes de enfermedad como consecuencia de la deforestación reciente. Por tanto, es importante identificar dónde y cuándo han tenido lugar talas de bosque denso durante los dos últimos años, y añadir esta información a un sistema orientado a la predicción de áreas de alto riesgo. Se están abordando trabajos también que permitirán indicar, con un año de antelación, sobre la base de observaciones atmosféricas, si se acerca un periodo con riesgo acentuado en el continente africano. La disponibilidad de datos y las capacidades técnicas actuales permiten combinar esta información con otros patrones que puedan ser investigados, en los ámbitos zoológico, ecológico, climático y socio-económico, con el fin de proporcionar mapas que señalen puntos calientes, a corto y medio plazo, donde se requieran esfuerzos excepcionales de prevención contra la

enfermedad.

## Referencias

- [1] Allen T., y otros. Global hotspots and correlates of emerging zoonotic diseases. *Nat. Commun.* 8: 1124, 2017.
- [2] Hay SI., y otros. Global mapping of infectious diseases. *Philos. T. R. Soc. B* 368: 20120250, 2013.
- [3] Kraemer MUG., y otros. Progress and challenges in infectious disease cartography. *Trends Parasitol.* 32: 19-29, 2016.
- [4] Peterson AT. Biogeography of diseases: A framework for analysis. *Naturwissenschaften* 95: 483-491, 2008.
- [5] Sweeney AW., y otros. Environmental factors associated with the distribution and range limits of the malaria vector *Anopheles farauti* sensu stricto in Australia. *J. Med. Entomol.* 43: 1068-1075, 2006.
- [6] Vilges de Oliveira S., y otros. Potential geographic distribution of hantavirus reservoirs in Brazil. *PLOS ONE* 8: e85137, 2013.
- [7] Stephens PR., y otros. The macroecology of infectious diseases: a new perspective on global-scale drivers of pathogen distributions and impacts. *Ecol. Lett.* 19: 1159-1171, 2016.
- [8] Dunn RR., y otros. Global drivers of human pathogen richness and prevalence. *P. Roy. Soc. London B Bio.* 277: 2587-2595, 2010.
- [9] Murray KA., y otros. Global biogeography of human infectious diseases. *P. Natl. A. Sci. USA* 112: 12746-12751, 2015.
- [10] Guernier V., y otros. Ecology drives the worldwide distribution of human diseases. *PLOS Biol.* 2: e141, 2004.
- [11] Murray KA., y otros. Pathogeography: leveraging the biogeography of human infectious diseases for global health management. *Ecography* 41: 1411-1427, 2018.
- [12] Kuhn JH., y otros. Evaluation of perceived threat differences posed by filovirus variants. *Bio Secur. Bioterror.* 9: 361-371, 2011.
- [13] Anónimo. Ebola haemorrhagic fever in Sudan, 1976. *B. World Health Organ.* 56: 247-270, 1978.
- [14] Center for Disease Prevention and Control. Outbreaks chronology: Ebola virus disease. <https://www.cdc.gov/vhf/ebola/history/chronology.html> (consultado el 5 de noviembre de 2019).
- [15] Drexler JF., y otros. Bats host major mammalian paramyxoviruses *Nat. Commun.* 3: 796, 2012.
- [16] Leendertz SAJ. Testing new hypotheses regarding Ebolavirus reservoirs. *Viruses* 8: 30, 2016.
- [17] Olival KJ., y otros. Host and viral traits predict zoonotic spillover from mammals. *Nature* 546: 646-650, 2017.
- [18] Groseth A., y otros. The ecology of Ebola virus. *TRENDS Microbiol.* 15: 408-416, 2007.
- [19] Carrol MW., y otros. Temporal and spatial analysis of the 2014-2015 Ebola virus outbreak in West Africa. *Nature* 524: 97-101, 2015.
- [20] Pourrut X., y otros. Spatial and temporal patterns of Zaire ebolavirus antibody prevalence in the possible reservoir bat species. *J. Infect. Dis.* 196: S176-S183, 2007.
- [21] Peterson AT., y otros. Potential mammalian filovirus reservoirs. *Emerg. Infect. Dis.* 10: 2073-2081, 2004.
- [22] Pigott DM., y otros. Updates to the zoonotic niche map of Ebola virus disease in Africa. *eLife* 5:e16412, 2016.

- 
- [23] Olivero J., y otros. Mammalian biogeography and the Ebola virus in Africa. *Mammal Rev.* 47: 24-37, 2017.
- [24] Olivero J., y otros. Recent loss of closed forests is associated with Ebola virus disease outbreaks. *Sci. Rep.* 7: 14291, 2017.
- [25] Olivero J., y otros. Human activities link fruit bats to Ebola virus disease outbreaks. *Mammal Rev.* Doi: 10.1111/mam.12173, 2019.
- [26] Bausch DG., y Schwarz L. Outbreak of Ebola virus disease in Guinea: Where ecology meets economy. *PLOS Neglect. Trop. D.* 8: e3056, 2014.
- [27] Wallace RG., y otros. Did Ebola emerge in West Africa by a policy-driven phase change in agroecology? Ebola's social context. *Environ. Plan. A* 46: 2533-2542, 2014.
- [28] Murray KA., y Daszak P. Human ecology in pathogenic landscapes: two hypotheses on how land use change drives viral emergence. *Curr. Opin. Virol.* 3: 79-83, 2013.
- [29] Pourrut X., y otros. Large serological survey showing co-circulation of Ebola and Marburg viruses in Gabonese bat populations, and a high seroprevalence of both viruses in *Rousettus aegyptiacus*. *BMC Infect. Dis.* 9: 159, 2009.
- [30] Hayman DTS., y otros. Ebola virus antibodies in fruit bats, Ghana, West Africa. *Emerg. Infect. Dis.* 18: 1207-1209, 2012.
- [31] Leroy EM., y otros. Fruit bats as reservoirs of Ebola virus. Bat species eaten by people in central Africa show evidence of symptomless Ebola infection. *Nature* 438: 575-576, 2005.
- [32] Luskin MS. Flying foxes prefer to forage in farmland in a tropical dry forest landscape mosaic in Fiji. *BIOTROPICA* 42: 246-250, 2010.
- [33] Castro IJ., y Michalski F. Effects of logging on bats in tropical forests. *J. Nat. Conserv.* 12: 99-105, 2014.
- 
-