



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**MAESTRÍA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y
SALUD ANIMAL**

**IMPACTO DE LA PÉRDIDA DE HÁBITAT EN LA
DINÁMICA Y DISTRIBUCIÓN DE INFECCIONES ZONÓTICAS
DE MAMÍFEROS SILVESTRES ASOCIADOS A UN SISTEMA
AGROPECUARIO**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA

OSCAR RICO CHÁVEZ

TUTOR

GERARDO SUZÁN AZPIRI

COMITÉ TUTORAL

CARLOS GONZÁLEZ-REBELES Y RODRIGO MEDELLÍN

MÉXICO D.F.

2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A mis padres

A mi hermano

AGRADECIMIENTOS

A mi comité tutorial.

A los miembros del jurado.

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Departamento de Etología, Fauna Silvestre y Animales de Laboratorio, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia.

Al Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología, UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

Esta tesis es producto del apoyo de los proyectos “Ecología, dinámica y patogenia de la rabia en comunidades de murciélagos, segunda etapa” (SEP-CONACYT) y del Macroproyecto “Interacción ganado-ambiente en condiciones de pastoreo extensivo”.

De manera especial a todas aquellas personas e instituciones que me ayudaron durante el proyecto; a todo el personal del Campo Experimental “Las Margaritas” del INIFAP por las facilidades otorgadas. A la Dra. Elizabeth Loza Rubio y Dra. Edith Rojas del Centro Nacional de Microbiología Veterinaria del INIFAP. Dr. Ricardo Morales del Instituto Nacional de Diagnóstico y Referencia Epidemiológica y al Dr. José Estrada de la Universidad de Texas, Medical Branch por el apoyo brindado en el trabajo de laboratorio.

A todos aquellos que me brindaron apoyo en el trabajo de campo, en especial a Brenda Cortés, Claudia Muñoz y Emilio Rendón. A Heliot Zarza por su apoyo en el análisis de información la geográfica y Rafael Ávila por sus comentarios y sugerencias para el desarrollo de la tesis.

A mi familia y amigos que me acompañaron y apoyaron en todo momento.

| | |
|--|-------------|
| RESUMEN | vi |
| ABSTRACT | vii |
| LISTA DE CUADROS | viii |
| LISTA DE FIGURAS | ix |
| | |
| INTRODUCCIÓN GENERAL | 1 |
| OBJETIVOS | 8 |
| HIPÓTESIS DE TRABAJO | 9 |
| | |
| 1. CAPÍTULO 1. Diversidad de pequeños mamíferos silvestres y distribución de anticuerpos contra agentes zoonóticos en un paisaje fragmentado en Puebla, México. | |
| | |
| 1.1. Introducción..... | 10 |
| 1.2. Objetivos..... | 14 |
| 1.3. Material y métodos..... | 15 |
| 1.4. Resultados..... | 20 |
| 1.5. Discusión..... | 30 |
| 1.6. Conclusiones..... | 33 |
| 1.7. Bibliografía..... | 34 |

| | |
|---|-----------|
| 2. CAPÍTULO 2. Diversidad de quirópteros y frecuencia de anticuerpos contra rabia en un paisaje fragmentado en Puebla, México. | |
| 2.1. Introducción..... | 41 |
| 2.2. Objetivos..... | 44 |
| 2.3. Material y Métodos..... | 45 |
| 2.4. Resultados..... | 51 |
| 2.5. Discusión..... | 61 |
| 2.6. Conclusiones..... | 65 |
| 2.7. Bibliografía..... | 67 |
| 3. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES..... | 72 |
| 4. BIBLIOGRAFÍA | 75 |

En los últimos años los bosques tropicales han sido afectados por la fragmentación y la pérdida de hábitats conservados debido a actividades antropogénicas. Estos cambios afectan la composición de comunidades de mamíferos silvestres, favoreciendo la presencia de especies generalistas de hábitat. El presente estudio relaciona la ecología del paisaje con la distribución de agentes infecciosos en comunidades de mamíferos neotropicales. El objetivo fue conocer el impacto de la pérdida de hábitat en la distribución de anticuerpos contra diferentes agentes zoonóticos (rabia, hantavirus, arenavirus y tuberculosis) en tres grupos de mamíferos (quirópteros, roedores y marsupiales) a través de un gradiente de perturbación. El estudio se realizó en el campo experimental “Las Margaritas” del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias en el municipio de Hueytamalco, Puebla. Se seleccionaron 6 fragmentos de vegetación de diferentes formas, tamaños, grado de aislamiento y tipos de vegetación (bosque, acahual maduro, acahual joven y pastizal). Cada fragmento se dividió en un gradiente de perturbación: Interior, borde y matriz. Se obtuvieron valores de riqueza, abundancia relativa, diversidad, similitud. Se comparó la diversidad de especies calculando el índice de diversidad de Shannon-Wiener y se calculó la similitud con el índice de Jaccard. Se obtuvo la frecuencia de anticuerpos contra rabia en quirópteros, contra hantavirus y arenavirus en roedores y contra tuberculosis en marsupiales mediante ensayo inmunoenzimático (ELISA). Las frecuencias de anticuerpos contra agentes infecciosos se compararon por gradiente perturbación, tipo de vegetación y fragmento muestreado sin encontrar diferencias significativas. Los resultados indican que la comunidad de mamíferos silvestres asociada a un sistema agropecuario está compuesta en su mayoría por especies generalistas de hábitat. Se sugiere una relación entre la calidad del hábitat y la abundancia relativa y la distribución de especies que pueden ser reservorios competentes.

Palabras clave: Mamíferos silvestres, rabia, hantavirus, arenavirus, fragmentación, diversidad

In recent years the tropical forest has been altered due to anthropogenic activities causing habitat loss and fragmentation. These changes alter the structure and composition of wild mammal communities, encouraging habitat generalist species. We relate landscape ecology with the distribution of infectious agents in neotropical mammal communities in a farming system. The objective was to study the impact of habitat loss on the dynamics and distribution of zoonotic diseases (rabies, hantavirus, arenavirus and tuberculosis) in three taxonomic groups of mammals (marsupials, rodents and bats) in a perturbation gradient. The study was conducted in “Las Margaritas” of the Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, in Hueytamalco, Puebla. We selected six fragments of forest with different shapes, sizes, degree of isolation and vegetation types (forest, mature acahual, young acahual and grassland). Each fragment was divided in a perturbation gradient: interior, edge and matrix. In each perturbation gradient, vegetation type and forest fragment we measured richness, relative abundance, diversity and similarity. The species diversity was calculated using the diversity index of Shannon-Wiener. The similarity was calculated with the Jaccard index. We measure the presence of antibodies against rabies in bats, hantaviruses and arenaviruses in rodents and tuberculosis in marsupials by immunoassay (ELISA). The results obtained in perturbation gradient, vegetation type and fragment were compared with each other. At this scale the perturbation gradient did not influence the distribution of the antibodies. Nevertheless the presence of antibodies against hantaviruses, arenaviruses and rabies and the distribution of competent reservoirs were related with poor vegetation type, without statistical difference. There was not presence of antibodies against tuberculosis in any sample. The results indicate that the mammal community associated with a farm system is composed mostly by habitat generalist species, also the competent reservoirs distribution suggest that their abundance it’s related with poor vegetation type.

Key words: *Small mammals, rabies, hantaviruses, arenaviruses, fragmentation and diversity*

CAPÍTULO 1.

- Cuadro 1.** Clasificación de los 6 fragmentos estudiados por tipos de vegetación y tamaño.
- Cuadro 2.** Riqueza, diversidad y equidad de roedores por gradiente de perturbación.
- Cuadro 3.** Riqueza, diversidad y equidad de roedores por tipo de vegetación
- Cuadro 4.** Riqueza, diversidad y equidad de roedores por fragmento.
- Cuadro 5.** Lista de especies de roedores registrados por tipo gradiente de perturbación.
- Cuadro 6.** Riqueza, diversidad y equidad de marsupiales por gradiente de perturbación.
- Cuadro 7.** Riqueza, diversidad y equidad de marsupiales por tipo de vegetación.
- Cuadro 8.** Riqueza, diversidad y equidad de marsupiales por fragmento.

CAPÍTULO 2.

- Cuadro 1.** Clasificación de los 6 fragmentos estudiados por tipo de vegetación y tamaño
- Cuadro 2.** Número de capturas y clasificación de quirópteros por gradiente de perturbación.
- Cuadro 3.** Riqueza, diversidad y equidad de murciélagos por gradiente de perturbación.
- Cuadro 4.** Riqueza, diversidad y equidad de murciélagos por fragmento.
- Cuadro 5.** Riqueza, diversidad y equidad de murciélagos por tipos de vegetación.
- Cuadro 6.** Prueba de *t student* (Poole, 1974) para comparar la diversidad (H) de murciélagos entre fragmentos.
- Cuadro 7.** Especies de murciélagos analizadas para la detección de anticuerpos contra rabia por Eli Rab[®].

CAPÍTULO 1.

- Figura 1.** Ortofoto digital (INEGI) del área de estudio que muestra los fragmentos seleccionados en el Campo Experimental “Las Margaritas”, Hueytamalco, Puebla
- Figura 2.** Curva de acumulación de especies de roedores por niveles de perturbación.
- Figura 3.** Abundancia relativa de roedores por niveles de perturbación.
- Figura 4.** Dendograma de similitud de especies de roedores entre niveles de perturbación.
- Figura 5.** Dendograma de similitud de especies de roedores por fragmento
- Figura 6.** Dendograma de similitud de especies de roedores por tipos de vegetación.
- Figura 7.** Abundancia relativa de marsupiales por tipo de vegetación.
- Figura 8.** Dendograma de similitud de marsupiales entre gradiente de perturbación
- Figura 9.** Distribución de roedores por tipo de vegetación. *Las barras en negro indican la presencia de anticuerpos contra agentes virales en roedores*

CAPÍTULO 2.

- Figura 1.** Ortofoto digital (INEGI) del área de estudio: fragmentos seleccionados en el Campo Experimental “Las margaritas”, Hueytamalco, Puebla.
- Figura 2.** Curva de acumulación de especies de murciélagos por gradiente de perturbación.
- Figura 3.** Abundancia relativa de murciélagos por gradiente de perturbación.
- Figura 4.** Dendograma de similitud de especies de murciélagos entre gradientes de perturbación
- Figura 5.** Dendograma de similitud de especies de murciélagos entre fragmentos.
- Figura 6.** Dendograma de similitud de especies de murciélagos entre tipos de vegetación.

- Figura 7.** Frecuencia de anticuerpos contra rabia por fragmento.
- Figura 8.** Frecuencia de anticuerpos contra rabia por tipo de vegetación.
- Figura 9.** Frecuencia de anticuerpos en cuatro especies de murciélagos generalistas de hábitat.

Pérdida de Hábitat y Biodiversidad

Durante las últimas décadas las actividades humanas han sido el principal factor de transformación de los ecosistemas teniendo como consecuencias la pérdida del potencial uso de bienes y servicios ambientales, calentamiento global, alteración de ciclos hidrológicos y biogeoquímicos, introducción de especies invasoras, extinción de especies endémicas, fragmentación del hábitat y la subsecuente pérdida de la biodiversidad (Daily *et al.*, 1997, Primack *et al.*, 2000, Velázquez *et al.*, 2002, Dirzo y Raven, 2003, Norris, 2008.). En México la principal causa de pérdida de la biodiversidad es el cambio de uso de suelo debido a la expansión de la frontera agrícola y pecuaria. Por ejemplo entre 1970 y 1990 los terrenos agrícolas se incrementaron 39%, y las zonas ganaderas 15%, mientras que el área forestal se redujo en un 13% (Morán y Galletti, 2002). Entre 1990 y 2000 México perdió más de un millón de hectáreas de vegetación primaria y secundaria, siendo las selvas las que aportan la mitad de esta cifra, con una tasa de destrucción del 1.58% anual, mientras que los pastizales inducidos por el hombre aumentaron a una tasa del 4.07% anual, siendo la ganadería la principal razón de estos cambios. Se sabe que en el norte y occidente del país la ganadería es un factor importante de deterioro ambiental, mientras que la agricultura hace lo mismo en los estados del sur y sureste de México (Palacio-Prieto *et al.*, 2000). La transformación de áreas tropicales en cultivos y zonas para la ganadería ocurre a tasas de conversión superiores a las de otros países tropicales, a excepción de Brasil (Velázquez *et al.*, 2002, Velázquez *et al.*, 2003). En México se observó un incremento en la tasa de deforestación para el periodo 1990-2000 de 1.1% anual, es decir de 508,000 ha/año aumento a 631,000 ha/año (Huerta, 2007).

Una de las consecuencias de esta pérdida de hábitat es la fragmentación, que se define como el proceso por el cual una gran extensión de hábitat es transformada en varios parches con una superficie total menor, aislados unos de otros por una matriz de hábitat diferente al original (Wilcove *et al.*, 1986). La fragmentación amenaza la persistencia de

especies especialistas al crear barreras para procesos de dispersión, colonización, alimentación y reproducción de las poblaciones (Saunders *et al.*, 1991). En muchos casos, los parches de hábitat aislados y de menor tamaño son incapaces de mantener poblaciones sanas, incrementan la mortalidad y reducen las tasas de natalidad, además de alterar la composición de especies y modificar procesos ecológicos como la polinización y ciclos de nutrientes (Fahrig, 2003). A nivel de comunidades, la fragmentación del hábitat provoca una disminución en la abundancia y riqueza de especies, así como cambios en las interacciones entre éstas (Huerta, 2007). Otro efecto importante causado por la fragmentación es el *efecto de borde*, es decir la creación de una banda perimetral de hábitat, generalmente de baja calidad en comparación con el interior del fragmento (Santos y Telleria, 2006), que provoca cambios micro-climáticos de luminosidad, temperatura, viento, humedad e incidencia de incendios (Saunders *et al.*, 1991). La magnitud de los efectos negativos de un borde dependerá del grado de contraste entre la matriz y el hábitat fragmentado. Por ejemplo en los paisajes donde la agricultura predomina, se alteran drásticamente las condiciones micro-climáticas de los fragmentos que ahí se encuentran. Estos efectos provocan una pérdida de las condiciones originales del interior del parche disminuyendo el tamaño del fragmento al penetrar el borde hacia el interior, en el caso de zonas tropicales hasta 150 metros por año (Murcia, 1995). El incremento de borde favorece la invasión de especies generalistas de hábitat, tanto propias de la matriz como de zonas del fragmento sometido a algún tipo de perturbación, afectando la supervivencia de especies por procesos como depredación, herbivoría o competencia por los recursos, generando extinciones locales (Santos y Telleria, 2006). El incremento del borde también puede favorecer la emergencia y persistencia de enfermedades al aumentar la tasa de contacto entre especies propias de la matriz con especies del interior (Suzán y Ceballos, 2005, Keesing *et al.*, 2006).

Efecto de la Biodiversidad en la Dinámica de Enfermedades

La dinámica de enfermedades de transmisión directa requiere de la interacción de al menos dos componentes, el huésped y el patógeno, mientras que en enfermedades que se transmiten por vector se requiere de por lo menos una tercera especie. Estas dinámicas de enfermedades son propias de las comunidades ecológicas e involucran redes de interacciones entre especies (Keesing *et al.*, 2006). Teniendo en cuenta eso, se ha reconocido a lo largo de la historia la relación entre los brotes de enfermedades y el ambiente. A principios del siglo fue propuesto el vínculo entre la diversidad de especies y la transmisión de malaria, sugiriendo que la presencia de huéspedes no humanos, como el ganado, reduciría la transmisión de la enfermedad; dicha práctica se conoce como zoonofilia (Service, 1991). El conocimiento empírico de esta relación se ha fortalecido con estudios en plantas, donde se ha observado que en ecosistemas más diversos se reduce la presencia de enfermedad (Knops *et al.*, 1999). En vertebrados existen diferentes ejemplos donde se observa que el incremento de la diversidad de especies reduce el riesgo de enfermedad pero los mecanismos por los cuales la biodiversidad afecta la dinámica de las enfermedades no son del todo claros. Para entender bajo qué mecanismos específicos la diversidad de especies puede incrementar o disminuir el riesgo de enfermedad, Keesing *et al.* (2006) proponen un modelo de transmisión simple de susceptible-infectado (SI), en el cual interactúa un patógeno especializado en una sola especie huésped y la transmisión de éste no es mediada por un vector:

$$(A) \quad S/dt = (b - m)S - \alpha\delta SI + (\gamma + b')I$$

$$(B) \quad I/d/t = \alpha\delta SI - (\gamma + m')I$$

Donde S e I son las densidades de huéspedes sanos y huéspedes infectados respectivamente; b es la tasa de natalidad, asumiendo que ningún recién nacido está infectado, m' , tasa de mortalidad; γ , tasa de recuperación, asumiendo que todos los individuos recuperados pueden volver a infectarse; $\alpha\delta$ es la tasa de transmisión de la infección, es decir, el producto de la tasa de encuentro (α) entre huéspedes sanos e

infectados y la probabilidad de transmisión de un huésped infectado a otro susceptible por encuentro (δ) (Anderson, 1982).

La ecuación A describe a un huésped que es regulado solamente por el patógeno. La adición de nuevas especies puede reducir la densidad de individuos infectados de cada especie huésped ($I/d/t$) mediante diferentes mecanismos: reduciendo la tasa de encuentro entre individuos susceptibles e infecciosos (α), disminuyendo la probabilidad de transmisión dada por un encuentro (δ), reduciendo la densidad de individuos susceptibles (S), incrementando la tasa de recuperación (γ) o incrementando la tasa de mortalidad de los individuos infectados (m'). Estos mecanismos pueden ser inferidos a partir de investigaciones realizadas con enfermedades micóticas en plantas, donde se observó que las parcelas con mayor riqueza de especies presentaron significativamente menor enfermedad que aquellas parcelas donde la riqueza de especies era pobre, debido a que en las de mayor riqueza el número de especies huéspedes era menor (Knops *et al.*, 1999, Mitchell *et al.*, 2002).

Por otra parte, la mayoría de los patógenos, ya sea de transmisión directa o por medio de vectores, son generalistas y pueden infectar a más de una especie, por lo que el efecto que tiene la diversidad sobre la dinámica de las enfermedades dependerá de las propiedades de la especie huésped en relación a su comunidad (Keesing *et al.*, 2006). Por ejemplo, si la especie huésped focal es un reservorio pobre, al adicionar una nueva especie que se comporte como un reservorio competente se incrementará el riesgo de enfermedad (Power y Mitchell, 2004) o por el contrario si la especie huésped es un reservorio competente, al agregar una nueva especie se disminuirá el riesgo de enfermedad debido a una reducción en la tasa de encuentro (α) entre el patógeno y el huésped (Keesing *et al.*, 2006). Uno de los factores claves para conocer bajo qué condiciones la diversidad puede incrementar o disminuir el riesgo de enfermedad es saber si la transmisión del patógeno está en función de la densidad absoluta de los huéspedes infectados (*denso dependiente*) o si está en función de la proporción del total de la población infectada por el patógeno (*frecuente dependiente*) (Dobson, 2004, Rudolf y Antonovic, 2005). Si la transmisión del

patógeno es denso dependiente, la adición de nuevas especies de hospederos reducirá la transmisión, sólo si los hospederos adicionados reducen la abundancia del huésped focal, asumiendo que la transmisión entre especies es menor que la transmisión dentro de la especie. En el caso de una transmisión frecuente dependiente, la adición de hospederos disminuirá el riesgo de enfermedad, no importando si se reduce o no la abundancia del huésped focal, debido a que la agregación de especies disminuye la proporción de todos los individuos infectados, resultando en un decremento en la tasa de contacto entre susceptibles e infectados (Dobson, 2004). La importancia que tiene las propiedades de la especie huésped dentro de su comunidad se ejemplifica con estudios en comunidades de roedores y hantavirus, patógeno de transmisión directa y agente etiológico del síndrome pulmonar agudo. En uno de estos estudios, se encontró que las comunidades donde el reservorio competente era la especie dominante, se presentaban prevalencias más altas que en las comunidades donde el reservorio competente no estaba presente y que la probabilidad de encuentros directos entre los reservorios disminuía conforme aumentaba la diversidad de especies de roedores (Yahnke *et al.*, 2001). También se ha sugerido que la diversidad disminuye la prevalencia de enfermedad, pues se han encontrado comunidades de roedores más diversas con prevalencias bajas comparadas con comunidades en donde el hantavirus está presente con prevalencias altas (Ruedas *et al.*, 2004).

Efecto de la estructura del paisaje en la dinámica de enfermedades

Algunos de los principales cambios antropogénicos en los ecosistemas naturales son la destrucción del hábitat y la introducción de especies. La pérdida o destrucción del hábitat reduce la conectividad entre poblaciones locales de una metapoblación y la introducción de especies invasoras exóticas, incluyendo parásitos y agentes patógenos, aumenta la tasa de contacto entre poblaciones de diferentes regiones geográficas (Patz *et al.*, 2004). Una de las principales preguntas para entender la dinámica de las enfermedades es ¿cómo el grado de conectividad entre huéspedes y patógenos a nivel de individuos, poblaciones o comunidades, influye en el comportamiento de una enfermedad? La mayoría de los modelos de transmisión de enfermedades, tanto denso dependientes como frecuente

dependientes, consideran un ambiente uniforme y no incluyen variables espaciales, asumiendo que cada individuo tiene la misma probabilidad de contacto con cualquier otro individuo, pero a una escala local en realidad un individuo tiene mayor probabilidad de encuentro con aquellos que están más cercanos (McCallum y Dobson, 2002, McCallum, 2008). Por lo que un ambiente heterogéneo puede tener dos efectos diferentes en la dispersión y persistencia de una enfermedad. Primero, afecta el rango de conectividad y de movimientos de huéspedes y vectores, lo que influye en el movimiento de la enfermedad. Segundo, las densidades de huéspedes y vectores cambian a través de un paisaje (McCallum, 2008). Existen ejemplos de estudios que adoptan este enfoque. En 1991 un brote de rabia afectó a la población de mapaches en el estado de Connecticut; con datos recopilados en campo se observó que los ríos jugaban un papel determinante en la dispersión de rabia al actuar como barreras naturales para el movimiento de los mapaches (Smith *et al.*, 2002). En este caso el efecto importante del paisaje sobre la dispersión fue sobre el movimiento del huésped y no en la densidad, en contraste con lo ocurrido en Australia con una epizootia de mixomatosis en conejos en 1951, donde se presentó casi exclusivamente a lo largo de ríos (Kovaliski, 1998). En este caso el efecto del paisaje sobre la dispersión de la enfermedad fue en la densidad del mosquito, vector de la mixomatosis.

|Existe una gran cantidad de variables usadas para describir la estructura de un paisaje, pero las más ampliamente usadas son el tamaño y la forma del parche o fragmento, así como el grado de aislamiento o conectividad respecto a otros parches (Begon *et al.*, 2006). Estos parámetros han sido usados en la literatura para estudiar densidades poblacionales en organismos de vida libre, pero poco son los estudios que han buscado los efectos que tienen sobre la dinámica de las enfermedades. McCallum (2008) presenta una serie de ejemplos con este enfoque y menciona la importancia que tiene el tamaño y grado de aislamiento del parche o fragmento en la dinámica metapoblacional de los agentes patógenos (Langlois *et al.*, 2001, Allan *et al.*, 2002, Stapp *et al.*, 2004). Sin embargo no existe una regla que establezca que el cambio en la prevalencia de una enfermedad en función del tamaño o grado de aislamiento del parche sea unidireccional. Por ejemplo las tasas de extinción de colonias de perros de las praderas (*Cynomiys ludovicianus*)

provocadas por la plaga son menores en colonias de tamaño medio , la prevalencia de hantavirus en el ratón *Peromyscus maniculatus* es menor en fragmentos con una proporción intermedia de hábitat disponible dentro de un radio de 1 km y en el caso de la enfermedad de Lyme la prevalencia de garrapatas (vector de *Borrelia burgdorferi*) disminuye conforme aumenta el tamaño del área del fragmento (McCallum y Dobson, 2002).

Objetivo General:

Conocer el impacto de la fragmentación y el nivel de perturbación del bosque tropical en la frecuencia de anticuerpos contra agentes patógenos zoonóticos de mamíferos silvestres (*marsupiales, roedores y quirópteros*) asociados a un sistema de pastoreo en el noreste de Puebla. .

Objetivos Específicos:

Conocer la riqueza, composición, abundancia relativa, equidad y similitud de especies de mamíferos silvestres asociados a un sistema agropecuario en un gradiente de perturbación, por tipo de vegetación y por fragmento.

Conocer la abundancia relativa de reservorios competentes en un gradiente de perturbación, por tipo de vegetación y por fragmento.

Conocer la frecuencia de anticuerpos de hantavirus, arenavirus, rabia y tuberculosis en un gradiente perturbación, por tipo de vegetación y por fragmento.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

1. La perturbación antropogénica reduce la calidad del hábitat para la mayoría de las especies de mamíferos, por lo que la riqueza de especies es menor en zonas perturbadas.
2. La perturbación antropogénica genera parches de hábitat que resultan hostiles para las especies dependientes de hábitats conservados, por lo que la abundancia de especies generalistas de hábitat es mayor en zonas más perturbadas.
3. Los grupos taxonómicos de mamíferos que han sido reportados como principales transmisores de agentes infecciosos de importancia para la salud pública y animal son de hábitos generalistas, por lo que su abundancia será mayor en zonas más perturbadas.
4. La pérdida de hábitats conservados modifica el ensamblaje de especies de mamíferos, incrementando la abundancia de reservorios competentes, por lo que la frecuencia de agentes infecciosos es mayor en zonas más perturbadas

DIVERSIDAD DE PEQUEÑOS MAMÍFEROS SILVESTRES Y DISTRIBUCIÓN DE ANTICUERPOS CONTRA AGENTES ZONÓTICOS EN UN PAISAJE FRAGMENTADO EN PUEBLA, MÉXICO.

1.1. INTRODUCCIÓN

Los inventarios actualizados de especies son esenciales, entre otras cosas, para llevar a cabo estudios ecológicos, epidemiológicos, de conservación y de manejo. A pesar de que en México se cuenta con diferentes estudios de vertebrados, poco se sabe del impacto ecológico y epidemiológico de los sistemas de producción agropecuaria en la fauna silvestre nacional. México es un país megadiverso que ocupa el tercer lugar mundial en diversidad de especies de mamíferos. Los mamíferos de México incluyen a 525 especies nativas pertenecientes a 193 géneros, 47 familias y 12 órdenes, siendo el orden Rodentia el más diverso con 233 especies, seguido del Chiroptera con 139 especies. Las regiones con mayor riqueza de mamíferos se localizan en el este y sureste del país. A nivel federativo los estados con mayor riqueza son aquellos ubicados dentro de la transición Neártica – Neotropical, como Veracruz, Guerrero, Oaxaca y Chiapas. (Arita and Ceballos, 1997, Ceballos *et al.*, 2002, Ceballos *et al.*, 2005a). La gran diversidad biológica de esta zona de convergencia se debe en gran medida a la presencia de bosques perennifolios y mesófilos, que albergan el mayor número de especies de mamíferos que cualquier otro tipo de vegetación; a pesar de esto, se estima que en México se han perdido el 50% de los bosques mesófilos (Velázquez *et al.*, 2002b, Williams-Linera *et al.*, 2002.). Las estimaciones de deforestación en México van de 370,000 a 1,500,000 ha al año, con tasas del 0.8% al 2% anual, siendo la principal causa de desaparición de poblaciones de especies de mamíferos en el país (Velázquez *et al.*, 2002a). Esta pérdida de hábitat constituye la principal amenaza para la mayoría de las especies de vertebrados, invertebrados, plantas y hongos (Primack *et al.*, 2000). Una de las consecuencias más comunes de pérdida de hábitat es la fragmentación, proceso por el cual un área continua de hábitat es reducida en dos o más

fragmentos (Fahrig, 2003). La fragmentación puede amenazar la persistencia de especies al crear barreras para procesos de dispersión, colonización, alimentación y reproducción de las poblaciones (Saunders *et al.*, 1991, Fahrig, 2003). Otro aspecto importante en la fragmentación del hábitat es el efecto de borde, pues éste incluye cambios microclimáticos, de luminosidad, temperatura, viento, humedad e incidencia de incendios (Mills, 1995, Primack *et al.*, 2000, Wolf and Batzli, 2002). Factores como los antes mencionados además del cambio climático, contaminación, desertificación e introducción de especies exóticas han predispuesto a la emergencia y reemergencia de enfermedades, afectando tanto poblaciones de animales silvestres como humanas (Ostfeld and Keesing, 2000, Suzán *et al.*, 2000, Epstein, 2001, Williams *et al.*, 2002 Suzán and Ceballos, 2005). Estos eventos de perturbación del hábitat por actividades humanas, favorecen la introducción de especies invasoras exóticas y el aumento de especies generalistas de hábitat, facilitando la ocurrencia de brotes de enfermedades con alto costo biológico (Daszak *et al.*, 2000).

Los roedores responden de manera diferente a la perturbación; en todos los casos la estructura básica de la comunidad de roedores es modificada, y en algunas situaciones existen especies a las que parece no afectarles la perturbación o por el contrario se ven beneficiadas por ésta (Utrera *et al.*, 2000). En general, los monocultivos son los más susceptibles a incrementar la abundancia de alguna especie de roedor hasta el punto de llegar a convertirse en una plaga, como es el caso de la rata algodonera (*Sigmodon arizonae*) asociada a cultivos (Mellink, 1985).

El incremento en la abundancia de especies generalistas de hábitat y la pérdida de hábitat pueden tener un impacto directo en la salud humana, pues aumenta la tasa de contacto entre especies silvestres, que pueden servir como reservorios de enfermedades zoonóticas, y especies domésticas y el hombre (Daszak *et al.*, 2000, Kruse *et al.*, 2004, Blancou *et al.*, 2005, Woolhouse and Gowtage-Sequeria, 2005.).

En este estudio se evaluó la presencia y frecuencia de anticuerpos contra diferentes enfermedades de origen viral (hantavirus y arenavirus) y bacteriano (tuberculosis) en mamíferos silvestres pequeños y medianos asociados a un sistema agropecuario. Dichas enfermedades afectan a diferentes grupos de mamíferos silvestres como roedores y marsupiales (Bengis et al., 2002, Abalos y Retamal, 2004, Enria y Levis, 2004.). Estos agentes infecciosos fueron seleccionados por su relevancia para la salud pública y animal, ya que son agentes emergentes y reemergentes de distribución mundial, afectan a diferentes grupos de mamíferos, pueden ser transmitidos al hombre y han sido reportados en México.

Los Hantavirus, que son un grupo de virus RNA pertenecientes a la familia Bunyaviridae con distribución mundial, pueden ser transmitidos de los roedores al humano (Schmaljohn y Hjelle, 1997). El género *Hantavirus* está asociado a la Fiebre Hemorrágica con Síndrome Renal (FHSR) presente en Asia y Europa, y al Síndrome Pulmonar por Hantavirus (SPH), endémico del continente americano (Schmaljohn y Hjelle, 1997, Enria y Levis, 2004). El humano adquiere la enfermedad al inhalar accidentalmente partículas de orina y/o heces de roedores (Schmaljohn y Hjelle, 1997, Toro et al., 1998, Enria y Levis, 2004). El SPH se considera una enfermedad emergente, y se han identificado por lo menos 30 tipos de hantavirus a partir de un brote en los Estados Unidos en 1993, en la región conocida como “Four Corners” (Wells *et al.*, 1997). Las especies de roedores de la subfamilia Sigmodontinae, ampliamente distribuidas en México, han sido asociadas a la transmisión de hantavirus (Sánchez-Cordero *et al.*, 2005). Se cuentan con reportes de especies de roedores seropositivos en capturados en la zona del Ajusco, Colima y la Reserva de Chamela en el estado de Jalisco, encontrando frecuencias del 1 al 2% (Suzán *et al.*, 2001, Chiu *et al.*, 2008). Además se tienen reportes de sueros de humanos positivos a anticuerpos contra hantavirus en el estado de Yucatán, con una frecuencia del 0.6% y en otros estados del país como Chihuahua, Hidalgo, Colima, Guanajuato y el Distrito Federal (Flores, 2001, Vado-Solís et al., 2003).

La familia Arenaviridae es un grupo de virus RNA compuesta por 23 virus reconocidos (Gonzalez *et al.*, 2007). Se clasifican en dos grupos de acuerdo a sus propiedades antigénicas: (1) serocomplejo *Tacaribe*, que incluye los virus con huéspedes roedores del nuevo mundo y el prototipo *Tacaribe virus* (TCRV) aislado de murciélagos del género *Artibeus* en Trinidad y (2) el serocomplejo *Coriomeningitis Linfocítica Lassa* (LCM) aislado en roedores de África (Emonet *et al.*, 2009). Los huéspedes de los arenavirus del nuevo mundo son roedores de las subfamilias Neotominae y Sigmodontinae, para los cuales se tiene bien identificada la relación patógeno-hospedero, resultado de un proceso de coevolución (Cajimat *et al.*, 2007). En México se desconoce la prevalencia y dinámica de los arenavirus, con excepción de la región de Janos, Chihuahua, donde se han detectado roedores positivos a anticuerpos contra los arenavirus Whitewater Arroyo (WWAV) y Amapari (AMAV) en diferentes especies de roedores con frecuencias del 5% y 6% respectivamente (I. Moreno y G. Suzán, datos sin publicar)

La tuberculosis es una enfermedad infectocontagiosa de distribución mundial, ocasionada por bacterias del género *Mycobacterium*, que reviste gran importancia económica y sanitaria en los países afectados. A pesar de que la infección por *M. bovis* en animales estabulados ha sido controlada en muchos países con la consecuente disminución de la infección en humanos, en los últimos años se ha establecido como un problema re-emergente por la aparición de cepas resistentes a antibióticos para el tratamiento de la infección en el humano, por el establecimiento de reservorios silvestres y por la persistencia en el ganado doméstico, especialmente en los países en vías de desarrollo (Palmer *et al.*, 2002, Blancou *et al.*, 2005, Trevejo *et al.*, 2005). Existen reportes de infecciones en animales silvestres, de los que se ha aislado *M. bovis*, como venado cola blanca, coyotes, mapaches y tlacuaches, debido quizá a la proximidad al ganado o por consumir presas infectadas. (Bruning-Fann *et al.*, 1998, Taylor *et al.*, 2001 Palmer *et al.*, 2002, Diegel *et al.*, 2002).

A pesar de que la asociación entre la de pérdida de especies y el incremento en la prevalencia de enfermedades ha sido documentada en diferentes estudios (Ostfeld and Keesing, 2000, Suzán *et al.*, 2000, Suzán *et al.*, 2009), pocos son los que reflejan la vulnerabilidad de las especies silvestres en un gradiente diferencial de perturbación, y pocos son los que documentan la frecuencia de especies reservorias y de agentes infecciosos asociados a diferentes sistemas agropecuarios (Delahay et al., 2001, Taylor et al., 2001, Bengis et al., 2002)

1.2 OBJETIVO GENERAL

Conocer el efecto de la perturbación del hábitat por actividades antropogénicas en la distribución y diversidad de mamíferos pequeños y medianos asociados a un sistema agropecuario, así como conocer si existe alguna relación con la distribución de enfermedades zoonóticas dentro de un paisaje fragmentado en Puebla, México

1.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Conocer la riqueza, abundancia relativa, equidad, diversidad y similitud de comunidades de roedores y marsupiales en un gradiente de perturbación, por tipo de vegetación y por tamaño de fragmento.

Conocer la distribución de la frecuencia de anticuerpos contra hantavirus, arenavirus y tuberculosis dentro de comunidades de roedores y marsupiales en un gradiente de perturbación, por tipo de vegetación y por tamaño de fragmento y si existe diferencia significativa entre las categorías.

1.4 MATERIAL Y MÉTODOS.

Área de estudio.

El estudio se realizó dentro de las instalaciones del Campo Experimental “Las Margaritas” (CEM) del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), ubicado entre los municipios de Hueytamalco y Ayotoxco de Guerrero en la sierra nororiental del estado de Puebla, con coordenadas 20° 0' 10'' N, 97° 21' 10'' W (Figura 1). Cuenta con 2,523 ha en total, su altitud promedio es de 500 msnm con un clima subtropical húmedo, precipitación media anual de 3000 mm y una temperatura media anual de 21°C. Su agostadero cerril cuenta con varias áreas de bosque tropical perennifolio, que suman alrededor de 403 ha, 600 ha de acahual y 1,370 ha de pastizales (Villarreal *et al.*, 2005). Es un sitio representativo de las zonas agrícolas y pecuarias tropicales de México, y cuenta con varios fragmentos de bosque perennifolio y vegetación secundaria de diferentes tamaños y grado de aislamiento.

Sitios de estudio.

Se seleccionaron 6 fragmentos de diferente tamaño y diferente tipo de vegetación rodeados de potreros o pastizales (Cuadro 1; Fig. 1). Se seleccionaron dos fragmentos con acahual joven con una edad menor a 15 años, dos con acahual maduro (> 15 años) y dos fragmentos con bosque. Cada fragmento se dividió en un gradiente de perturbación: interior, borde y matriz. Se consideró borde a la zona de transición entre la vegetación del interior del fragmento y la matriz con estratos bien definidos del tipo arbóreo, arbustivo y herbáceo con especies vegetales de crecimiento rápido como *Cindoscolus multilobus*, *Dieffenbachia seguine*, *Parathesis* spp., *Clidemia petiolaris* y *Solanum* spp. La matriz se definió como la zonas de pastizal destinadas al cultivo y a la ganadería, encontrándose especies vegetales exóticas como *Cynodon plectostachyus* (pasto estrella), *Panicum máximum* (pasto guinea) y especies colonizadoras como *Solanum* spp., *Clidemia petiolaris* y *Cindoscolus multilobus*.

La distancia promedio entre fragmentos fue de 4 km; los fragmentos más cercanos se encontraron a 2 km y los más lejanos a 6 km de distancia.

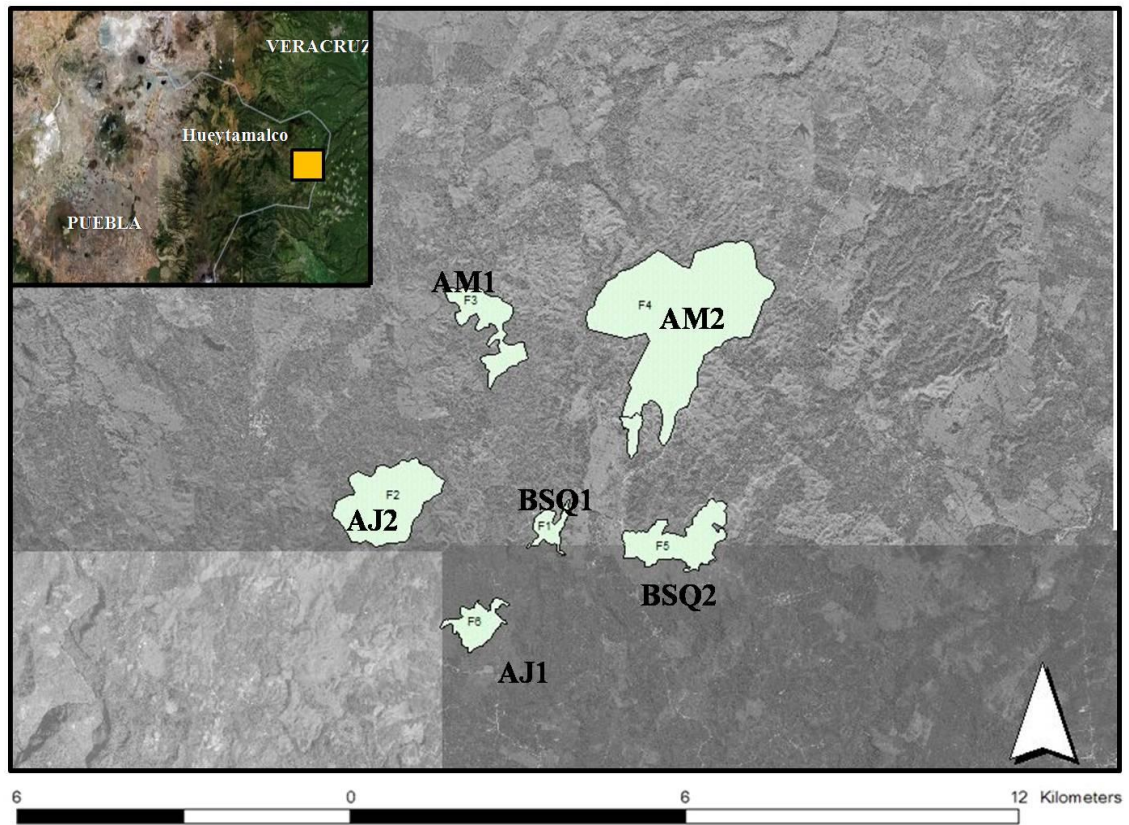


Figura 1. Ortofoto digital (INEGI) del área de estudio que muestra los fragmentos seleccionados en el Campo Experimental “Las Margaritas”, Hueytamalco, Puebla

Cuadro 1. Clasificación de los 6 fragmentos estudiados por tipos de vegetación y tamaño.

| Identificación | Tipo de Vegetación | Tamaño (ha) |
|----------------|--------------------|-------------|
| BSQ1 | Bosque | 30 |
| AJ1 | Acahual joven | 53 |
| AM1 | Acahual maduro | 93 |
| BSQ2 | Bosque | 120 |
| AJ2 | Acahual joven | 192 |
| AM2 | Acahual maduro | 589 |

Muestreo y registro de mamíferos silvestres.

La captura y muestreo de mamíferos silvestres se llevó a cabo en junio y diciembre del 2007 y julio y octubre del 2008. La captura de roedores se realizó mediante la colocación de una línea de trampas tipo Sherman® (3 x 3.5 x 9'') en cada nivel de perturbación, es decir tres líneas de trampas por fragmento; cada línea estaba formada por 50 trampas separadas 15 metros una de otra. Las trampas fueron cebadas con una mezcla de crema de cacahuete con avena. Para capturar marsupiales se usó una línea de 5 trampas tipo Tomahawk® por gradiente de perturbación, separadas cada 50 metros; se usó sardina con jugo de tomate como cebo. Las líneas de trampas del interior fueron colocadas a lo largo del eje central del fragmento, mientras que las líneas del borde y de la matriz fueron colocadas de manera paralela a su perímetro. La distancia entre la línea de trampas del interior y del borde fue de 200 metros, mientras que del borde a la matriz fue de 400 metros. La captura de roedores y marsupiales se llevó a cabo durante dos noches por sitio de muestreo. Todas las trampas eran revisadas y recebadas al amanecer.

Obtención y procesamiento de sueros.

Las muestras sanguíneas en roedores se obtuvieron por punción con capilar del plexo infraorbital y colectada en tiras de papel filtro para sangre tipo Nobuto, secadas a temperatura ambiente y almacenada en bolsas de papel. En marsupiales se obtuvo mediante la punción de la arteria femoral y fue colocada en vacutainers con capacidad para 6 ml. En todos los casos se obtuvo una cantidad máxima de 10% del peso vivo. Para obtener suero las muestras fueron centrifugadas a 3,500 rpm durante 10 minutos, el suero fue colocado en tubos eppendorf y posteriormente congelado. El diagnóstico de anticuerpos contra tuberculosis en suero de marsupiales se realizó en el Centro Nacional de Microbiología Veterinaria del INIFAP con un ensayo inmuno-enzimático absorbente (ELISA). El diagnóstico de anticuerpos contra hantavirus en suero de roedores se realizó en dos laboratorios diferentes. En el laboratorio de Enfermedades Emergentes del Instituto Nacional de Diagnóstico y Referencia Epidemiológica (INDRE) se realizó una prueba de

ELISA para anticuerpos contra el hantavirus “Sin Nombre Virus”, y en el laboratorio de la University of Texas Medical Branch se buscaron mediante la misma prueba serológica, anticuerpos contra el virus “Caño Delgadito” (CDV). En este mismo laboratorio se realizó una prueba de ELISA para detectar anticuerpos contra los arenavirus “Amapari” (AMAV) y “Whitewater Arroyo” (WWAV) en suero de roedores, realizando el procedimiento descrito por Child *et. al*, (1994).

Análisis Estadísticos.

Para estimar la abundancia relativa de cada especie se dividió el número de individuos capturados de cada especie entre el total de individuos capturados. Para la estimación de diversidad de mamíferos silvestres se calcularon los índices de diversidad Shannon-Wiener y Simpson (Krebs, 1999, Moreno, 2001). El índice de Shannon-Wiener (H) se obtuvo mediante la ecuación:

$$H = \sum_{i=1}^s (pi)(\log_2 pi)$$

donde s = número de especies, pi = proporción de la especie i con respecto a la comunidad. Este es un índice que asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra (Krebs, 1999). Adquiere valores de entre 0 cuando existe una sola especie y el logaritmo del número total de especies (s) cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Moreno, 2001). Se usó para comparar la diversidad entre los tres niveles de perturbación (interior, borde, matriz), por tipos de vegetación y por tamaño de fragmento mediante una prueba estadística de *t de student* (Poole, 1974) . Además se calculó la diversidad máxima (H max) mediante el logaritmo del número de especies (s), el cual indica el valor de la diversidad en el caso de que todas las especies tuvieran el mismo número de individuos. El índice de Simpson se calculó con la ecuación:

$$1 - D = \sum (pi)^2$$

donde p_i es la proporción de individuos de la especie i dentro de la comunidad. Los valores van de 0 (baja diversidad) hasta casi 1, e indica la probabilidad de muestrear al azar dos individuos que pertenecen a especies diferentes (Krebs, 1999, Moreno, 2001). Para medir la regularidad con la que los individuos se reparten entre las especies presentes en la comunidad, se calculó la *equidad*, dividiendo el valor del índice de Shannon-Wiener entre el logaritmo del número de especies presentes en la comunidad. Se comparó la similitud en la composición de especies entre los niveles del gradiente de perturbación, entre tipos de vegetación y entre los fragmentos muestreados utilizando el coeficiente de similitud de Jaccard, con la ecuación:

$$S_j = \frac{J}{(a + b - j)}$$

en donde J es el número de especies compartidas en los sitios A y B, a = número de especies en el sitio A, b = número de especies en el sitio B. El intervalo de valores va de 0 cuando no se comparte ninguna especie hasta 1, cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies (Moreno, 2001). Se usó este coeficiente para construir dendogramas mediante el método UPGMA para graficar la similitud de especies entre los niveles del gradiente de perturbación, tipos de vegetación y entre los fragmentos muestreados.

Es importante mencionar que los registros de individuos en interior, borde y matriz fueron agrupados por fragmento para comparar la diversidad y equitatividad entre fragmentos y entre tipos de vegetación, así como para estimar la similitud entre fragmentos. En otras palabras, las comunidades de mamíferos de cada fragmento fueron descritas con base en la suma de las comunidades de su interior, de su borde y de la matriz adyacente.

Se aplicó una prueba de Ji cuadrada para identificar si existieron diferencias estadísticas de las frecuencias de anticuerpos entre las categorías de perturbación, tipo de vegetación y tamaño de fragmento.

1.3 RESULTADOS.

1.3.1 Roedores.

Riqueza, diversidad, equidad y abundancia relativa.

Se capturaron un total de 55 individuos pertenecientes a 3 familias, 3 subfamilias, 6 géneros y 10 especies diferentes. El mayor número de capturas se obtuvo en el interior de los fragmentos con 26, seguido del borde con 17 y la matriz con 12 capturas. Se registraron 10 especies en el interior de los fragmentos, 7 en los bordes y sólo 3 especies en la matriz (Cuadro 2). Para poder registrar las 10 especies en el interior se necesitaron 10 noches de muestreo, en el borde se necesitaron 9 noches para alcanzar una asíntota de 7 especies, mientras que en la matriz en la cuarta noche se alcanzó la asíntota de 3 especies (Figura 2). En acahual maduro se obtuvo el mayor número de capturas con 22 individuos, pero fue el tipo de vegetación con menor riqueza de especies (4) junto con el pastizal. En el bosque se registró la mayor riqueza con 6 especies. No existió diferencia en la riqueza de especies por fragmento muestreado; en los dos fragmentos de bosque, en AJ2 y en AM2 se registraron 4 especies (cuadro 4). En el fragmento AM2 se capturó el mayor número de roedores con 16 individuos, que representa el 29% de la muestra de roedores.

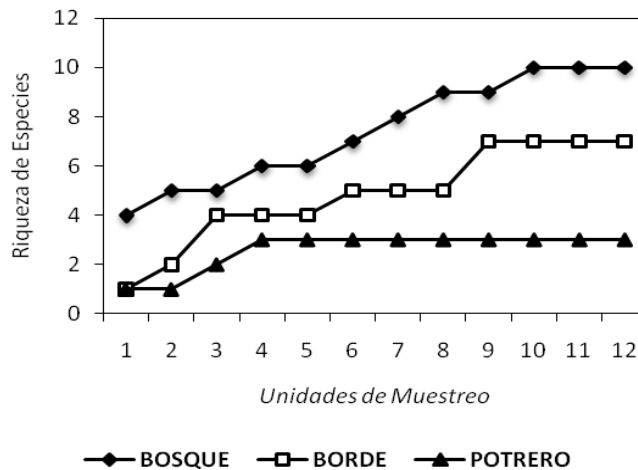


Figura 2. Curva de acumulación de especies de roedores por niveles de perturbación. La diversidad encontrada en la matriz fue significativamente menor comparada con el borde ($t = 3.359$, $p < 0.05$) e interior ($t = 2.583$, $p < 0.05$). La mayor equidad se encontró en la matriz ($E = 0.980$), seguida del borde ($E = 0.901$) e interior ($E = 0.778$) (Cuadro 2). Las especies de roedores más abundantes fueron *Sigmodon hispidus* (34.5%) y *Liomys irroratus* (24.5%). Estas especies presentaron las mayores abundancias relativas por gradiente de perturbación, *L. irroratus* fue la especie dominante en el interior con 46%, mientras que *S. hispidus* hizo lo mismo en borde y matriz con 28% y 42% respectivamente (Figura 3). Sólo el interior registró especies exclusivas: *Oryzomys chapmani* y *Oligoryzomys fulvescens* (Cuadro 5.). La mayor diversidad se obtuvo en el fragmento BSQ1 ($H = 1.352$), que también obtuvo el mayor valor de equidad ($E = 0.975$) (Cuadro 4). Al comparar la diversidad (H) entre fragmentos se observó que las únicas diferencias significativas se presentaron entre el fragmento AM1 y BSQ2 ($t = 2.467$, $p < 0.05$) y entre AM1 y BSQ1 ($t = 2.362$, $p < 0.005$). En la prueba *t de student* pareada por tipo de vegetación no se encontró diferencia significativa en la diversidad de especies de roedores ($p > 0.05$). Los tipos de vegetación bosque y pastizal presentaron los valores de equidad más altos ($E = 0.934$ y $E = 0.889$) (Cuadro 3).

Cuadro 2. Riqueza, diversidad y equidad de roedores por gradiente de perturbación.

| | <i>Capturas</i> | <i>Riqueza</i> | <i>Shannon (H)</i> | <i>H max</i> | <i>Simpson (1-D)</i> | <i>Equidad</i> |
|-----------------|-----------------|----------------|--------------------|--------------|----------------------|----------------|
| Interior | 26 | 10 | 1.791 | 2.303 | 0.742 | 0.778 |
| Borde | 18 | 8 | 1.875 | 2.079 | 0.821 | 0.901 |
| Matriz | 12 | 3 | 1.078 | 1.099 | 0.652 | 0.980 |

Cuadro 3. Riqueza, diversidad y equidad de roedores por tipo de vegetación

| | <i>Capturas</i> | <i>Riqueza</i> | <i>Shannon (H)</i> | <i>H max</i> | <i>Simpson (1-D)</i> | <i>Equidad</i> |
|---------------------------|-----------------|----------------|--------------------|--------------|----------------------|----------------|
| Bosque | 11 | 6 | 1.673 | 1.792 | 0.793 | 0.934 |
| Acahual Maduro | 22 | 4 | 1.083 | 1.386 | 0.616 | 0.781 |
| Acahual Joven | 12 | 5 | 1.424 | 1.609 | 0.722 | 0.885 |
| Pastizal | 24 | 4 | 1.232 | 1.386 | 0.663 | 0.889 |

Cuadro 4. Riqueza, diversidad y equidad de roedores por fragmento.

| | <i>Capturas</i> | <i>Riqueza</i> | <i>Shannon (H)</i> | <i>H max</i> | <i>Simpson (1-D)</i> | <i>Equidad</i> |
|-------------|-----------------|----------------|--------------------|--------------|----------------------|----------------|
| AJ1 | 6 | 3 | 1.011 | 1.099 | 0.6111 | 0.921 |
| AJ2 | 9 | 4 | 1.003 | 1.386 | 0.5185 | 0.723 |
| AM1 | 10 | 2 | 0.611 | 0.693 | 0.420 | 0.881 |
| AM2 | 16 | 4 | 1.103 | 1.386 | 0.602 | 0.796 |
| BSQ1 | 7 | 4 | 1.352 | 1.386 | 0.735 | 0.975 |
| BSQ2 | 10 | 4 | 1.280 | 1.386 | 0.700 | 0.923 |

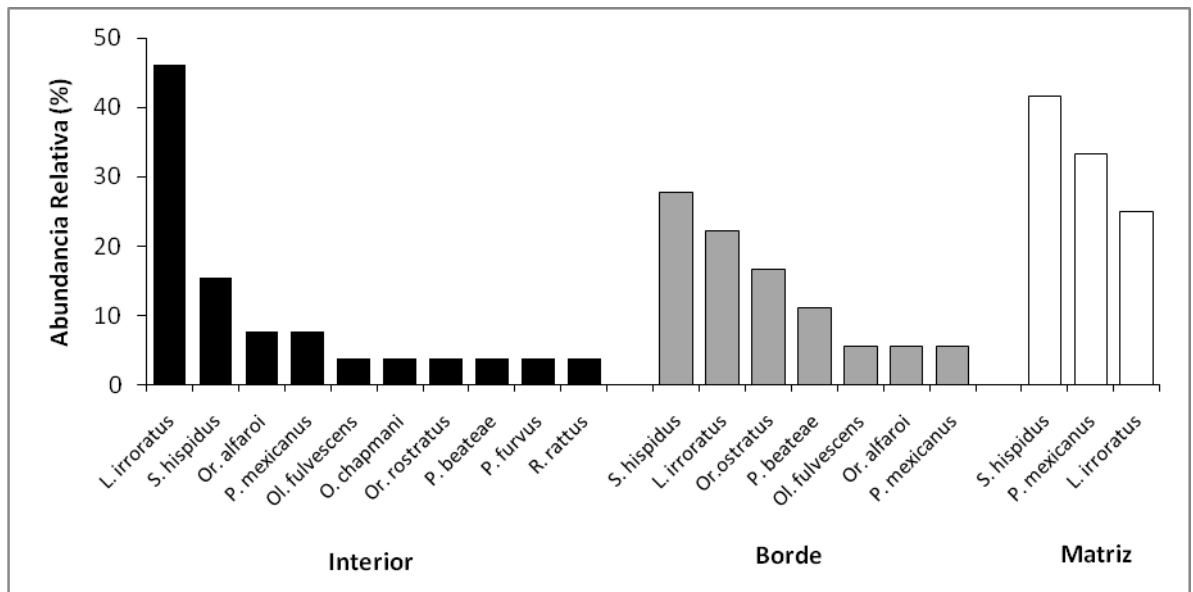


Figura 3. Abundancia relativa de roedores por nivel de perturbación.

Cuadro 5. Lista de especies de roedores registrados por tipo gradiente de perturbación.

| Especie | Interior | Borde | Matriz |
|---------------------------------|-----------------|--------------|---------------|
| Familia Cricetidae | | | |
| Subfamilia Sigmodontinae | | | |
| <i>Sigmodon hispidus</i> | 4 | 5 | 5 |
| <i>Oryzomys alfaroi</i> | 2 | 1 | |
| <i>Oryzomys rostratus</i> | 1 | 3 | |
| <i>Oryzomys chapmani</i> | 1 | | |
| <i>Oligoryzomys fulvescens</i> | 1 | | |
| <i>Peromyscus mexicanus</i> | 2 | 1 | 4 |
| <i>Peromyscus beateae</i> | 1 | 2 | |
| <i>Peromyscus furvus</i> | 1 | 1 | |
| Familia Heteromidae | | | |
| Subfamilia Heterominae | | | |
| <i>Liomys irroratus</i> | 12 | 4 | 3 |
| Familia Muridae | | | |
| Subfamilia Murinae | | | |
| <i>Rattus rattus</i> | 1 | | |
| Total de Capturas | 26 | 17 | 12 |
| Total de Especies | 10 | 7 | 3 |

Similitud de especies.

El dendograma obtenido por el índice de Jaccard muestra que entre el borde y el interior se compartieron el mayor número de especies con el 64%, siendo éstos los niveles de perturbación más similares en composición de especies (Figura 4). El rango de especies de roedores compartidas entre los diferentes fragmentos va de 1 a 2 especies. Los fragmentos más similares en cuanto a composición de especies fueron AM1 con AM2 ($J=0.50$) y AJ1 con AJ2 ($J= 0.40$), mientras que entre los bosques se obtuvo un índice de similitud de 0.20 (Figura 5). La similitud entre tipos de vegetación fue mayor entre el bosque y el acahual maduro ($J= 0.50$) y menor entre el acahual maduro y el acahual joven ($J= 0.13$) (Figura 6).

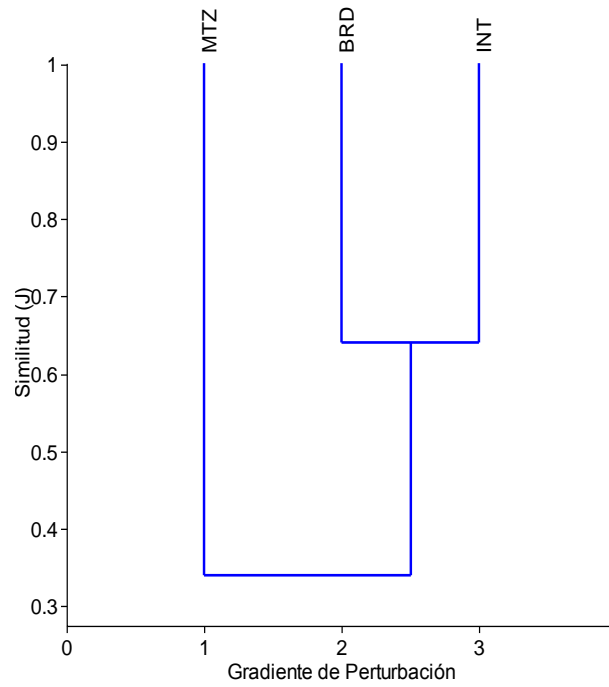


Figura 4. Dendrograma de similitud de especies de roedores entre niveles de perturbación.

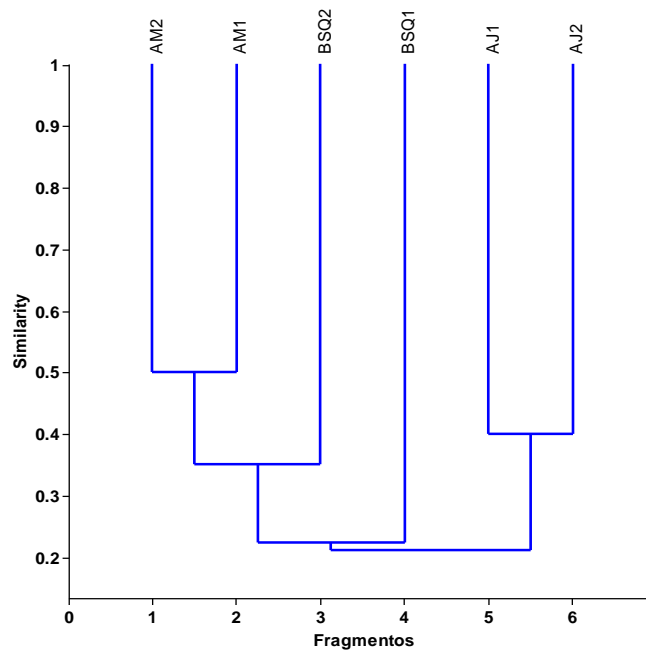


Figura 5. Dendrograma de similitud de especies de roedores por fragmento

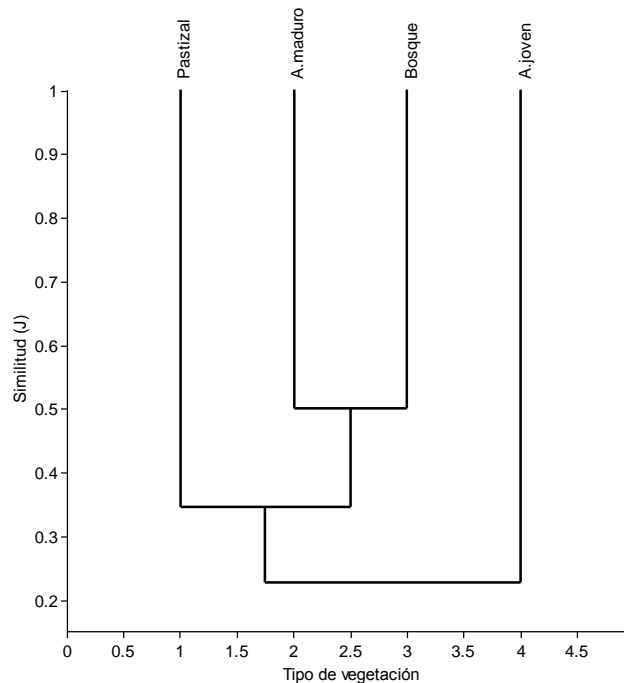


Figura 6. Dendrograma de similitud de especies de roedores por tipos de vegetación.

1.3.2. Marsupiales

Riqueza, diversidad, equidad, abundancia relativa.

Se capturaron 24 marsupiales de tres especies diferentes, pertenecientes a la familia Didelphidae, subfamilia Didelphinae, de los géneros *Didelphis* y *Philander*. El mayor número de capturas se registró en el interior con 15, seguido del borde con 7 y matriz con 1. Se registraron 3 especies en el interior y en el borde, mientras que en la matriz sólo se registró una especie (Cuadro 6). En los fragmentos de menor área se registraron las 3 especies de marsupiales, *Didelphis virginiana*, *Didelphis marsupialis* y *Philander opossum*, mientras que en todos los demás fragmentos se encontraron 2 especies. Los tipos de vegetación bosque y acahual joven tuvieron las 3 especies, seguido del acahual maduro con 2 (Figura 10). Aunque la diversidad fue mayor en el borde ($H=0.955$) ésta no fue

significativamente diferente a la del interior ($t=0.01$, $p > 0.05$), mientras que la diversidad de la matriz fue significativamente menor al interior ($t=5.55$, $p<0.05$) y al borde ($t=3.40$, $p<0.05$). Los fragmentos con menor área fueron los más diversos, AJ1 ($H= 1.09$) y BSQ1 ($H= 1.04$), pero no se encontró diferencia significativa en la diversidad por fragmento ($p > 0.05$). Tampoco se encontró diferencia entre la diversidad de marsupiales por los tipos de vegetación bosque, acahual maduro y joven. En el tipo de vegetación pastizal no se obtuvo valor de diversidad al sólo registrarse 1 especie (Cuadro 7). *D. virginiana* fue la especie dominante en el interior y en el borde con 53% y 57% respectivamente. Por tipo de vegetación *D. marsupialis* fue la especie dominante en bosque y acahual maduro con 60% y 55% de abundancia relativa respectivamente, mientras que en acahual joven dominó *D. virginiana* con 60% de abundancia relativa. *D. virginiana* se registró en los tres niveles de perturbación, no se registraron especies exclusivas por tipo de vegetación o tamaño de fragmento.

Cuadro 6. Riqueza, diversidad y equidad de marsupiales por gradiente de perturbación.

| | Interior | Borde | Matriz |
|----------------------|-----------------|--------------|---------------|
| Riqueza (S) | 3 | 3 | 1 |
| Capturas | 15 | 7 | 2 |
| Shannon (H) | 0.8823 | 0.9557 | 0 |
| Simpson (1-D) | 0.5511 | 0.5714 | 0 |
| Equidad | 0.8031 | 0.8699 | 0 |

Cuadro 7. Riqueza, diversidad y equitatividad de marsupiales por tipo de vegetación.

| | Bosque | Acahual Maduro | Acahual Joven | Pastizal |
|----------------------|---------------|-----------------------|----------------------|-----------------|
| Riqueza (S) | 3 | 2 | 3 | 1 |
| Capturas | 5 | 11 | 8 | 2 |
| Shannon (H) | 0.950 | 0.689 | 0.974 | 0 |
| Simpson (1-D) | 0.56 | 0.496 | 0.594 | 0 |
| Equidad | 0.865 | 0.994 | 0.887 | 0 |

Cuadro 8. Riqueza, diversidad y equitatividad de marsupiales por fragmento.

| | BSQ1 | AM2 | AJ2 | AM1 | AJ1 | BSQ2 |
|----------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Riqueza (S) | 3 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 |
| Capturas | 4 | 2 | 5 | 8 | 3 | 2 |
| Shannon (H) | 1.04 | 0.693 | 0.673 | 0.693 | 1.099 | 0.693 |
| Simpson (1-D) | 0.625 | 0.5 | 0.48 | 0.5 | 0.667 | 0.5 |
| Equitatividad | 0.946 | 1 | 0.971 | 1 | 1 | 1 |

Similitud de especies.

La similitud de especies de marsupiales entre los niveles de perturbación borde e interior fue la misma ($J = 1$) (Figura 7), al igual que la similitud entre fragmentos ($J= 0.66$) con la excepción entre los fragmentos de menor tamaño AJ1 y BSQ1 que compartieron entre ellos el mismo número de especies ($J=1$) (Figura 8). Por tipo de vegetación, el bosque y el acahual joven obtuvieron un valor de similitud de 1 (Figura 8), es decir, compartieron a las tres especies de marsupiales.

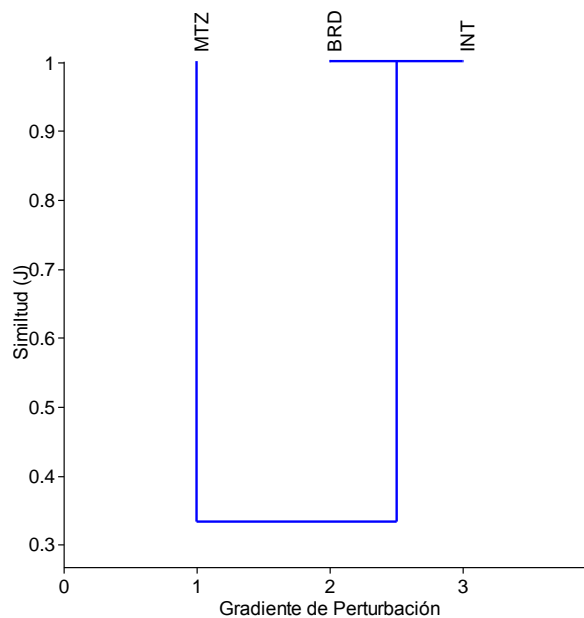


Figura 7. Dendograma de similitud de marsupiales entre niveles de perturbación

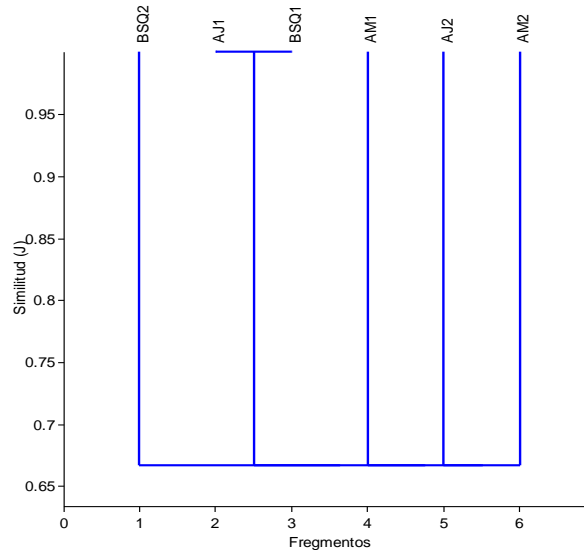


Figura 8. Dendograma de similitud de especies de marsupiales entre fragmentos

1.3.4 Distribución y frecuencia de anticuerpos.

Hantavirus y arenavirus.

Las 30 muestras analizadas en el INDRE para detectar anticuerpos contra el hantavirus “Sin Nombre” en sueros de roedores resultaron negativas. Mientras que en las 25 muestras de suero de roedor analizadas en el laboratorio de la Universidad de Texas por mediante una prueba de ELISA (Child *et al.*, 1994), se obtuvo una frecuencia de anticuerpos contra el arenavirus White Water Arroyo (WWAV) del 4% (1/25) y una frecuencia del 4% (1/25) en anticuerpos contra el hantavirus Caño Delgadito (CDV). El interior de los fragmentos fue donde se obtuvieron resultados positivos a anticuerpos, presentando una frecuencia del 12.5% (1/8) de anticuerpos contra el hantavirus Caño Delgadito en un *Oryzomys alfaroi* capturado en fragmento AJ1. La frecuencia de anticuerpos contra el arenavirus WWAV en el interior fue del 12.5% (1/8), correspondiente a una muestra de *Liomys irroratus*

capturado en el fragmento AJ2. El tipo de vegetación acahual joven fue el único que registró presencia de anticuerpos contra algún virus con una frecuencia del 13% (2/15)

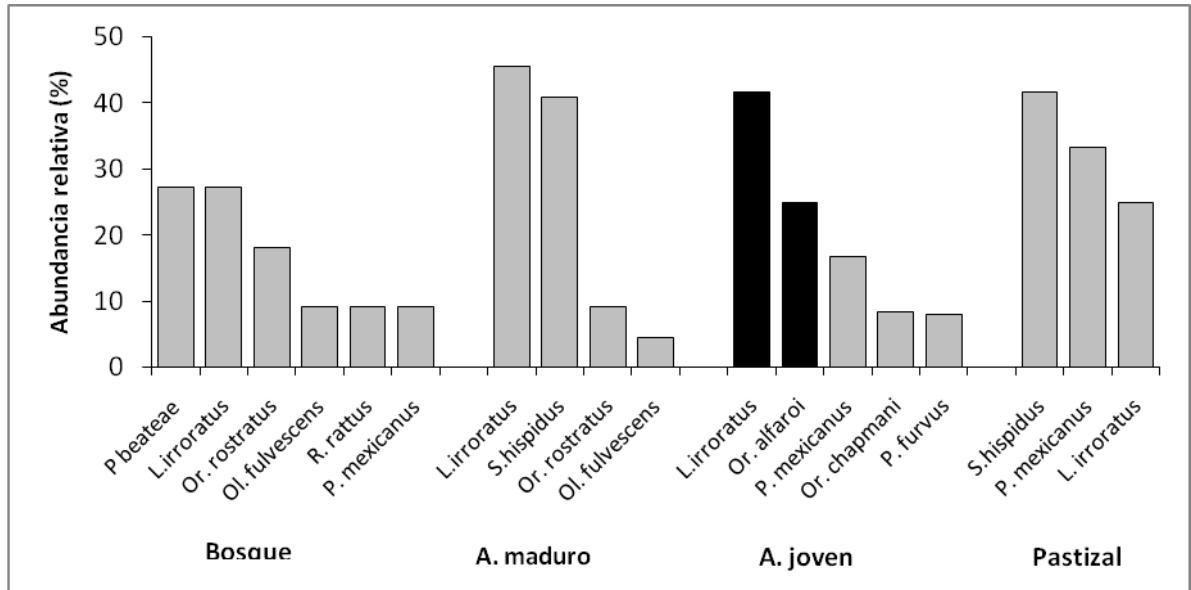


Figura 9. Distribución de roedores por tipo de vegetación. *Las barras en negro indican la presencia de anticuerpos contra agentes virales en roedores*

Tuberculosis.

Las 15 muestras de suero de marsupial que se analizaron en el INIFAP por medio de un ensayo inmunoenzimático (ELISA) resultaron negativas a anticuerpos contra *Mycobacterium bovis* y *M. avium*

1.4 DISCUSIÓN.

1.4.1 Riqueza, diversidad y similitud de mamíferos silvestres.

La comunidad de roedores estuvo compuesta por 10 especies, de las cuales, *Rattus rattus* es considerada como exótica (CONABIO, 2006). Se capturaron 3 de las 4 especies de marsupiales reportadas con distribución histórica en la zona (Ceballos et al., 2005b). La riqueza registrada se encuentra dentro del rango de 4 a 11 especies de roedores y de 2 a 6 especies de didélfidos reportadas en estudios de corto plazo en comunidades de pequeños mamíferos en zonas tropicales (Mares and Cameron, 1994 Vázquez et al., 2000, Zarza, 2001). Se observó que conforme aumentó el grado de perturbación en cada fragmento (interior – borde – matriz) disminuyó la riqueza de roedores y marsupiales. La alta diversidad de roedores del borde en relación con el interior y la matriz se podría explicar con base en las afinidades de hábitat de las especies, ya que en el borde coinciden especies de la matriz y del interior. El tamaño de fragmento no influyó en la riqueza, diversidad y equitatividad de roedores, obteniéndose el mayor nivel de diversidad ($H = 1.352$) en el fragmento de menor área (BSQ1) Las especies de roedores dominantes en los tres niveles de perturbación fueron *Sigmodon hispidus* y *Liomys irroratus*, especies asociadas a zonas perturbadas en zonas tropicales (Vázquez et al., 2000, Zarza, 2001). En roedores se observó un cambio en la especie dominante conforme cambiaba el tipo de vegetación (Figura 9). Los cambios en los patrones de distribución y en la abundancia de pequeños mamíferos se pueden explicar debido a la influencia de la estructura del hábitat (Manson et al., 1999). La perturbación del hábitat modifica la estructura vegetal primaria, cambiando la heterogeneidad y complejidad del hábitat (August, 1983), por consiguiente se modifica la fisonomía del paisaje interrumpiendo el flujo de especies dentro de un ecosistema, por ejemplo, un bosque conservado facilita el movimiento e intercambio de un gran número de especies, en comparación con un pastizal que impide tales movimientos (Gascon et al., 1999, Pardini et al., 2005). En el estudio se observó que especies como *Liomys irroratus* y *Didelphis virginiana* tienen una alta plasticidad, es decir que no tienen requerimientos de hábitat muy específicos, ya que están presentes en los dos tipos de acahual así como en el

pastizal (Gascon et al., 1999). Aunque no se midieron parámetros estructurales del hábitat relacionados con la diversidad y composición de especies, como cobertura del dosel, altura foliar o densidad herbácea, los resultados coinciden con estudios donde se registró que las especies de roedores se distribuyeron diferencialmente en un gradiente de vegetación establecido desde el pastizal hasta el bosque (Adler *et al.*, 1997) registrando una mayor diversidad de roedores en el bosque.

1.4.2 Distribución y Frecuencia de Anticuerpos.

Hantavirus y Arenavirus.

Este estudio representa el primer reporte de hantavirus y arenavirus para el estado de Puebla. Se registró a un ejemplar de *Oryzomys alfaroi* positivo a anticuerpos contra el hantavirus Caño Delgadito (CDV). *O. alfaroi* pertenece a la subfamilia Sigmodontinae, familia ampliamente distribuida en México y reservoria exclusiva de los hantavirus (Sánchez-Cordero *et al.*, 2005). Mientras que el ejemplar seropositivo al arenavirus Whitewater Arroyo (WWAV) pertenece a la especie *Liomys irroratus*. Este arenavirus se ha reportado al sur de los Estados Unidos y ha sido relacionado con roedores del género *Neotoma* (Fulhorst *et al.*, 2001, Cajimat *et al.*, 2007). *L. irroratus* pertenece a la subfamilia Heteromyidae de la cual hasta la fecha no se tiene ningún reporte de seropositividad contra arenavirus. Los ejemplares positivos a anticuerpos contra los dos agentes infecciosos fueron capturados en el borde de un fragmento con alto grado de perturbación (AJ1). *O. alfaroi* y *L. irroratus* son consideradas especies comunes en zonas agrícolas (Ceballos et al., 2005b). *O. alfaroi* fue exclusiva del acahual joven, mientras que *L. irroratus* estuvo presente en los cuatro tipos de vegetación lo que indica una alta plasticidad en cuanto a requerimientos de hábitat (Gascon et al., 1999). El fragmento AJ1 fue el segundo más pequeño con 53 ha, presentó un bajo índice de diversidad ($H=1.011$) en comparación con los fragmentos de bosque (Cuadro 4), sugiriendo una relación entre el estado de conservación y estructura del hábitat, la identidad de la especie (Keesing et al., 2006) y la presencia de agentes infecciosos, como lo demuestran estudios con comunidades de roedores donde la

fragmentación del hábitat y la baja diversidad favorecen la presencia y persistencia de hantavirus (Ruedas et al., 2004, Suzán et al., 2008, Peixoto y Abramsona, 2006 Suzán et al., 2009).

Tuberculosis.

Aunque no se detectó ninguna muestra (0/15) positiva a anticuerpos de *Mycobacterium bovis* y *M. avium* nos pareció importante realizar dicha evaluación basados en el conocimiento de especies de mamíferos silvestres reservorios de la tuberculosis en diferentes partes del mundo (Delahay *et al.*, 2001, Bruning-Fann *et al.*, 2001), además de contar con reportes de infecciones por *M. bovis* en *D. virginiana* (Diegel *et al.*, 2002, Fitzgerald *et al.*, 2003) y de tratarse de una zona ganadera. Los resultado negativos a anticuerpos contra *M. bovis* y *M. avium* pueden ser útiles desde el punto de vista de salud animal, ya que la zona de estudio parece estar libre de tuberculosis, eliminando el riesgo de transmisión de la enfermedad de fauna silvestre al ganado.

1.5 CONCLUSIONES

- La fragmentación y pérdida del hábitat provocada por actividades agrícolas y pecuarias tiene un impacto negativo en la riqueza, diversidad y composición de las comunidades de mamíferos silvestres registradas en el estudio.
- La comunidad de mamíferos silvestres asociada al sistema agropecuario, estuvo compuesta en su mayoría por especies generalistas de hábitat, observándose una clara dominancia de éstas en los tres niveles de perturbación, en los tres tipos de vegetación, así como en cada fragmento.
- La similitud de especies de mamíferos silvestres entre fragmentos reflejó claramente el gradiente de perturbación y el estado de conservación de la vegetación.
- La configuración del paisaje y la estructura del hábitat tienen un efecto en la distribución de reservorios competentes, mientras que el gradiente de vegetación influyó en la distribución de anticuerpos contra hantavirus y arenavirus.

1.6 BIBLIOGRAFÍA

- ABALOS, P. & RETAMAL, P. (2004) Tuberculosis: ¿una zoonosis re-emergente? *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.*, 23, 583-594.
- ADLER, G. H., ARBOLEDO, J. J. & TRAVI, B. L. (1997) Diversity and abundance of small mammals in degraded tropical dry forest of north Colombia. *Mammalia*, 61, 361-370.
- ARITA, H. & CEBALLOS, G. (1997) Los Mamíferos de México: Distribución y Estado de Conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2, 33-71.
- AUGUST, P. V. (1983) The Role of Habitat Complexity and Heterogeneity in Structuring Tropical Mammal Communities *Ecology*, 64.
- BENGIS, R. G., KOCK, R. A. & FISCHER, J. (2002) Infectious animal diseases: the wildlife/livestock interface. *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.*, 21, 53-65.
- BLANCOU, J., CHOMEL, B. B., BELOTTO, A. & MESLIN, F. X. (2005) Emerging or Re-Emerging Bacterial Zoonoses: Factors of Emergence, Surveillance and Control. *Vet. Res.*, 36, 507-522.
- BRUNING-FANN, C., SCHMITT, S. M., FITZGERALD, S. D., FIERKE, J. S., FRIEDRICH, P., D., KANEENE, J. B. & CLARKE, K. A. (2001) Bovine tuberculosis in free-ranging carnivores from Michigan. *Journal of Wildlife Diseases*, 37, 58-64.
- BRUNING-FANN, C., SCHMITT, S. M., FITZGERALD, S. D. & PAYEUR, J. B. (1998) *Mycobacteriu bovis* in Coyotes from Michigan. *Journal of Wildlife Diseases*, 34, 632-636.
- CAJIMAT, M. N. B., MILAZZO, M. L., HESS, B. D., ROOD, M. P. & FULHORST, C. F. (2007) Principal host relationships and evolutionary history of the North American arenaviruses. *Virology*, 367, 235-243.

- CEBALLOS, G., ARROYO-CABRALES, J. & MEDELLÍN, R. A. (2002) Mamíferos de México. IN CEBALLOS, G. & SIMONETTI, J. (Eds.) *Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales*. 2002 ed. México D.F., CONABIO.
- CEBALLOS, G., MEDELLÍN, R. A., ARROYO-CABRALES, J., GONZALES, M. & OLIVA, G. (2005a) Diversidad y Conservación de los Mámíferos de México. IN CEBALLOS, G. & OLIVA, G. (Eds.) *Los Mamíferos Silvestres de México*. 2005 ed. México D.F., CONABIO, Fondo de Cultura Económica.
- CEBALLOS, G., OLIVA, G. & ARITA, H. (2005b) *Los Mamíferos Silvestres de México*, México D.F., CONABIO.
- CHILD, J. E., KSIASEK, T., SPIROPOULOU, C. F., KREBS, J. W. & MORZUNOV, S. (1994) Serologic and genetic identification of *Peromyscus maniculatus* as the primary rodent reservoir for a new hantavirus in the Southwestern United States. *The Journal of Infectious Diseases*, 169, 1271-80.
- CHIU, Y.-K., OWEN, R. D., SANCHÉZ HERNÁNDEZ, C., ROMERO-ALMARAZ & JONSSON, C. B. (2008) Genetic characterization and phylogeny of a hantavirus from Western Mexico. *Virus Res*, 131, 180-188.
- DASZAK, P., CUNNINGHAM, A. & A.D., H. (2000) Wildlife Ecology- Emerging Infectious diseases of wildlife- Threats to biodiversity and human health. *Science*, 287, 2061-2078.
- DELAHAY, R. J., CHEESEMAN, C. L. & CLIFTON-HADLEY, R. S. (2001) Wildlife disease reservoirs: the epidemiology of *Mycobacterium bovis* infection in the European badger (*Meles meles*) and other British mammals. *Tuberculosis*, 81, 43-49.
- DIEGEL, K. L., FITZGERALD, S. D., BERRY, D. E., CHURCH, S. V. & REED, W. M. (2002) Experimental Inoculation of North American Opossums (*Didelphis virginiana*) with *Mycobacterium bovis*. *Journal of Wildlife Diseases*, 38, 275-281.
- EMONET, S., DE LA TORRE, J. C., DOMINGO, E. & SEVILLA, N. (2009) Arenavirus genetic diversity and its biological implications. *Infection, Genetics and Evolution*, 9, 417-429.

- ENRIA, D. A. M. & LEVIS, S. C. (2004) Zoonosis virales emergentes: las infecciones por hantavirus. *Rev Sci Tech Off Int Epizoot*, 23, 595-611.
- EPSTEIN, P. R. (2001) Climate Change and Emerging Infectious diseases. *Microbes and Infection*, 3, 747-754.
- FAHRIG, L. (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* , 34, 487-515.
- FITZGERALD, S. D., ZWICK, L. S., DIEGEL, K. L., BERRY, D. E. & CHURCH, S. V. (2003) Experimental Aerosol Inoculation of Mycobacterium bovis in North American Opossums (*Didelphis virginiana*). *Journal of Wildlife Diseases*, 39, 418-423.
- FULHORST, C. F., CHARREL, R. N., WEAVER, S., C., KSIASEK, T., BRADLEY, R. D., MILAZZO, M. L., TESH, R. B. & BOWEN D, M. (2001) Geographic distribution and genetic diversity of Whitewater Arroyo virus in the southwestern United States. *Emerging Infectious Diseases*, 7, 403- 407.
- GASCON, C., LOVEJOY, T. E., BIERREGAARD, R. O., MALCOM, J. R., STOUFFER, P. C. & VASCONCELOS, H. L. (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91, 223-229.
- GONZALEZ, J. P., EMONET, S., DE LAMBALLERIE, X. & CHARREL, R. N. (2007) Arenaviruses. *CTMI*, 315, 253-288.
- KEESING, F., HOLT, R. D. & OSTFELD, R. S. (2006) Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters*, 9, 485-498.
- KREBS, C. J. (1999) *Ecological Methodology*, Addison-Wesley Educational.
- KRUSE, H., KIRKEMO, A.-M. & HANDELAND, K. (2004) Wildlife as source of zoonotic infections. *Emerging Infectious Diseases*, 10, 2067-2072.
- MANSON, R., OSTFELD, R. S. & CANHAM, C. D. (1999) Responses of a small mammal community to heterogeneity along forest-old-field edges. *Landscape Ecology*, 14, 355-367.
- MARES, M. A. & CAMERON, G. N. (1994) Community ecology of small mammals in a gallery forest of central Brazil. *Journal of Mammology*, 76, 750-768.

- MILLS, L. S. (1995) Edge Effects and Isolation: Red-Backed Voles on Forest Remnants. *Conservation Biology*, 9, 395-403.
- MORENO, C. E. (2001) Métodos para medir la biodiversidad. *M&T-Manuales y Tesis SEA*. Zaragoza.
- OSTFELD, R. S. & KEESING, F. (2000) The function of biodiversity in the ecology of vector borne zoonotic disease. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 78, 2061-2078.
- PALMER, M. V., WATERS, W. R. & WHIPPLE, D. L. (2002) Susceptibility of racoons (*Procyon lotor*) to infection with *Mycobacterium bovis*. *Journal of Wildlife Diseases*, 38, 266-274.
- PARDINI, R., MARQUES DE SOUZA, S., BRAGA-NIETO, R. & METZGER, J. P. (2005) The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation*, 124, 253-266.
- PEIXOTO, I. D. & ABRAMSONA, G. (2006) The effect of biodiversity on the hantavirus epizootic. *Ecology*, 87, 873-879.
- POOLE, R. W. (1974) *An introduction to quantitative ecology*, New york, McGraw-Hill.
- PRIMACK, R., ROZZI, R., F, M. & P, F. (2000) Destrucción y degradación del hábitat. *Perspectivas latinoamericanas*. IN PRIMACK, R. (Ed.) *Fundamentos de Conservación Biológica*. Primera ed. México, Fondo de Cultura Económica.
- RUEDAS, L. A., SALAZAR-BRAVO, J., TINNIN, D. S., ARMIÉN, B., CÁCERES, L., GARCÍA, A., DÍAZ, M. Á., GRACIA, F., SUZÁN, G., PETERS, C. J., YATES, T. L. & MILLS, J. N. (2004) Community ecology of small mammal populations in Panamá following an outbreak of Hantavirus pulmonary syndrome. *Journal of Vector Ecology*, 29, 177-191.
- SÁNCHEZ-CORDERO, V., PETERSON, A. T., MARTÍNEZ-MEYER & FLORES, R. (2005) Distribución de roedores reservorios del virus causante del síndrome pulmonar por hantavirus y regiones de posible riesgo en México. *Acta Zoológica Mexicana*, 21, 79-91.

- SAUNDERS, D. A., HOBBS, R. J. & MARGULES, C. R. (1991) Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5, 18-32.
- SCHMALJOHN, C. & HJELLE, B. (1997) Hantaviruses: a global disease problem. *Emerging Infectious Diseases*, 3, 95-104.
- SUZÁN, G. & CEBALLOS, G. (2005) The Role of Feral Mammals on Wildlife Infectious Disease Prevalence in Two Nature Reserves Within México City Limits. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 36, 479-484.
- SUZÁN, G., CEBALLOS, G. & MILLS, J. N. (2001) Serologic evidence of hantavirus infection in sigmodontine rodents in Mexico. *Journal of Wildlife Diseases*, 37, 391-393.
- SUZÁN, G., GALINDO, F. & CEBALLOS, G. (2000) La importancia del estudio de enfermedades en la conservación de fauna silvestre. *Vet. Mex*, 31, 223-230.
- SUZÁN, G., MARCÉ, E., GIERMAKOWSKI, J. T., MILLS, J. N., CEBALLOS, G., OSTFELD, R. S., ARMIÉN, B., PASCALE, J. M. & YATES, T. L. (2009) Experimental evidence for reduced rodent diversity causing increased hantavirus prevalence. *PLoS ONE*, 4, e5461-.
- SUZÁN, G., MARCÉ, E., GIERMAKOWSKI, T. J., ARMIÉN, B., PASCALE, J. M., MILLS, J. N., CEBALLOS, G., GÓMEZ, A., AGUIRRE, A. A., SALAZAR-BRAVO, J., ARMIÉN, A., PARMENTER, R. & YATES, T. (2008) The effect of habitat fragmentation and species diversity loss on hantavirus prevalence in Panama. *Animal Biodiversity and Emerging Diseases*. New York Academy of Sciences.
- TAYLOR, L. H., LATHAM, S. M. & WOOLHOUSE, M. E. J. (2001) Risk Factors for human disease emergence. *Phil. Trans. R. Soc. Lond*, 356, 983-989.
- TORO, J., VEGA, D. J., KHAN, A. S., MILLS, J. N., PADULA, P. & TERRY, W. (1998) An outbreak of hantavirus pulmonary syndrome, Chile, 1997. *Emerging Infectious Diseases*, 4, 687-694.
- TREVEJO, R., BARR., M. C. & ROBINSON, R. A. (2005) Important emerging bacterial zoonotic infections affecting the immunocompromised. *Vet. Res.*, 36, 493-506.

- UTRERA, A., DUNO, G., ELLIS, A. B. & SALAS, A. R. (2000) Small mammals in agricultural areas of the western llanos Venezuela: community structure, habitat associations, and relative densities. *Journal of Mammology*, 81.
- VADO-SOLÍS, I., PÉREZ-OSORIO, C., LARA-LARA, J. & RUIZ-PIÑA, H. (2003) Evidencia serológica de infección por Hantavirus en población humana del estado de Yucatán, México. *Rev. Biomed.*, 14, 221-225.
- VÁZQUEZ, L. B., MEDELLÍN & CAMERON, G. N. (2000) Population and community ecology of small rodents in montane forest of western Mexico. *Journal of Mammology*, 81, 77-85.
- VELÁZQUEZ, A., MAS, J. F., GALLEGOS, J. R. D., SAUCEDO, R. M., ALCÁNTARA, P. C., CASTRO, R., FERNÁNDEZ, T., BOCCO, G., EZCURRA, E. & PALACIO, J. L. (2002a) Patrones y tasas de cambio de uso de suelo en México. *Gaceta Ecológica*.
- VELÁZQUEZ, A., MAS, J. F., MAYORGA-SAUCEDO, R., DÍAZ, J. R., ALACÁNTARA, C., CASTRO, R., FERNÁNDEZ, T., PALACIO, J. L., BOCCO, G., GÓMEZ-RODRÍGUEZ, G., LUNA-GONÁLEZ, L., TREJO, I., LÓPEZ-GARCÍA, J., PALMA, M., PERALTA, A., PRADO-MOLINA, J. & GONZÁLEZ-MEDRANO, F. (2002b) Estado actual y dinámica de los recurso de México. *Biodiversitas*.
- VILLARREAL, VIERA, R. G., MARTÍNEZ, R. R., HERNÁNDEZ, J. S., ZEPEDA, J. C., CORREO, C. & TORRES, F. J. T. (2005) Diversificación productiva en el campo experimental Las Margaritas, Puebla, México. *Arch. Zootec.* , 45, 197 - 203.
- WELLS, R. M., YOUNG, J., WILLIAMS, R. J., ARMSTRONG, L. R., BUSICO, K. & KHAN, A. S. (1997) Hantavirus transmission in the United States. *Emerging Infectious Diseases*, 3, 361-365.
- WILLIAMS-LINERA, MANSON, R. & ISUNZA (2002) La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques*, 8, 73-89.
- WILLIAMS, E. S., YUILL, T., ARTOIS, M., FISCHER, J. & HAIGH, S. A. (2002) Emerging infectious diseases in wildlife. *Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epiz.*, 21, 139-157.

- WOLF, M. & BATZLI, G. O. (2002) Effects of forest edge on populations of white-footed mice *Peromyscus leucopus*. *Ecography*, 25, 193-199.
- WOOLHOUSE, M. E. J. & GOWTAGE-SEQUERIA, S. (2005) Host range and emerging and reemerging pathogens. *Emerging Infectious Diseases*, 11, 1842-1847.
- ZARZA, H. (2001) Estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en diversos hábitats en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Facultad de Estudios superiores Iztacala-Instituto de Ecología*. México.

DIVERSIDAD DE QUIRÓPTEROS Y FRECUENCIA DE ANTICUERPOS CONTRA RABIA EN UN PAISAJE FRAGMENTADO EN PUEBLA, MÉXICO.

2.1. INTRODUCCIÓN.

En México y América Latina una de las principales causas de pérdida de biodiversidad es la fragmentación del hábitat, proceso por el cual una gran extensión de hábitat es transformada en varios parches con una superficie total menor, aislados unos de otros por una matriz de hábitat diferente al original (Wilcove *et al.*, 1986). Este proceso se ve favorecido en áreas donde la agricultura y la ganadería dominan el paisaje (Morán y Galletti, 2002), transformado a bosques y selvas en paisajes heterogéneos formados por parches de vegetación original rodeados de una matriz compuesta por zonas de cultivo, pastizales y vegetación secundaria (Primack *et al.*, 2000). En la literatura existen estudios que sugieren que los murciélagos pueden ser usados como bioindicadores del estado de conservación de un sitio, ya que sus comunidades responden a las alteraciones ambientales como la fragmentación, a través del cambio en su diversidad, abundancia, y estructura. Por ejemplo se sabe que especies de la subfamilia Phyllostominae son sensibles a la perturbación del hábitat, mientras que murciélagos de la subfamilia Stenodermatinae, como *Sturnira lilium* son más abundantes en zonas perturbadas (Medellín *et al.*, 2000 Galindo, 2004, Castro-Luna *et al.*, 2007). Otra especie que se ha favorecido por las actividades humanas, en especial por la ganadería, es el vampiro común (*Desmodus rotundus*), reservorio del virus de la rabia y principal fuente de transmisión de rabia paralítica bovina en el ganado (Wunner, 2005).

El virus de la rabia es un virus con cadena RNA, pertenece a la familia Rhabdoviridae, género *Lyssavirus*, del que se conocen 7 genotipos divididos en dos grupos filogenéticamente distintos. El primer grupo está formado por dos genotipos africanos: genotipo *Mokola* (GT3-Africa), del cual no se conoce el reservorio principal, pero se ha

encontrado en musarañas y gatos y el genotipo *murciélago Lagos* (GT2-Africa), aislado en murciélagos frugívoros e insectívoros. El segundo grupo lo conforman 5 genotipos: *Duvhenage* (GT4- África) aislado en murciélagos insectívoros, Lisavirus 1 del murciélago europeo o EBLV-1 (GT5- Europa) encontrado en murciélagos insectívoros de los géneros *Eptesicus* y *Pipistrellus*, Lisavirus 2 del murciélago europeo o EBLV-2 aislado de murciélagos insectívoros del género *Myotis*, Lisavirus del murciélago australiano o ABLV, encontrado en murciélagos frugívoros de los géneros *Pteropus* y *Vespadelus* y el virus de rabia clásica (GT1- Mundial) de distribución mundial, encontrado en carnívoros, murciélagos hematófagos, frugívoros e insectívoros (Badrane *et al.*, 2001, Delmas *et al.*, 2008). La presencia del virus de rabia en dos órdenes de mamíferos ecológicamente diferentes se debe a un salto taxonómico ocurrido hace aproximadamente 1400 años cuando el virus pasó de los quirópteros a los carnívoros (Badrane and Tordo, 2001). Desde el punto de vista epidemiológico el virus de rabia clásica presenta dos ciclos diferentes, el urbano y el selvático. En México y América Latina el perro es el principal reservorio del ciclo urbano mientras que en el ciclo selvático participan diferentes especies de carnívoros y murciélagos que actúan como reservorios de la enfermedad (Belotto, 2002). Se sabe que los murciélagos no hematófagos pueden mantener ciclos endémicos independientes y pueden ser fuente de infecciones para el hombre como ocurre en Estados Unidos de América y Canadá donde se han presentado casos de rabia en humano transmitida por murciélagos insectívoros (Constantine, 1967, Pybus, 1986, Burnett, 1989). En Chile por ejemplo, después de erradicar la rabia urbana provocada por perro en 1985, el murciélago insectívoro *Tadarida brasiliensis* se convirtió en el principal reservorio silvestre de rabia (de Mattos *et al.*, 2000).

En México pocos son los estudios virológicos en murciélagos no hematófagos, aunque se ha llegado a aislar el virus en especies del género *Artibeus* y en *Tadarida brasiliensis* (Rubio *et al.*, 2000). Existen algunos estudios serológicos en especies de murciélagos neotropicales que reportan la presencia de anticuerpos contra rabia en diferentes especies de los géneros *Artibeus*, *Carollia* y *Sturnira*, así como en *Tadarida brasiliensis mexicana* y *Desmodus rotundus* (Ubico and McLean, 1995, Steece y Ortega et

al., 1987, Atlenbach, 1989). Sin embargo no se conoce la dinámica del virus en comunidades de murciélagos neotropicales dentro de paisajes fragmentados dominados por la agricultura y la ganadería.

Para poder entender el efecto de la diversidad sobre la dinámica de una enfermedad es importante conocer las propiedades de la especie huésped dentro de su comunidad (Keesing *et al.*, 2006). Existen varios estudios donde se ejemplifica la importancia de las propiedades del huésped; por ejemplo se ha observado que en comunidades donde el reservorio competente es la especie dominante, es decir la especie con mayor abundancia relativa, la prevalencia total es más alta que en aquellas comunidades donde el reservorio competente no domina o está ausente, además de ser comunidades con mayor diversidad de especies (Yahnke *et al.*, 2001, Ruedas *et al.*, 2004, Suzán *et al.*, 2009). Una herramienta importante en el estudio de la dinámica de enfermedades son los sistemas de información geográfica, pues nos permiten realizar análisis espaciales para poder conocer el efecto que tienen las características del paisaje sobre la distribución de una enfermedad (Pfeiffer y Hugh-Jones, 2002).

OBJETIVO GENERAL.

Conocer cómo afecta la fragmentación del hábitat a las comunidades de murciélagos y si el paisaje tiene algún efecto en la distribución de la frecuencia de anticuerpos contra rabia dentro de un sistema agropecuario.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Conocer la riqueza, abundancia, equidad y similitud de comunidades de murciélagos en un gradiente de perturbación, en un gradiente de vegetación y por fragmento muestreado

Conocer la distribución de la frecuencia de anticuerpos contra rabia dentro de comunidades de murciélagos en un gradiente de perturbación, por tipo de vegetación y por fragmento estudiado en un sistema agropecuario tropical en el noreste de Puebla, México.

2.2. MATERIAL Y MÉTODOS

Área de Estudio

El estudio se realizó dentro de las instalaciones del Campo Experimental “Las Margaritas” (CEM) del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), ubicado entre los municipios de Hueytamalco y Ayotoxco de Guerrero en la sierra Nororiental del estado de Puebla, con coordenadas 20° 0' 10'' N, 97° 21' 10'' W (Figura 1). Cuenta con 2,523 ha totales, su altitud promedio es de 500 msnm con un clima subtropical húmedo, precipitación media anual de 3000 mm y una temperatura media anual de 21°C. Su agostadero cerril cuenta con varias áreas de bosque tropical perennifolio, que suman alrededor de 403 ha, 600 ha de acahual y 1,370 ha de pastizales (Villarreal *et al.*, 2005). Es un sitio representativo de las zonas tropicales de México, donde se llevan a cabo actividades agrícolas y pecuarias, además de contar con varios fragmentos de bosque perennifolio y vegetación secundaria de diferentes tamaños y grado de aislamiento.

Sitios de Estudio

Se seleccionaron 6 fragmentos de diferente tamaño y diferente tipo de vegetación rodeados de potreros o pastizales (Cuadro 1; Fig. 1). Se seleccionaron dos fragmentos con acahual joven con una edad menor a 15 años, dos con acahual maduro (> 15 años) y dos fragmentos con bosque conservado (>30 años). Cada fragmento se dividió en un gradiente de perturbación: Interior, borde y matriz. Se consideró interior el centro del fragmento, mientras que borde a la zona de transición entre la vegetación del fragmento y el potrero o pastizal, con estratos bien definidos del tipo arbóreo, arbustivo, y herbáceo. Las especies vegetales presentes son de crecimiento rápido como *Cindoscolus multilobus*, *Dieffenbachia seguine*, *Parathesis* spp., *Clidemia petiolaris* y *Solan* spp. La matriz se definió como la zonas de pastizal destinadas al cultivo y a la ganadería, encontrándose especies vegetales exóticas como *Cynodon plectostachyus* (pasto estrella), *Panicum máximum* (pasto guinea) y especies colonizadoras como *Solanum* spp., *Clidemia petiolaris* y *Cindoscolus multilobus*.

La distancia promedio entre los fragmentos fue de 4 km; los fragmentos más cercanos se encontraron a 2 km y los más lejanos a 6 km de distancia.

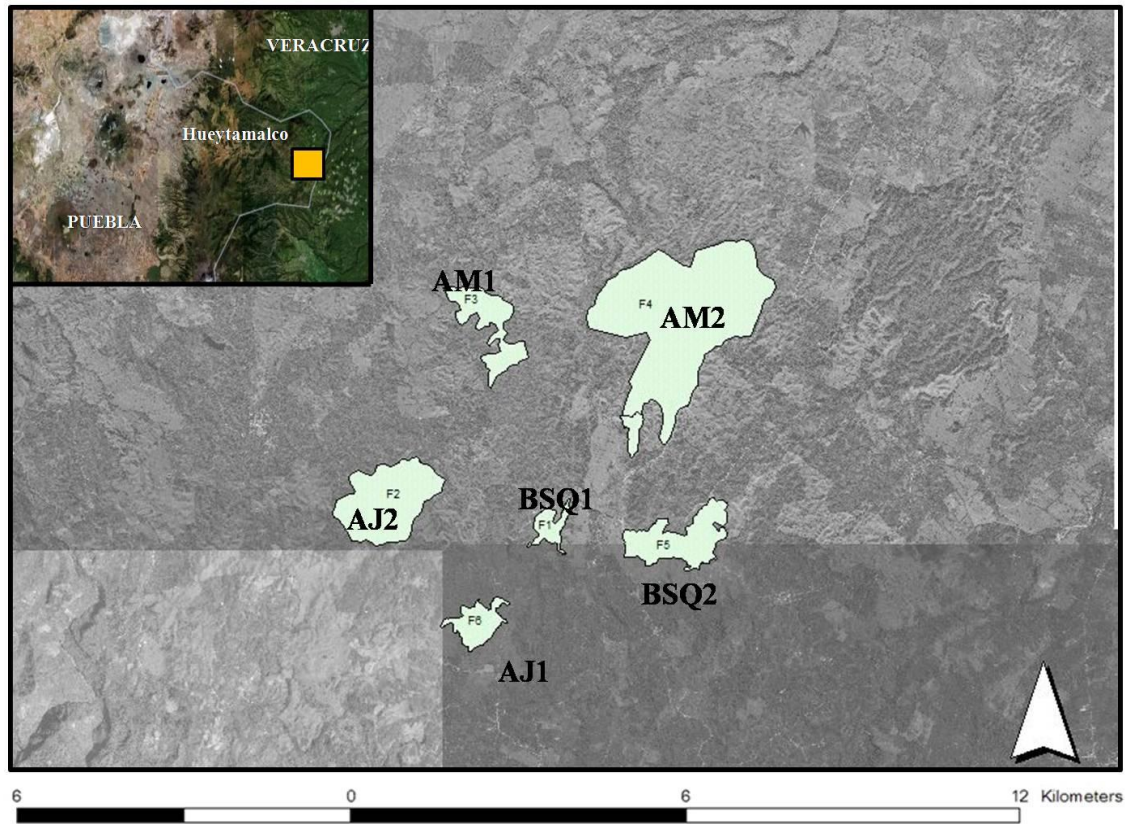


Figura 1. Ortofoto digital (INEGI) del área de estudio: fragmentos seleccionados en el Campo Experimental “Las margaritas”, Hueytamalco, Puebla.

Cuadro 1. Clasificación de los 6 fragmentos estudiados por tipo de vegetación y tamaño

| Identificación | Tipo de Vegetación | Tamaño (ha) |
|-----------------------|---------------------------|--------------------|
| BSQ1 | Bosque | 30 |
| AJ1 | Acahual joven | 53 |
| AM1 | Acahual maduro | 93 |
| BSQ2 | Bosque | 120 |
| AJ2 | Acahual joven | 192 |
| AM2 | Acahual maduro | 589 |

Muestreo de murciélagos.

La captura y muestreo de murciélagos se llevó a cabo en Junio y Diciembre del 2007 y Julio y Octubre del 2008. Se utilizaron 3 redes de niebla de 3 metros de altura por 12 metros de largo por cada nivel de perturbación, arregladas en forma de “T” para optimizar el esfuerzo de captura. Cada sitio se muestreó un total de dos noches. Las redes se abrieron al anochecer durante 4 horas, y se revisaban cada 30 minutos o antes dependiendo del número de murciélagos capturados. El manejo de todos los individuos capturados consistió en la identificación y registro de especie, medidas somáticas, sexo, edad, estado reproductivo, toma de muestra sanguínea, marcaje y liberación en el mismo sitio de captura. La identificación de especies se realizó con ayuda de las guías de campo de Reid, (1997) y Medellín et al. (1997). Las medidas somáticas se tomaron con vernier y fueron: largo de antebrazo, largo de pata derecha, largo de cola, largo total y largo de oreja derecha (Romero-Almaraz *et al.*, 2000). El peso se obtuvo con ayuda de pesolas con capacidad para 100 y 60 gramos. La edad se categorizó en adulto y juvenil. Para determinar la edad se observó la presencia de cartílago en la cuarta falange metacarpial, mientras que el estado reproductivo en las hembras se determinó por palpación del vientre y desarrollo de las glándulas mamarias teniendo las categorías: gestante y lactante; en los machos se determinó por la posición de los testículos, en: abdominales y escrotados (Romero-Almaraz *et al.*, 2000). Las especies de quirópteros capturadas se clasificaron en base al gremio trófico según la clasificación propuesta por Wilson (1973) en nectarívoras, frugívoras, hematófagas e insectívoras, en esta última categoría se agruparon a los insectívoros aéreos e insectívoros forrajeros. También se hizo una categorización en base a su respuesta a la fragmentación, de acuerdo a Galindo (2004), teniendo la siguiente clasificación: adaptable, vulnerable y dependiente de hábitat. Todos los individuos capturados fueron liberados en el mismo sitio de captura.

Obtención y procesamiento de sueros

La muestra de sangre obtenida fue colocada en un recipiente Multivette® con capacidad de 600 µl de sangre con gel-Z para favorecer la coagulación. Las muestras fueron centrifugadas a 3500 rpm durante 15 minutos para la obtención de suero, el cual fue colocado en tubos eppendorf y congelados. En el laboratorio del Centro Nacional de Microbiología Veterinaria del INIFAP se llevo a cabo una prueba de Eli-Rab® (Murrieta, 2008) para detectar la presencia de anticuerpos contra el virus de rabia en el suero. Esta prueba utiliza una proteína recombinante expresada en Baculovirus que expresa a la proteína G del virus de rabia, así como un segundo anticuerpo IgG , proteína G celular que reconoce la proteína G del virus de rabia. La lectura de la prueba se realizó con un lector de placas de ELISA a una densidad óptica de 490 nm de longitud de onda.

Análisis Estadísticos

La abundancia relativa de cada especie por categoría se obtuvo dividiendo el número de individuos de la especies i entre el total de individuos de todas las especies de la categoría. Para estimar la diversidad de mamíferos se calcularon los índices de diversidad Shannon-Wiener y Simpson (Krebs, 1999, Moreno, 2001). El índice de Shannon-Wiener (H) se obtuvo mediante la ecuación:

$$H = - \sum_{i=1}^s (p_i) (\log_2 p_i)$$

donde s = número de especies, p_i = proporción de la especie i con respecto a la comunidad. Este es un índice que asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra (Krebs, 1999). Adquiere valores de entre 0 cuando existe una sola especie y el logaritmo del número total de especies (s) cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Moreno, 2001). Se usó para comparar la diversidad entre los niveles de perturbación (interior, borde, matriz),

por tipo de vegetación y por tamaño de fragmento mediante una prueba estadística de *t de student* (Poole, 1974) . El índice de Simpson se calculó con la ecuación:

$$1 - D = \sum (p_i)^2$$

donde p_i es la proporción de individuos de la especie i dentro de la comunidad. Los valores van de 0 (baja diversidad) hasta casi 1, e indica la probabilidad de muestrear al azar dos individuos que pertenecen a especies diferentes (Krebs, 1999, Moreno, 2001). Además se calculó la diversidad máxima (H max) mediante el logaritmo del número de especies (s), el cual indica el valor de la diversidad en el caso de que todas las especies tuvieran el mismo número de individuos. Para medir la regularidad con la que los individuos se reparten entre las especies presentes en la comunidad, se calculó la *equidad*, dividiendo el valor del índice de Shannon - Wiener entre el logaritmo del número de especies presentes en la comunidad. Se comparó la similitud en la composición de especies entre los niveles del gradiente perturbación, entre tipos de vegetación y entre los fragmentos muestreados utilizando el coeficiente de similitud de Jaccard, con la ecuación:

$$S_j = \frac{J}{(a + b - j)}$$

en donde J es el número de especies compartidas en los sitios A y B, a = número de especies en el sitio A, b = número de especies en el sitio B. El intervalo de valores va de 0 cuando no se comparte ninguna especie hasta 1, cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies (Moreno, 2001). Se usó este coeficiente para construir dendogramas mediante el método UPGMA para graficar la similitud de especies entre los niveles del gradiente de perturbación, tipos de vegetación y entre los fragmentos muestreados. Los registros de individuos en la matriz, borde e interior fueron agrupados por fragmento para comparar la diversidad y equitatividad entre fragmentos y entre tipos de vegetación, así como para estimar la similitud entre fragmentos. Para analizar la relación entre la diversidad, tamaño de fragmento y prevalencia de anticuerpos contra rabia se usó el coeficiente de correlación Spearman, reemplazando los valores originales de ambas

variables, por números enteros positivos comenzando del 1 en adelante, que correspondían a su ordenamiento de menor a mayor magnitud.

Se aplicó una prueba de Ji cuadrada para identificar si existieron diferencias estadísticas entre las categorías del gradiente de perturbación y tipo de vegetación, además con el programa de análisis para datos epidemiológicos tabulados EPIDAT ver 3.1 se calculó la razón de momios, para conocer la magnitud de asociación entre el nivel de perturbación, el tipo de vegetación y la frecuencia de anticuerpos contra rabia.

2.3. RESULTADOS.

Se capturaron un total de 283 murciélagos de 20 especies. El mayor número de capturas (185) se obtuvo en el interior de los fragmentos, seguido del borde (68) y matriz (30). Las especies se agruparon en 3 familias: Mormoopidae y Vespertilionidae con 2 especies cada una, y Phyllostomidae con 16 especies, de las cuales 9 pertenecen a la subfamilia Stenodermatinae. Del total de las especies capturadas, 11 especies (55%) son frugívoras, 4 insectívoras (20%), 3 nectarívoras (15%) y 2 especies hematófagas (10%). En cuanto a la respuesta a la fragmentación, se capturaron 14 especies (70%) clasificadas como *adaptables* y 6 especies (30%) *vulnerables*; no se registró ninguna especie dependiente del hábitat (Cuadro 2). Se capturaron 15 especies de murciélagos en el interior, 15 en el borde, y 10 en la matriz (Cuadro 3). La curva de acumulación de especies por tipo de hábitat mostró que para alcanzar una asíntota de 15 especies en el interior se necesitaron 8 noches de muestreo, mientras que en el borde se necesitaron 6 noches de muestreo (Figura 2). En la matriz se requirieron 7 noches de muestreo para alcanzar una asíntota de 10 especies. En los dos fragmentos de bosque se capturaron 140 murciélagos, representando el 49% del total de individuos capturados. En el fragmento de mayor tamaño (AM2) se registró el mayor número de especies con 15, seguido del fragmento de bosque de menor tamaño (BSQ1), con 11 especies registradas. (Cuadro 4). En el acahual maduro se encontró la mayor riqueza con 16 especies, seguida del bosque con 13 y el acahual joven con 11 especies.

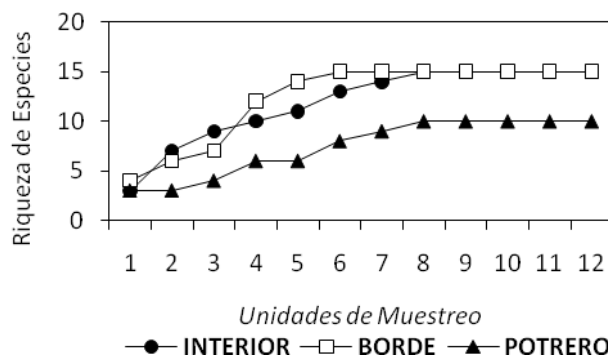


Figura 2. Curva de acumulación de especies de murciélagos por nivel de perturbación.

Diversidad, equidad y abundancia relativa.

La mayor diversidad de especies se encontró en el interior ($H = 2.111$), seguida del borde ($H = 2.104$) y matriz ($H = 2.084$). No se encontraron diferencias significativas en el índice de diversidad de Shannon (H) entre los niveles de perturbación (INT/BRD, $t = 0.464$ $p = 0.643$ BSQ/MTZ, $t = 0.931$ $p = 0.36$ y BRD/MTZ, $t = 0.336$ $p = 0.736$). En la matriz se encontró mayor equitatividad, $E = 0.803$ mientras que en el interior y en el borde se obtuvieron valores similares, $E = 0.550$ y $E = 0.546$ respectivamente. (Figura 9). Las especies más abundantes en la comunidad de murciélagos fueron *Sturnira lilium*, *Sturnira ludovici* y *Artibeus jamaicensis*, que en conjunto representaron el 56% del total de murciélagos capturados. Las especies dominantes por nivel de perturbación fueron *S. lilium* en el interior y borde con 33% y 37% respectivamente, y *S.ludovici* en la matriz con una abundancia relativa del 23% (Figura 3). Las especies exclusivas en el interior fueron *Pteronotus davyi*, *Carollia perspicillata*, *Centurio senex* y *Diphylla ecaudata*, en el borde fueron *Carollia brevicauda* y *Leptonycteris curusoae* y en la matriz sólo se encontró a *Myotis volans* como especie exclusiva.

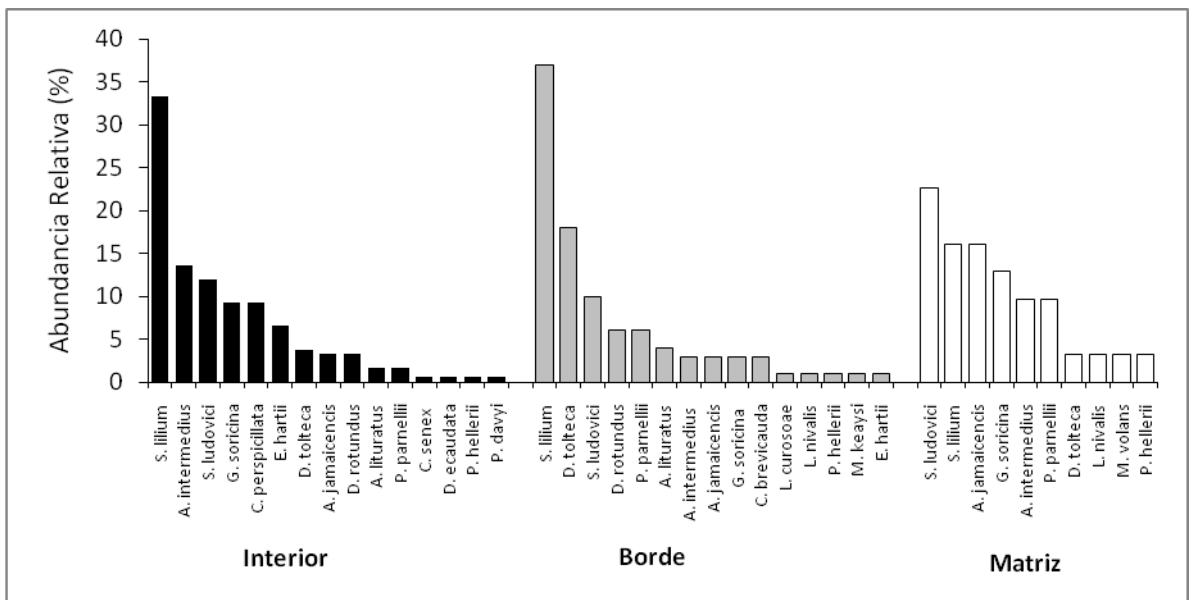


Figura 3. Abundancia relativa de murciélagos por tipo gradiente de perturbación

Cuadro 2. Número de capturas y clasificación de quirópteros por gradiente de perturbación

| <i>Familia/Subfamilia Especie</i> | <i>Interior</i> | <i>Borde</i> | <i>Matriz</i> | <i>Dieta</i> | <i>Respuesta a la Fragmentación</i> |
|---------------------------------------|-----------------|--------------|---------------|--------------|---|
| Familia Mormoopidae | | | | | |
| <i>Pteronotus davyi</i> | 1 | 0 | 0 | INS | A |
| <i>Pteronotus parnelli</i> | 3 | 4 | 3 | INS | A |
| Familia Phyllostomidae | | | | | |
| Subfamilia Glossophaginae | | | | | |
| <i>Glossophaga soricina</i> | 17 | 2 | 4 | NCT | A |
| <i>Leptonycteris curusoae</i> | 0 | 1 | 0 | NCT | V |
| <i>Leptonycteris nivalis</i> | 1 | 1 | 1 | NCT | V |
| Subfamilia Carolliinae | | | | | |
| <i>Carollia brevicauda</i> | 0 | 2 | 0 | FRU | V |
| <i>Carollia perspicillata</i> | 17 | 0 | 0 | FRU | A |
| Subfamilia Stenodermatinae | | | | | |
| <i>Artibeus intermedius</i> | 25 | 2 | 3 | FRU | A |
| <i>Artibeus jamaicensis</i> | 6 | 0 | 5 | FRU | A |
| <i>Artibeus lituratus</i> | 3 | 3 | 3 | FRU | A |
| <i>Centurio senex</i> | 1 | 0 | 0 | FRU | V |
| <i>Dermanura tolteca</i> | 7 | 12 | 0 | FRU | A |
| <i>Enchisthenes hartii</i> | 12 | 1 | 0 | FRU | V |
| <i>Platyrrhinus helleri</i> | 1 | 1 | 1 | FRU | V |
| <i>Sturnira lilium</i> | 61* | 25* | 5 | FRU | A |
| <i>Sturnira ludovici</i> | 22 | 7 | 7* | FRU | A |
| Subfamilia Desmodontinae | | | | | |
| <i>Desmodus rotundus</i> | 6 | 4 | 0 | HEM | A |
| <i>Diphylla ecaudata</i> | 1 | 0 | 0 | HEM | A |
| Familia Vespertollinidae | | | | | |
| <i>Myotis keaysi</i> | 0 | 1 | 1 | INS | V |
| <i>Myotis volans</i> | 0 | 0 | 1 | INS | A |
| Total de Capturas | 183 | 68 | 30 | | |
| Total de Especies | 15 | 15 | 10 | | |

Dieta (Wilson, 1973): **INS**; Insectívoro, **NCT**; Nectarívoro, **FRU**; Frugívoro, **HEM**; Hematófago. *Respuesta a la Fragmentación* (Galindo, 2004): **A**; Adaptable, **V**; Vulnerable. (*) Especie con mayor abundancia en cada gradiente.

La diversidad de murciélagos por fragmento fue mayor en el AM2 (H=2.259), fragmento de mayor tamaño y significativamente diferente a los demás fragmentos (Cuadro 6) a excepción de AJ2 (H= 1.99), segundo fragmento más diverso y de mayor área. El fragmento con menor diversidad fue AJ1 (H=1.277), segundo fragmento más pequeño, siendo significativamente diferente a todos los demás fragmentos (Cuadro 6). Este fragmento presentó el valor más alto de equitatividad (E= 0.896), mientras que BSQ1, fragmento de menor área obtuvo el valor más bajo (E= 0.579). La diversidad de murciélagos por tipo de vegetación fue mayor en el acahual joven (H=2.313), mientras que el bosque presentó el menor índice de diversidad (H=1.843). El bosque presentó una diversidad significativamente menor a la del acahual joven (t=3.54, p<0.05) y a la del acahual maduro (t=3.01, p<0.05). *Sturnira lilium* fue la especie dominante en bosque y acahuales con más del 30% de abundancia relativa. En el pastizal la especie dominante fue *S. ludovici* con 20% de abundancia relativa.

Cuadro 3. Riqueza, diversidad y equitatividad de murciélagos por nivel de perturbación.

| | INT | BRD | MTZ |
|----------------------|-------|-------|-------|
| Capturas | 183 | 68 | 31 |
| Riqueza (S) | 15 | 15 | 10 |
| Shannon (H) | 2.111 | 2.104 | 2.084 |
| H max | 2.708 | 2.708 | 2.203 |
| Simpson (1-D) | 0.830 | 0.810 | 0.857 |
| Equitatividad | 0.779 | 0.777 | 0.905 |

Cuadro 4. Riqueza, diversidad y equidad de murciélagos por fragmento.

| | BSQ1 | AJ1 | AM1 | BSQ2 | AJ2 | AM2 |
|----------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Capturas | 53 | 7 | 38 | 47 | 51 | 85 |
| Riqueza (S) | 11 | 4 | 11 | 9 | 10 | 15 |
| Shannon (H) | 1.852 | 1.277 | 1.891 | 1.836 | 1.99 | 2.259 |
| H max | 2.398 | 1.386 | 2.398 | 2.197 | 2.303 | 2.708 |
| Simpson(1-D) | 0.773 | 0.694 | 0.795 | 0.797 | 0.837 | 0.859 |
| Equitatividad | 0.772 | 0.921 | 0.789 | 0.835 | 0.864 | 0.834 |

Cuadro 5. Riqueza, diversidad y equidad de murciélagos por tipos de vegetación.

| | BSQ | AM | AJ | PAST |
|----------------------|------------|-----------|-----------|-------------|
| Riqueza (S) | 11 | 16 | 16 | 10 |
| Capturas | 85 | 123 | 130 | 30 |
| Shannon (H) | 1.843 | 2.259 | 2.313 | 2.119 |
| Simpson (1-D) | 0.771 | 0.853 | 0.865 | 0.864 |
| Equitatividad | 0.769 | 0.815 | 0.834 | 0.920 |

Cuadro 6. Prueba de *t student* (Poole, 1974) para comparar la diversidad (H) de murciélagos entre fragmentos (* $p < 0.05$).

| | | | | | |
|-------------|-------------|------------|------------|------------|------------|
| <i>AJI</i> | 2.457* | | | | |
| <i>AMI</i> | 0.008 | 2.371* | | | |
| <i>AM2</i> | 0.044 | 2.517* | 0.044 | | |
| <i>AJ2</i> | 0.825 | 3.147* | 0.742 | 0.952 | |
| <i>BSQ2</i> | 2.436* | 4.2* | 2.2* | 2.735* | 1.905 |
| | <i>BSQ1</i> | <i>AJI</i> | <i>AMI</i> | <i>AM2</i> | <i>AJ2</i> |

Similitud de especies

Los niveles de perturbación más similares en cuanto a composición de especies fueron el interior y el borde con 11 especies compartidas y un índice de similitud (J) de 0.58. Los hábitat que menos especies compartieron fueron el interior y la matriz con 7 especies ($J = 0.39$); entre borde y matriz se compartieron 9 especies ($J = 0.56$) (Figura 4). El bosque y la matriz fueron los tipos de vegetación menos similares con 6 especies compartidas y un índice de similitud de 0.31 (Figura 5). El índice de similitud de Jaccard entre fragmentos, mostró que los sitios con mayor similitud fueron AM2 con AM1 ($J = 0.625$), los cuales compartieron 10 especies, al igual que AM2 con BSQ1 ($J = 0.625$). (Figura 6). Los tipos de vegetación acahual maduro y acahual joven compartieron el mayor número de especies con 15, con un índice de similitud de Jaccard de 0.88.

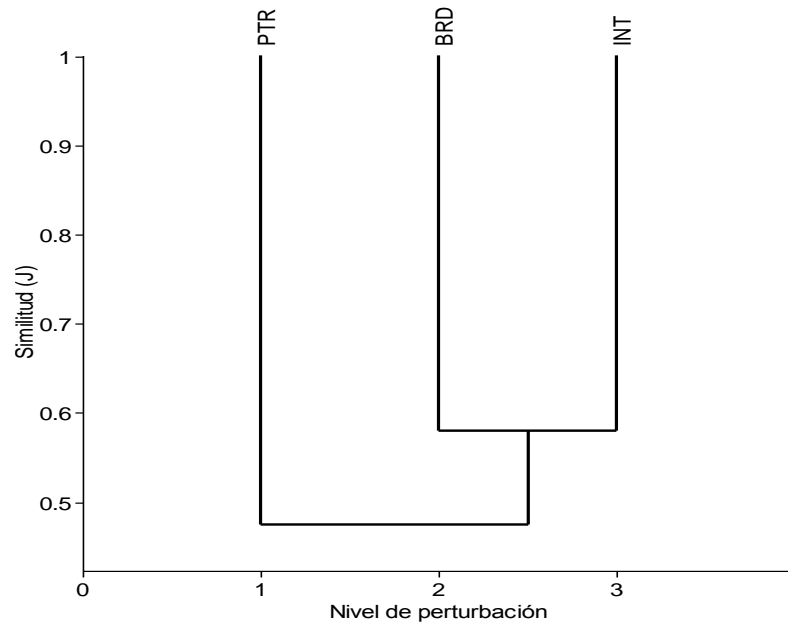


Figura 4. Dendrograma de similitud de especies entre niveles de perturbación

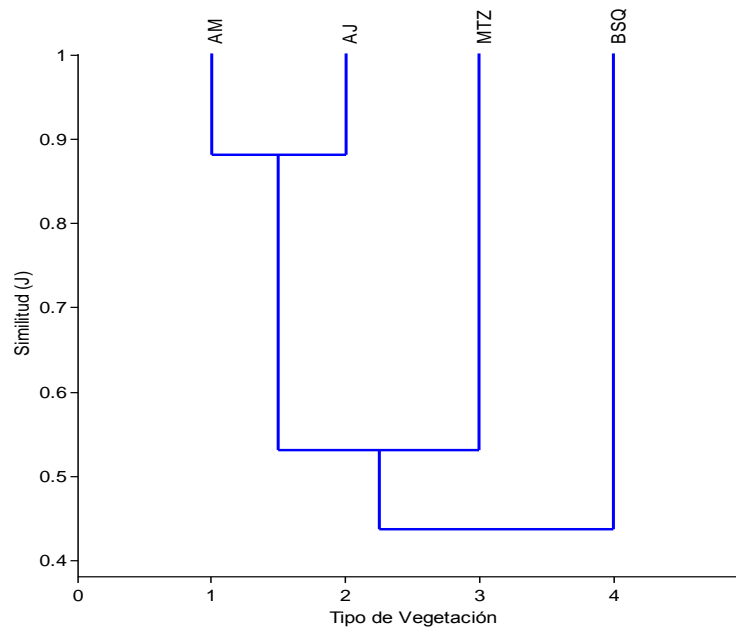


Figura 5. Dendrograma de similitud de especies entre fragmentos

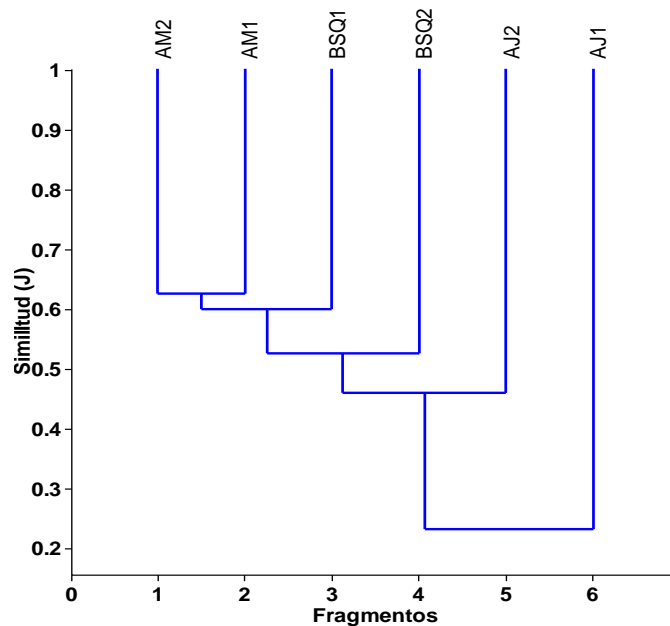


Figura 6. Dendrograma de similitud de especies entre tipos de vegetación

Frecuencia de anticuerpos contra rabia.

Se analizaron 94 muestras de suero de 17 especies de las 3 familias de quirópteros registradas en el área de estudio mediante la prueba de ELISA indirecta. Se detectaron 74 muestras positivas (79%) a anticuerpos contra rabia. La mayor frecuencia se encontró en el borde (BRD) con 82% (45/55), seguido de la matriz (MTR) con 80% (16/20), e interior (INT) con 68% (13/19). No se encontró diferencia significativa en la frecuencia de anticuerpos entre niveles de perturbación ($X^2 = 1.53$, gl = 2, $p = 0.463$), entre fragmentos ($X^2 = 2.014$ gl = 5, $p = 0.847$) o entre tipos de vegetación ($X^2 = 3.54$, g.l. = 3, $p = 0.475$). No se encontró una correlación entre la frecuencia de anticuerpos y el tamaño de fragmento ($r = 0.146$ $p = 0.783$ $n = 6$). Para calcular la razón de momios (RM) se tomó como factor de riesgo el nivel de perturbación matriz (MTZ) (OR = 1.10, IC de 0.323 a 3.765, $p = 0.875$), y el nivel de perturbación MTZ junto con borde (BRD) (OR = 2.01, IC de 0.650 a 6.214, $p = 0.219$) sin encontrar una asociación estadísticamente significativa. El tipo de vegetación acahual joven presentó la mayor frecuencia de anticuerpos con el 84% (16/19), seguido del

acahual maduro (35/45) y matriz (16/20) con 80% respectivamente. El bosque fue el tipo de vegetación con menor frecuencia de anticuerpos contra rabia con el 60% (6/10) (Figura 7). El fragmento de menor tamaño (BSQ1) presentó la menor frecuencia de anticuerpos contra rabia con 67% (6/9), mientras que en el de mayor área se obtuvo una frecuencia de 86% (16/22) (Figura 8). No se encontraron diferencias significativas en las frecuencias por fragmento ($\chi^2 = 2.0149$, g.l. = 5, $p = 0.847$).

Se detectaron anticuerpos contra rabia en 16 especies de 17 analizadas: *Artibeus intermedius*, *A. lituratus*, *A. jamaicensis*, *Carollia brevicauda*, *C. perspicillata*, *Dermanura tolteca*, *Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata*, *Enchisthenes hartii*, *Glossophaga soricina*, *Leptonictus curasoae*, *L. nivalis*, *Platyrrhinus helleri*, *Pteronotus parnelli*, *Sturnira lilium* y *S. ludovici*. Sólo en *Myotis volans* no se detectaron anticuerpos contra rabia. Las especies con mayor porcentaje de frecuencia de anticuerpos, (considerando sólo aquellas especies con un tamaño de muestra mayor a 10) fueron *S. ludovici*, 54% (7/13), *D. tolteca*, 64% (7/11) y *S. lilium* con 90% (26/29), la cual fue significativamente diferente de las demás ($\chi^2 = 6.980$, g.l. = 2, $p < 0.005$) (Figura 9). El vampiro común (*Desmodus rotundus*) fue registrado en el interior y en el borde con una abundancia relativa del 3% (6/183) y 6% (4/68) respectivamente, mientras que por tipo de vegetación se capturó en acahual joven (AR = 7%) y acahual maduro (AR = 5%).

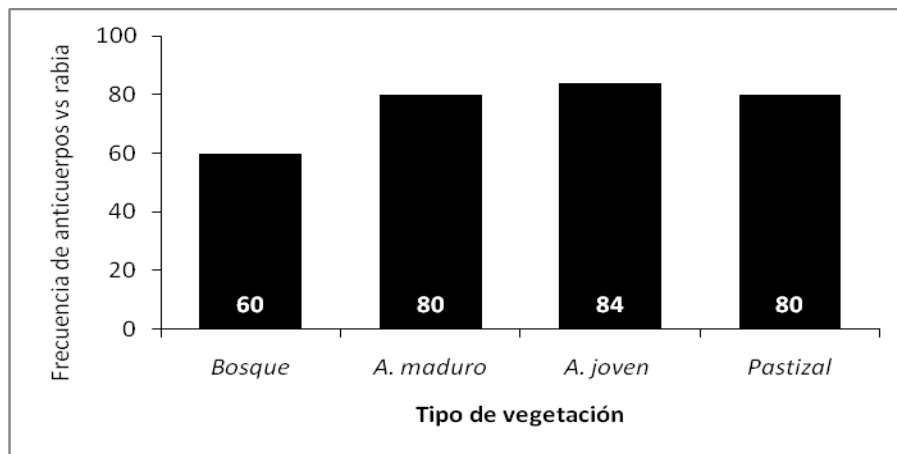


Figura 7. Frecuencia de anticuerpos contra rabia por fragmento.

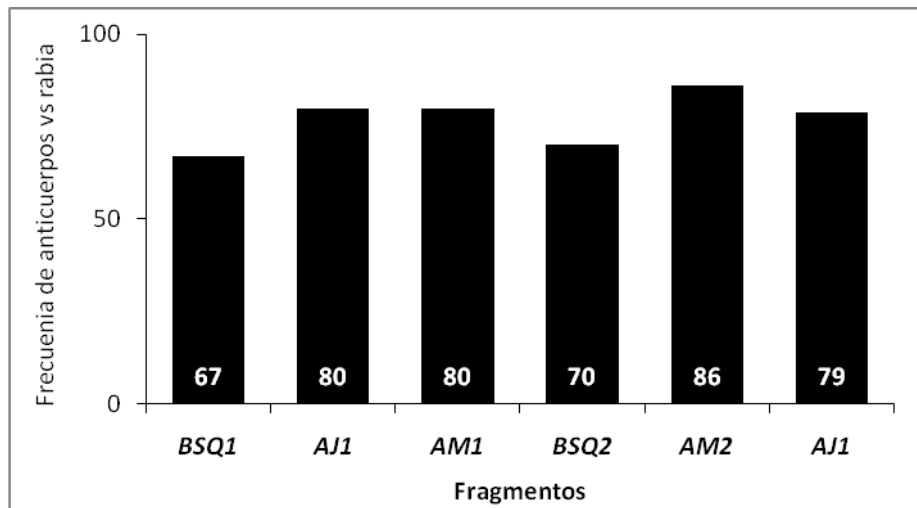


Figura 8. Frecuencia de anticuerpos contra rabia por tipo de vegetación.

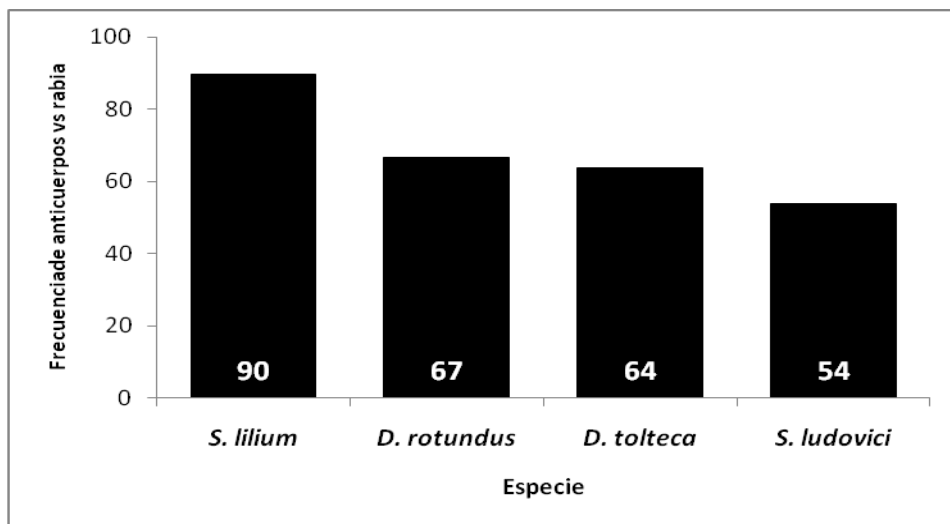


Figura 9. Frecuencia de anticuerpos en cuatro especies de murciélagos generalistas de hábitat

Cuadro 7. Especies de murciélagos analizadas para la detección de anticuerpos contra rabia por Eli Rab®.

| Familia/Subfamilia | | | |
|--|------------------|------------------|------------------|
| Especie | (+) | (-) | Total |
| <u>Familia Mormoopidae</u> | | | |
| <i>Pteronotus parnelli</i> | <u>5</u> | <u>2</u> | <u>7</u> |
| <u>Familia Phyllostomidae</u> | | | |
| <u>Subfamilia Glossophaginae</u> | | | |
| <i>Glossophaga soricina</i> | <u>3</u> | <u>1</u> | <u>4</u> |
| <i>Leptonycteris currosoae</i> | <u>1</u> | <u>0</u> | <u>1</u> |
| <i>Leptonycteris nivalis</i> | <u>2</u> | <u>0</u> | <u>2</u> |
| <u>Subfamilia Carolliinae</u> | | | |
| <i>Carollia brevicauda</i> | <u>1</u> | <u>0</u> | <u>1</u> |
| <i>Carollia perspicillata</i> | <u>1</u> | <u>0</u> | <u>1</u> |
| <u>Subfamilia Stenodermatinae</u> | | | |
| <i>Artibeus intermedius</i> | <u>4</u> | <u>0</u> | <u>4</u> |
| <i>Artibeus jamaicensis</i> | <u>4</u> | <u>0</u> | <u>4</u> |
| <i>Artibeus lituratus</i> | <u>3</u> | <u>0</u> | <u>3</u> |
| <i>Dermanura tolteca</i> | <u>7</u> | <u>4</u> | <u>11</u> |
| <i>Enchisthenes hartii</i> | <u>1</u> | <u>0</u> | <u>1</u> |
| <i>Platyrrhinus helleri</i> | <u>2</u> | <u>0</u> | <u>2</u> |
| <i>Sturnira lilium</i> | <u>26</u> | <u>3</u> | <u>29</u> |
| <i>Sturnira ludovici</i> | <u>7</u> | <u>6</u> | <u>13</u> |
| <u>Subfamilia Desmodontinae</u> | | | |
| <i>Desmodus rotundus</i> | <u>6</u> | <u>3</u> | <u>9</u> |
| <i>Diphylla ecaudata</i> | <u>1</u> | <u>0</u> | <u>1</u> |
| <u>Familia Vespertollinidae</u> | | | |
| <i>Myotis volans</i> | <u>0</u> | <u>1</u> | <u>1</u> |
| <u>TOTAL</u> | <u>74</u> | <u>20</u> | <u>94</u> |

2.4. DISCUSIÓN

Riqueza, diversidad y similitud de murciélagos.

Las 20 especies registradas en este estudio representan el 37% de las especies con distribución potencial en la zona (Ceballos et al., 2005b) y el 14% de las especies en México (Ceballos *et al.*, 2005a). La lista de familias representadas en la comunidad de murciélagos fue consistente con otros estudios en zonas agrícolas y ganaderas tropicales (Medina et al., 2007, Medellín et al., 2000, Sosa et al., 2008, Estrada and Estrada-Coates, 2002), siendo la familia Phyllostomidae la mejor representada con 16 especies, de las cuales más de la mitad pertenecen a la subfamilia Stenodermatinae. Se registró una clara dominancia de la familia Phyllostomidae que puede estar explicada debido a la forma de colocación de las redes de niebla, ya que no fue posible capturar especies que se alimentan a grandes alturas como las de la familia Molossidae. El gradiente de perturbación analizado a escala local, no influyó en los valores de equitatividad, riqueza y diversidad de murciélagos, aunque el valor de equitatividad obtenido en la matriz fue cercano a 1, indicando que las abundancias relativas de las especies que conforman la comunidad de murciélagos en la matriz son muy parecidas (Krebs, 1999). Por el contrario se encontró una clara dominancia de *Sturnira lilium* tanto en el interior como en el borde. Diversos autores identifican al género *Sturnira* como bioindicador de zonas con altos grados de perturbación cuando su abundancia relativa rebasa el 35% (Medellín *et al.*, 2000, Zarza, 2001, Galindo, 2004). La ausencia de algún taxón también puede ser indicadora de perturbación, por ejemplo a lo largo del estudio no se registró ninguna especie de la subfamilia Phyllostominae, asociada a lugares bien conservados (Medellín *et al.*, 2000, Galindo, 2004). La composición de especies de la comunidad de murciélagos registrada en el CEM indica un alto grado de perturbación regional. El 70% de las especies registradas son clasificadas como adaptables. El gradiente de perturbación no fue importante en la diversidad de murciélagos, a diferencia del tipo de vegetación, donde el acahual joven fue significativamente más diverso, y fue donde se registró un mayor número de especies y mayor número de capturas. Esto podría explicarse debido a que los requerimientos de nicho

de especies de murciélagos y su composición está en función del tipo y calidad de vegetación (Medellín *et al.*, 2000, Galindo, 2004). Estos resultados contrastan con estudios donde el ensamblaje de las comunidades de murciélagos cambian conforme cambia el estado sucesional de la vegetación (Schulze *et al.*, 2000, Avila-Cabadilla *et al.*, 2009). estas diferencias podrían atribuirse a la escala, ya que el área de estudio se encuentra inmersa de un paisaje dominado por la agricultura y la ganadería, en donde sólo existen fragmentos de bosque con un intenso efecto de borde. La influencia del tamaño de fragmento sobre la diversidad no fue determinante, pues no existió una correlación significativa entre el área del fragmento y la diversidad. Estos resultados, junto con aquellos de similitud de especies por tipo de vegetación, sugieren un efecto positivo de la calidad del hábitat sobre la diversidad de murciélagos. Se sabe que los murciélagos neotropicales pueden moverse dentro de pastizales con arboles aislados (Galindo y Sosa, 2003) así como usar diferentes tipos de hábitats dentro de paisajes fragmentados, desplazándose en un rango de distancia de 0.5 a 2.5 km entre un fragmento a otro (Medina *et al.*, 2007) usando los diferentes parches de vegetación como refugio y como zonas de forrajeo.

Frecuencia de anticuerpos contra rabia.

El gradiente de perturbación no influyó en la frecuencia de anticuerpos contra rabia, así como tampoco el tamaño o estado de conservación de los fragmentos. Al analizar las frecuencias de anticuerpos contra rabia por especie, se observa una tendencia de mayor frecuencia en las especies con mayor abundancia relativa (*Sturira liliun* y *S. ludovici*). Dichas especies son de hábitos frugívoros, lo que disminuye el riesgo de transmisión de rabia a otras especies en especial al ganado y al hombre. Por lo tanto, podrían estar actuando como huéspedes finales de la infección, contrario a lo que ocurre con el vampiro común (*Desmodus rotundus*), reservorio competente y de gran importancia en la transmisión de rabia al ganado y al hombre (Loza-Rubio *et al.*, 1999, Wunner, 2005). La abundancia y distribución de *Desmodus rotundus* en este estudio no se comportó como lo esperado, al no registrarse su presencia en la matriz, que es donde se esperaría fuera la especie dominante debido a la presencia de ganado. Sin embargo esto se explica debido al

uso de los fragmentos por el ganado, debido a que el borde y el interior eran utilizados como refugio durante las noches. Se observó que la presencia del vampiro común (*D. rotundus*) fue influida por el estado de conservación del hábitat, estando presente sólo en fragmentos con vegetación secundaria. Aun así *D. rotundus* presenta valores moderados tanto en su abundancia relativa como en su frecuencia de anticuerpos contra rabia. Los altos valores de frecuencia obtenidos en especies no hematófagas sugieren que las comunidades de murciélagos asociados al sistema agropecuario se están recuperando de la exposición a la infección (Messenger *et al.*, 2003), o la existencia de un estado sub-clínico de la enfermedad como lo sugieren estudios donde se ha aislado el virus de rabia en muestras provenientes en murciélagos sanos (Echeverría *et al.*, 2001) y en vampiros infectados experimentalmente sin signos clínicos (Aguilar-Setién *et al.*, 2005). Los porcentajes de frecuencias de anticuerpos encontrados contrastan con el estudio de Salas-Rojas *et al.*, (2005) en el estado de Colima, donde se compararon sitios con perturbación contra sitios conservados, encontrando que en estos últimos la frecuencia de anticuerpos fue mayor, explicando sus resultados debido al tamaño de muestra obtenido y no por la diversidad o identidad de las especies registradas (Salas-Rojas *et al.*, 2004). Sin embargo Case y colaboradores (2009, datos sin publicar) encontraron diferencias significativas en las frecuencias de anticuerpos contra rabia entre sitios conservados de la selva Lacandona contra sitios con alto grado de perturbación antropogénica de Tabasco, con frecuencias del 30% y 60% respectivamente. Esto podría sugerir la importancia de la escala de aproximación del estudio. La frecuencia de anticuerpos contra rabia encontrada en este estudio está dentro del rango de frecuencias reportadas en especies de murciélagos no hematófagos de Canadá y Estados Unidos, que van del 20% al 80% de frecuencia (Constantine, 1967, Pybus, 1986, Burnett, 1989, Steece y Atlenbach, 1989, Messenger *et al.*, 2003).

Para tratar de explicar la dinámica del virus de la rabia en murciélagos se han desarrollado modelos matemáticos como el propuesto por Dimitrov *et al.* (2007), quien propone dos modelos: (1) un modelo individual de respuesta inmune, en el cual la probabilidad de desarrollar la enfermedad depende de la carga viral inicial, como lo sugiere

Aguilar-Setién (2005) en su estudio con saliva de vampiros infectados; y (2) un modelo de enfermedad de población, donde la persistencia de la enfermedad depende de la remoción de individuos enfermos, señalando que a una baja tasa de remoción se tendrá un estado endémico de infección, caracterizado por una proporción baja de animales infectados y una alta proporción de murciélagos expuestos e inmunes (Dimitrov *et al.*, 2007). Al registrarse altas frecuencias de anticuerpos contra rabia en especies que podrían servir como reservorios incompetentes para la transmisión del virus al ganado y/o al hombre, se sugiere que la diversidad de especies de murciélagos puede servir como un mecanismo amortiguador para el brote de rabia en zonas endémicas del país. La adición de especies podría reducir la densidad relativa de huéspedes infectados, al reducir la tasa de contacto entre individuos susceptibles e infectados o disminuyendo la probabilidad de transmisión dada por un encuentro (Keesing *et al.*, 2006).

El presente estudio es una primera aproximación a la dinámica de la rabia en quirópteros neotropicales a una escala local. El comparar las frecuencias de anticuerpos contra rabia a una mayor escala y en diferentes tipos de hábitat, así como realizar estudios de patogenia, será de vital importancia para empezar a entender la dinámica del virus de la rabia dentro de comunidades de murciélagos neotropicales y el papel que podrían jugar las especies dominantes dentro de la comunidad en la transmisión del virus de la rabia.

2.5 CONCLUSIONES

- La fragmentación y pérdida del hábitat provocada por actividades agrícolas y pecuarias no tuvo un impacto significativo en la riqueza, diversidad de murciélagos. Aunque si lo tuvo en el ensamblaje de las especies.
- La comunidad de quirópteros asociados al sistema agropecuario, estuvo compuesta en su mayoría por especies generalistas de hábitat, observándose una clara dominancia de éstas en los tres niveles de perturbación, en todos los tipos de vegetación, así como en cada fragmento.
- La similitud de especies de mamíferos silvestres entre fragmentos reflejó claramente el gradiente de perturbación y el estado de conservación de la vegetación.
- La alta frecuencia de anticuerpos contra rabia encontrada en el estudio indica que el virus de la rabia está circulando dentro de la comunidad de murciélagos y que es probable la existencia de un estado sub clínico de la enfermedad, donde los individuos se recuperen de la infección.
- No todas las especies de murciélagos, representan un riesgo de salud pública o pecuaria; por el contrario, se sugiere que niveles altos de riqueza y diversidad dentro de las comunidades de murciélagos disminuyen el riesgo de brotes epizooticos.
- La mayoría de las especies positivas a anticuerpos contra rabia no son reservorios competentes en la transmisión de rabia al ganado o al hombre, al ser de hábitos insectívoros y frugívoros, aunque se desconoce la dinámica del virus en estas especies.

- Este estudio es uno de los primeros en relacionar la ecología del paisaje con la dinámica del virus de la rabia en comunidades de murciélagos neotropicales, resaltando la importancia de realizar estudios a largo plazo para conocer mejor el efecto la fragmentación y pérdida del hábitat en la dinámica del virus de la rabia dentro de comunidades de murciélagos y el papel de las diferentes especies en el amortiguamiento o amplificación de la infección en áreas donde la agricultura y la ganadería dominan el paisaje.

2.6 BIBLIOGRAFÍA

- AGUILAR-SETIÉN, LOZA-RUBIO, E., SALAS, A. R., BRISSEAU, N., CLIQUET, F. & PASTORET, P.-P. (2005) Salivary excretion of rabies virus by healthy vampire bats. . *Epidemiol. Infect.*, 133, 517-522.
- AVILA-CABADILLA, L. D., STONER, K. E., HENRY, M. & ANORVE, A. Y. (2009) Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, En prensa.
- BADRANE, H., BAHLOUL, C., PERRIN, P. & TORDO, N. (2001) Evidence of two Lyssavirus phylogroups with distinct pathogenicity and immunogenicity. *Journal of Virology*, 75, 3268-3276.
- BADRANE, H. & TORDO, N. (2001) Host switching in lyssavirus history from the chiroptera to the carnivora orders. *Journal of Virology*, 75, 8096-8104.
- BELOTTO, A. J. (2002) Rabia silvestre en las americas. *SIMPOSIO INTERNACIONAL DE SALUD PÚBLICA (Inocuidad de Alimentos, Zoonosis y Fiebre Aftosa), PROTECCIÓN SANITARIA Y DESARROLLO AGROPECUARIO, ICA – OPS*. Bogotá, Colombia.
- BURNETT, C. D. (1989) Bat rabies in Illinois: 1965 to 1986. *Journal of Wildlife Diseases*, 25, 10-19.
- CASTRO-LUNA, A. A., SOSA, V. J. & CASTIILLO-CAMPOS, G. (2007) Bat assemblages in a naturally fragmented ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: species richness, diversity and spatio-temporal dynamics. *Animal Conservation*, 10, 219-228.
- CEBALLOS, G., CABRALES, J. A., MEDELLÍN, R. A. & DOMÍNGUEZ-CASTELLANOS, Y. (2005a) Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 9, 21-71.
- CEBALLOS, G., OLIVA, G. & ARITA, H. (2005b) *Los Mamíferos Silvestres de México*, México D.F., CONABIO.

- CONSTANTINE, D. G. (1967) Bat rabies in the southwestern United States. *Public Health Rep.*, 82, 867-888.
- DE MATTOS, C. A., FAVI, M., YUNG, V., PAVLETIC, C. & CECILIA, C. D. M. (2000) Bat rabies in urban centers in Chile. *Journal of Wildlife Diseases*, 36, 231-240.
- DELMAS, O., HOLMES, E. C., TALBI, C., LARROUS, F., DACHEUX, L., BOUCHIER, C. & BOURHY, H. (2008) Genomic diversity and evolution of the Lyssaviruses. *PLoS ONE*, 3, e2057.
- DIMITROV, D. T., HALLAM, T. G., RUPPRECHT, C. E., TURMELLE, A. S. & MCCRACKEN, G. F. (2007) Integrative models of bat rabies immunology, epizootiology and disease demography. *Journal of Theoretical Biology*, 245, 498-509.
- ECHEVERRÍA, J. E., AVELLÓN, A., JUSTE, J., VERA, M. & IBANEZ, C. (2001) Screening of active lyssavirus infection in wild bat populations by viral RNA detection on oropharyngeal swabs. *Journal of Clinical Microbiology*, 39, 3678-3683.
- ESTRADA, A. & ESTRADA-COATES, R. (2002) Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*, 103, 237-245.
- GALINDO, G. J. (2004) Clasificación de los murciélagos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana*, 20, 239-243.
- GALINDO, G. J. & SOSA, V. J. (2003) Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *The Southwestern Naturalist*, 48, 579-589.
- KEESING, F., HOLT, R. D. & OSTFELD, R. S. (2006) Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters*, 9, 485-498.
- KREBS, C. J. (1999) *Ecological Methodology*, Addison-Wesley Educational.
- LOZA-RUBIO, E., AGUILAR-SETIÉN, BAHLOUL, C., BROCHIER, B., PASTORET, P. P. & TORDO, N. (1999) Discrimination between epidemiological cycles of rabies in Mexico. *Archives of Medical Research*, 30, 144-149.

- MEDELLÍN, R. A., EQUIHUA, M. & AMIN, M. A. (2000) Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforest. *Conservation Biology*, 14, 1666-1675.
- MEDINA, A., HARVEY, C. A., MERLO, D. S., VÍLCHEZ, S. & HERNÁNDEZ, B. (2007) Bat diversity and movement in an agricultural landscape in Matiguás, Nicaragua. *Biotropica*, 39, 120-128.
- MESSENGER, S., RUPPRECHT, C. E. & SMITH, J. S. (2003) Bats, emerging virus infections, and the rabies paradigm. *Bat Ecology*.
- MORÁN, V. J. A. & GALLETTI, B. H. (2002) *Causas económicas e incidencia del comercio internacional en la deforestación en México*, México D.F., Centro Mexicano de Derecho Ambiental.
- MORENO, C. E. (2001) Métodos para medir la biodiversidad. *M&T-Manuales y Tesis SEA*. Zaragoza.
- MURRIETA, T. G. F. (2008) Expresión de la proteína G del virus de la rabia en un baculovirus, para estandarización en un ensayo inmunoenzimático de ELISA con fines diagnósticos. México D.F., Universidad Nacional Autónoma de México.
- ORTEGA, J. R. V., DELGADO, M. A. M., CAMPERO, D. B. & CORDOVA, D. O. (1987) Presence of rabies antibodies and virus in *Desmodus rotundus* and other bats in a region of the humid zone of Tehuantepec Isthmus, Mexico. *Vet. Bull.*, 57.
- PFEIFFER, D. U. & HUGH-JONES, M. (2002) Geographical information systems as a tool in epidemiological assessment and wildlife disease management. *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.*, 21, 91-102.
- POOLE, R. W. (1974) *An introduction to quantitative ecology*, New York, McGraw-Hill.
- PRIMACK, R., ROZZI, R., F. M. & P. F. (2000) Destrucción y degradación del hábitat. *Perspectivas latinoamericanas*. IN PRIMACK, R. (Ed.) *Fundamentos de Conservación Biológica*. Primera ed. México, Fondo de Cultura Económica.
- PYBUS, M. J. (1986) Rabies in insectivorous bats of Western Canada 1979 to 1983. *Journal of Wildlife Diseases*, 22, 307-313.
- ROMERO-ALMARAZ, SANCHEZ, C., GARCÍA, E. C. & OWEN, R. D. (2000) *Mamíferos Pequeños, Manual de Técnicas de Captura, Preparación, Preservación*

y *Estudio*, México, D.F., Facultad de Ciencias, UNAM, Instituto de Biología, UNAM, Centro de Investigaciones Biológicas, UAEM.

- RUBIO, L., MATTOS, C. D., AGUILAR-SETIÉN & MATTOS, C. A. D. (2000) Aislamiento y caracterización molecular de un virus rábico, obtenido de un murciélago no hematófago en la Ciudad de México. *Vet. Mex*, 31, 147-152.
- RUEDAS, L. A., SALAZAR-BRAVO, J., TINNIN, D. S., ARMIÉN, B., CÁCERES, L., GARCÍA, A., DÍAZ, M. Á., GRACIA, F., SUZÁN, G., PETERS, C. J., YATES, T. L. & MILLS, J. N. (2004) Community ecology of small mammal populations in Panamá following an outbreak of Hantavirus pulmonary syndrome. *Journal of Vector Ecology*, 29, 177-191.
- SALAS-ROJAS, M., SANCHÉZ-HERNÁNDEZ, C., ROMERO-ALMARAZ, SCHNELL, G. D., KRETSCHMER SCHMID, R. & AGUILAR-SETIÉN (2004) Prevalence of rabies and LPM paramyxovirus antibody in non-hematophagous bats captured in the Central Pacific coast of Mexico. *Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 98, 577-584.
- SCHULZE, M. D., SEAVY, N. E. & WHITACRE, D. F. (2000) A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica*, 32, 174-184.
- SOSA, V. J., HERNÁNDEZ-SALAZAR, E., HERNÁNDEZ-CONRIQUE, D. & CASTRO-LUNA, A. A. (2008) Murciélagos. *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz*. México, Instituto Nacional de Ecología.
- STEECE, R. & ATLENBACH, S. (1989) Prevalence of rabies specific antibodies in the mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*) at lave cave, New Mexico. *Journal of Wildlife Diseases*, 25, 490-496.
- SUZÁN, G., MARCÉ, E., GIERMAKOWSKI, J. T., MILLS, J. N., CEBALLOS, G., OSTFELD, R. S., ARMIÉN, B., PASCALE, J. M. & YATES, T. L. (2009) Experimental evidence for reduced rodent diversity causing increased hantavirus prevalence. *PLoS ONE*, 4, e5461-.

- UBICO, S. R. & MCLEAN, R. G. (1995) Serologic survey of neotropical bats in Guatemala for virus antibodies. *Journal of Wildlife Diseases*, 31, 1-9.
- VILLARREAL, VIERA, R. G., MARTÍNEZ, R. R., HERNÁNDEZ, J. S., ZEPEDA, J. C., CORREO, C. & TORRES, F. J. T. (2005) Diversificación productiva en el campo experimental Las Margaritas, Puebla, México. *Arch. Zootec.* , 45, 197 - 203.
- WILCOVE, D. S., MCLELLAN, C. H. & DOBSON, A. P. (1986) Habitat fragmentation in the temperate zone. IN SOULÉ, M. E. (Ed.) *Conservation Biology*. Sunderland.
- WILSON, D. E. (1973) Bat faunas: A trophic comparison. *Systematic zoology*, 22, 14-29.
- WUNNER (2005) Rabies in the Americas. *Virus Res*, 111, 1-4.
- YAHNKE, C. J., MESERVE, P. L., KSIASEK, T. & MILLS, J. N. (2001) Patterns of infection with Laguna Negra virus in wild populations of *Calomys laucha* in the central paraguayan chaco. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 65, 768-776.
- ZARZA, H. (2001) Estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en diversos hábitats en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Facultad de Estudios superiores Iztacala-Instituto de Ecología*. México.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN GENERAL

El sistema agropecuario estudiado tiene un efecto importante en el paisaje, generando fragmentos de bosque perennifolio y de vegetación secundaria. Esta configuración tiene un efecto en la diversidad, riqueza, similitud y en la composición de comunidades de mamíferos silvestres. Los efectos de la pérdida de hábitat varían según la escala, el gradiente de aproximación y el proceso ecológico (Levin, 1992, Gascon *et al.*, 1999). En el presente trabajo se observó una ligera tendencia de disminución en la riqueza y diversidad de mamíferos conforme aumentaban los gradientes de perturbación (interior-borde-matriz) y la complejidad estructural de los tipos de vegetación (matriz, acahual joven, acahual maduro, bosque). Esta tendencia fue más clara en los roedores, donde se observó una mayor diversidad y riqueza de especies en el interior de los fragmentos y en la vegetación mejor conservada. En cambio, en la comunidad de murciélagos se encontraron altos índices de diversidad en los tipos de vegetación secundaria o en recuperación. Se sabe que la estructura del hábitat, determinada por la heterogeneidad y complejidad de la vegetación (August, 1983) influye directamente en la disponibilidad y abundancia de recursos así como en la distribución espacial del refugio (Dauber *et al.*, 2003, Umetsu y Pardini, 2007).

Se ha observado que en tipos de vegetación de regeneración existe una mayor productividad y mayor producción de biomasa, favoreciendo la disponibilidad de alimento y el incremento de la abundancia de pequeños mamíferos en zonas con cierto grado de perturbación antropogénica (Pardini *et al.*, 2005). Este patrón también se observó en un estudio con pequeños mamíferos en un gradiente vertical en bosque tropical del Atlántico en Brasil (Vieira y Monteiro-Filho, 2003). La diferencia entre los resultados de roedores y murciélagos se deben en parte a la escala de estudio y a las características de desplazamiento de las especies en el paisaje (Baguette y Mennechez, 2004). En el caso de roedores el paisaje es relevante a procesos de dispersión, pues la matriz y la distancia entre los fragmentos pueden actuar como barreras para el movimiento de las especies. Mientras que en murciélagos el paisaje pudo afectar procesos de forrajeo, ya que los murciélagos neotropicales pueden moverse dentro de pastizales con árboles aislados (Galindo y Sosa,

2003) y usar diferentes tipos de hábitats dentro de paisajes fragmentados, desplazándose un rango de distancia de 0.5 a 2.5 km entre un fragmento a otro (Medina *et al.*, 2007). Estos resultados contrastan con estudios donde el ensamblaje de las comunidades de murciélagos cambian conforme cambia el estado de sucesión de la vegetación (Schulze *et al.*, 2000, Avila-Cabadilla *et al.*, 2009). En cambio se encontró una alta abundancia relativa de especies de murciélagos pertenecientes a la subfamilia Stenodermatinae, la cual suele estar asociada a zonas tropicales perturbadas, y la ausencia de especies de la subfamilia phyllostominae, comunes en zonas con vegetación conservada (Medellín *et al.*, 2000, Galindo, 2004).

En cuanto a la distribución de agentes infecciosos se observó una tendencia de mayor frecuencia de anticuerpos en los tipos de vegetación con mayor perturbación. El tipo de vegetación acahual joven, tipo de vegetación de sucesión temprana, registró la mayor frecuencia de anticuerpos contra agentes infecciosos, 84% (16/19) de anticuerpos contra rabia y 13% (2/15) de anticuerpos contra agentes infecciosos de roedores (hantavirus y arenavirus). La presencia de hantavirus en comunidades de roedores se ha relacionado con la abundancia de especies reservorias (Engelthaler *et al.*, 1999), así como con la pérdida de biodiversidad de roedores provocada por actividades antropogénicas (Peixoto y Abramsona, 2006, Mills *et al.*, 2007, Suzán *et al.*, 2009). En el presente estudio estos patrones no fueron evidentes, pero si se analiza la diversidad y riqueza del fragmento donde se encontró la presencia de los agentes infecciosos (AJ1), se puede observar que registra un índice de diversidad relativamente bajo. Los factores ecológicos para la presencia y brotes de arenavirus no están del todo claros (Gonzalez *et al.*, 2007), pero se sabe que, al igual que los hantavirus, tienen una historia de co-evolución con diferentes especies de roedores, dependiendo de la región geográfica (Bowen *et al.*, 1997, Cajimat *et al.*, 2007). Estos resultados representan el primer reporte de arenavirus y hantavirus para el estado de Puebla. En el caso de rabia, se obtuvieron valores elevados de frecuencias de anticuerpos por nivel de perturbación y por tipo de vegetación. Las altas frecuencias de anticuerpos contra rabia en *Sturnira lilium*, especie dominante en todos los gradientes de perturbación y tipos de vegetación, sugieren la importancia de las propiedades de la especie dentro de la

comunidad y su papel en la dinámica de la enfermedad (Keesing *et al.*, 2006, Begon, 2008). Es evidente que el virus de la rabia se encuentra circulando dentro de la comunidad de murciélagos asociada al CEM, indicando que las especies podrían estar en una fase sub-clínica de la enfermedad o que están recuperadas de la infección (Messenger *et al.*, 2003). Se sugiere que la diversidad de especies de murciélagos puede servir como un mecanismo amortiguador para el brote de rabia en zonas endémicas del país mediante el siguiente mecanismo: el incremento del número de especies podría reducir la densidad relativa de huéspedes infectados, al reducir la tasa de contacto entre individuos susceptibles e infectados o disminuyendo la probabilidad de transmisión dada por un encuentro (Keesing *et al.*, 2006). No sólo es importante entender el efecto de la configuración del paisaje sobre la distribución de huéspedes y agentes infecciosos, también se deben considerar qué factores de la estructura del hábitat favorecen la persistencia y emergencia de enfermedades (Ostfeld *et al.*, 2005). Se ha propuesto que la fragmentación y la pérdida de hábitat además de cambiar la estructura de las comunidades animales, altera el comportamiento y desplazamiento de las especies incrementando el estrés, lo que favorece la presentación de una infección debido a un estado inmuno-deprimido (Suzán *et al.*, 2000, McCallum y Dobson, 2002). Por lo que es necesario tener una aproximación más amplia, tomando en cuenta patrones biológicos y epidemiológicos en el estudio de enfermedades que afectan a la fauna silvestre y al hombre.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLAN, B. F., KEESING, F. & OSTFELD, R. S. (2002) Effect of Fragmentation on Lyme Disease Risk. *Conservation Biology*, 17, 267-272.
- AUGUST, P. V. (1983) The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities *Ecology*, 64.
- AVILA-CABADILLA, L. D., STONER, K. E., HENRY, M. & ANORVE, A. Y. (2009) Composition, structure and diversity of phyllostomid bat assemblages in different successional stages of a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, En prensa.
- BAGUETTE, M. & MENNECHEZ, G. (2004) Resource and habitat patches, landscape ecology and metapopulation biology: a consensual viewpoint. *OIKOS*, 106.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R. & HARPER, J. L. (2006) Dispersal, dormancy and metapopulations. *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing.
- BEGON, M. (2008) Effects of host diversity on disease dynamics. IN OSTFELD, R. S., KEESING, F. & EVINER, V. T. (Eds.) *Infectious Disease Ecology. The effects of ecosystems on disease and disease on ecosystems*. New Jersey, USA, Princeton University.
- BOWEN, D. M., PETERS, C. J. & NICHOL, S. T. (1997) Phylogenetic analysis of the Arenaviridae: Patterns of virus evolution and evidence for cospeciation between arenaviruses and their rodent hosts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8, 301-316.
- CAJIMAT, M. N. B., MILAZZO, M. L., HESS, B. D., ROOD, M. P. & FULHORST, C. F. (2007) Principal host relationships and evolutionary history of the North American arenaviruses. *Virology*, 367, 235-243.
- CONABIO (2006) *Capital natural y bienestar social.*, México D.F., Comisión Nacional para el Uso y Aprovechamiento de la Biodiversidad.

- DAILY, G. C., ALEXANDER, S., EHRLICH, P., GOULDER, L., LUBCHENCO, J., MATSON, P. A., MOONEY, H. A. & POSTEL, S. (1997) Ecosystem services: Benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology*, 2, 1-16.
- DAUBER, L., HIRSCH, M., SIMMERING, D., WALDHART, R., OTTE, A. & WOLTERS, V. (2003) Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 98, 321-329.
- DIRZO, R. & RAVEN, P., H. (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annu. Rev. Environ. Resourc.*, 28.
- DOBSON, A. P. (2004) Population dynamics of pathogens with multiple host species. *The American Naturalist*, 164, S64-S78.
- ENGELTHALER, D. M., MOSLEY, D. G., CHEEK, J. E., LEVY, C., E & KOMATSU, K. K. (1999) Climatic and environmental patterns associated with hantavirus pulmonary syndrome, four corners region, United States *Emerging Infectious Diseases*, 5, 87-94.
- FAHRIG, L. (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* , 34, 487-515.
- GALINDO, G. J. (2004) Clasificación de los murciélagos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana*, 20, 239-243.
- GALINDO, G. J. & SOSA, V. J. (2003) Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *The Southwestern Naturalist*, 48, 579-589.
- GASCON, C., LOVEJOY, T. E., BIERREGAARD, R. O., MALCOLM, J. R., STOUFFER, P. C. & VASCONCELOS, H. L. (1999) Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*, 91, 223-229.
- GONZALEZ, J. P., EMONET, S., DE LAMBALLERIE, X. & CHARREL, R. N. (2007) Arenaviruses. *CTMI*, 315, 253-288.

- HUERTA, M. A. O. (2007) Fragmentation patterns and implications for biodiversity conservation in three biosphere reserves and surrounding regional environments, northeastern Mexico. *Biological Conservation*, 134, 83-95.
- KEESING, F., HOLT, R. D. & OSTFELD, R. S. (2006) Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters*, 9, 485-498.
- KNOPS, J. M. H., TILMAN, D., HADDAD, N. M., NAEEM, S. & MITCHELL, C. E. (1999) Effects of plants species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters*, 2, 286-293.
- KOVALISKI, J. (1998) Monitoring the spread of rabbit hemorrhagic disease virus as a new biological agent for control of wild european rabbits in Australia. *Journal of Wildlife Diseases*, 34, 421-428.
- LANGLOIS, J., FAHRIG, L., MERRIAM, G. & ARTSOB, H. (2001) Landscape structure influences continental distribution of hantavirus in deer mice. *Landscape Ecology*, 16, 255-266.
- LEVIN, S. A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award lecture. *Ecology*, 73, 1943-1967.
- MCCALLUM, H. & DOBSON, A. (2002) Disease, habitat fragmentation and conservation. *Proc. R. Soc. London*, 269, 2041-2049.
- MCCALLUM, H. (2008) Landscape Structure, disturbance and disease dynamics. IN OSTFELD, R. S., KEESING, F. & EVINER, V. T. (Eds.) *Infectious Disease Ecology. The effects of ecosystems on disease and of disease on ecosystems*. New Jersey, USA, Princenton University.
- MEDELLÍN, R. A., EQUIHUA, M. & AMIN, M. A. (2000) Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforest. *Conservation Biology*, 14, 1666-1675.
- MEDINA, A., HARVEY, C. A., MERLO, D. S., VÍLCHEZ, S. & HERNÁNDEZ, B. (2007) Bat diversity and movement in an agricultural landscape in Matiguás, Nicaragua. *Biotropica*, 39, 120-128.
- MESENTER, S., RUPPRECHT, C. E. & SMITH, J. S. (2003) Bats, emerging virus infections, and the rabies paradigm. *Bat Ecology*.

- MILLS, J. N., SCHMIDT, K., ELLIS, A. B., CALDEROON, G., ENRIA, A. D. & KSIASEK, T. (2007) A longitudinal study of hantavirus infection in three sympatric reservoir species in agroecosystems on the Argentine Pampa. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 7, 229-241.
- MITCHELL, C. E., TILMAN, D. & GROTH, J. V. (2002) Effects of grassland plant species diversity, abundance, and composition on foliar fungal disease. *Ecology*, 83, 1713-1726.
- MORÁN, V. J. A. & GALLETTI, B. H. (2002) *Causas Económicas e Incidencia del Comercio Internacional en la Deforestación en México*, Méxco D.F., Centro Mexicano de Derecho Ambiental.
- MURCIA, C. (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Eolution*, 10, 58-62.
- NORRIS, K. (2008) Agriculture and biodiversity conservation: opportunity knocks. *Conservation Letters*, 1, 2-11.
- OSTFELD, R. S., GLASS, G. E. & KEESING, F. (2005) Spatial epidemiology: an emerging (or re-emerging) discipline. *Trends in Ecology and Eolution*, 20, 328-336.
- PALACIO-PRIETO, J. L., BOCCO, G., VELÁZQUEZ, A. & MAS, J. F. (2000) La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario forestal Nacional 2000. *Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*.
- PARDINI, R., MARQUES DE SOUZA, S., BRAGA-NETO, R. & METZGER, J. P. (2005). The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation*, 124, 253-266.
- PATZ, J. A., DASZAK, P., TABOR, G. M., AGUIRRE, A. A., PEARL, M., EPSTEIN, J., WOLFE, N. D., KILPATRICK, A. M., FOUFOPOULOS, J., MOLYNEUX, D. & BRADLEY, D. J. (2004) Unhealthy Landscapes: Policy Recommendations on Land Use Change and Infectious Disease Emergence. *Environmental Health Perspectives*, 112, 1092-1098.

- PEIXOTO, I. D. & ABRAMSONA, G. (2006) The effect of biodiversity on the hantavirus epizootic. *Ecology*, 87, 873-879.
- PFEIFFER, D. U. & HUGH-JONES, M. (2002) Geographical information systems as a tool in epidemiological assessment and wildlife disease management. *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.*, 21, 91-102.
- POWER, A. G. & MITCHELL, C. E. (2004) Pathogen spillover in disease epidemics. *The American Naturalist*, 164, S79-S89.
- PRIMACK, R., ROZZI, R., F. M. & P, F. (2000) Destrucción y Degradación del Hábitat. *Perspectivas latinoamericanas*. IN PRIMACK, R. (Ed.) *Fundamentos de Conservación Biológica*. Primera ed. México, Fondo de Cultura Económica.
- RUDOLF, V. & ANTONOVIC, J. (2005) Species coexistence and pathogens with frequency-dependent transmission. *The American Naturalist*, 166, 112-118.
- RUEDAS, L. A., SALAZAR-BRAVO, J., TINNIN, D. S., ARMIÉN, B., CÁCERES, L., GARCÍA, A., DÍAZ, M. Á., GRACIA, F., SUZÁN, G., PETERS, C. J., YATES, T. L. & MILLS, J. N. (2004) Community ecology of small mammal populations in Panamá following an outbreak of Hantavirus pulmonary syndrome. *Journal of Vector Ecology*, 29, 177-191.
- SANTOS, T. & TELLERIA, J. L. (2006) Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 15, 3-12.
- SAUNDERS, D. A., HOBBS, R. J. & MARGULES, C. R. (1991) Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology*, 5, 18-32.
- SCHULZE, M. D., SEAVY, N. E. & WHITACRE, D. F. (2000) A comparison of the Phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Peten, Guatemala. *Biotropica*, 32, 174-184.
- SERVICE, M. W. (1991) Agricultural development and arthropod-borne diseases: a review. *Rev. Saúde Pública*, 25, 165-178.
- SMITH, L. D., LUCEY, B., WALLER, L. A., CHILD, J. E. & REAL, L. A. (2002) Predicting the spatial dynamics of rabies epidemics on heterogeneous landscapes. *PNAS*, 99, 3668-3672.

- STAPP, P., ANTOLIN, M. F. & BALL, M. (2004) Patterns of extinction in prairie dog metapopulations: Plague outbreaks follow EL Nino events. *Front Ecol Environ*, 2, 235-240.
- SUZÁN, G., GALINDO, F. & CEBALLOS, G. (2000) La importancia del estudio de enfermedades en la conservación de fauna silvestre. *Vet. Mex*, 31, 223-230.
- SUZÁN, G. & CEBALLOS, G. (2005) The Role of Feral Mammals on Wildlife Infectious Disease Prevalence in Two Nature Reserves Within México City Limits. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 36, 479-484.
- SUZÁN, G., MARCÉ, E., GIERMAKOWSKI, J. T., MILLS, J. N., CEBALLOS, G., OSTFELD, R. S., ARMIÉN, B., PASCALE, J. M. & YATES, T. L. (2009) Experimental evidence for reduced rodent diversity causing increased hantavirus prevalence. *PLoS ONE*, 4, e5461-.
- UMETSU, F. & PARDINI, R. (2007) Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats—evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. *Landscape Ecology*, 22, 517-530.
- VELAZQUÉZ, A., DURÁN, E., RAMIREZ, I., MAS, J. F., BOCCO, G., RAMÍREZ, G. & PALACIO, J. L. (2003) Land use-cover change processes in highly biodiverse areas: the case of Oaxaca, Mexico. *Global Ecology & Biogeography*, 13.
- VELÁZQUEZ, A., MAS, J. F., GALLEGOS, J. R. D., SAUCEDO, R. M., ALCÁNTARA, P. C., CASTRO, R., FERNÁNDEZ, T., BOCCO, G., EZCURRA, E. & PALACIO, J. L. (2002) Patrones y Tasas de Cambio de Uso de Suelo en México. *Gaceta Ecológica*.
- VIEIRA, E. M. & MONTEIRO-FILHO, E. L. A. (2003) Verical stratification of small mammals in the Atlantic rain forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 501-507.
- WILCOVE, D. S., MCLELLAN, C. H. & DOBSON, A. P. (1986) Habitat fragmentation in the temperate zone. IN SOULÉ, M. E. (Ed.) *Conservation Biology*. Sunderland.
- YAHNKE, C. J., MESERVE, P. L., KSIASEK, T. & MILLS, J. N. (2001) Patterns of infection with Laguna Negra virus in wild populations of *Calomys laucha* in the central paraguayan chaco. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 65, 768-776

