



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGIA
ECOLOGIA**

**USO DE HUÉSPED POR ECTOPARÁSITOS: UN ENFOQUE
INMUNOLÓGICO E ISOTÓPICO**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ULALUME HERNÁNDEZ ARCIGA

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO,
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**COMITÉ TUTOR: DRA. VIRGINIA LEÓN REGAGNON, INSTITUTO DE BIOLOGÍA
DR. JUAN B. MORALES MALACARA, FACULTAD DE CIENCIAS**

MÉXICO, D.F. SEPTIEMBRE, 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 3 de junio de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **HERNÁNDEZ ARCIGA ULALUME** con número de cuenta 511021321 con la tesis titulada **"Uso de huésped por ectoparásitos: Un enfoque inmunológico e isotópico"**, realizada bajo la dirección del **DR. LUIS GERARDO HERRERA MONTALVO**:

Presidente: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA
Vocal: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA
Secretario: DR. JUAN BIBIANO MORALES MALACARA
Suplente: DR. JOSÉ JUAN FLORES MARTÍNEZ
Suplente: DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 26 de agosto de 2013.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas y al Instituto de Biología de la UNAM por la oportunidad de proseguir con mi preparación profesional.

Al programa de Becas del CONACYT por el apoyo económico otorgado durante el transcurso de estos años.

A los siguientes proyectos por financiar mi trabajo de tesis:

Al proyecto 100035: FUENTES DE COMBUSTIBLE Y AGUA DE AVES Y MURCIELAGOS EN UN ECOSISTEMA SECO apoyado por el FONDO SECTORIAL DE INVESTIGACIÓN PARA LA EDUCACIÓN. Responsable: Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo.

Proyecto financiado por la DGAPA, proyecto PAPIIT número IN226010, título: DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE ÁCAROS ECTOPARÁSITOS DE MURCIÉLAGOS FILOSTOMOIDEOS EN EL NEOTRÓPICO DE MÉXICO. Responsable: Dr. Juan B. Morales-Malacara.

A mi comité tutorial:

Dr. Luis Gerardo Herrera Montalvo

Dra. Virginia León Regagnon

Dr. Juan B. Morales Malacara

A mi madre

Por ser la figura femenina más
importante de mi vida,
Por enseñarme a ser independiente
Por ser la voz de la razón y la tranquilidad
en los momentos más difíciles.

A mi padre

Por enseñarme a lidiar con las
asperezas de la vida
Por siempre protegerme aun en
la distancias
Por adornar mi infancia, mi adolescencia
y mi vida adulta con creatividad,
fantasía y amor.

Por que ustedes me enseñaron que
el crear conocimiento es la forma más
maravillosa de ganarse la vida.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al Dr. Luis Gerardo Herrera por su tutoría durante el desarrollo de esta tesis. Gracias por sus apoyo, observaciones, paciencia y criticas constructivas que han ayudado en mi formación en el campo de la ecofisiología.

Al Dr. Juan B. Morales Malacara por su apoyo en la identificación de ectoparásitos y por haberme brindado un espacio de trabajo cuando no tenia lugar .

A la Dra. Virginia León por su revisión y valiosos comentarios a lo largo del desarrollo de éste trabajo.

A la Dra. Livia león Paniagua, al Dr. Fernando Cervantes Reza, al Dr. José Juan Flores Martínez y al Dr. Luis Zambrano Gonzáles por sus sugerencias y observaciones que ayudaron al mejoramiento del trabajo.

A la Biol. Laura Del Castillo por sus enseñanzas en el espulgado de murciélagos.

A la Dra. Olga Margarita Echeverría Martínez del Laboratorio de Biología Molecular de la Facultad de Ciencias, UNAM y al Técnico Académico M en C. Laura Márquez Valdelamar del Laboratorio de Secuenciación Genómica del IBUNAM, por permitirme usar sus instalaciones para la preparación de las muestras para isótopos.

Al M. en C. Daniel Díaz Espinosa de los Monteros por sus enseñanzas, paciencia y asesoría en estadística. Fuiste un gran apoyo en tiempos cruciales.

A Claudia Chávez Ramírez por su apoyo en la primera temporada de trabajo en campo y a Adrián Reyna Domínguez por su apoyo, compañía en la segunda temporada de trabajo en campo y sobre todo por tu amigas.

Al Candidato a Dr. Gustavo Ramírez Hernández por su apoyo y enseñanzas en el manejo de murciélagos en campo.

A Rocío Acosta por hacer más ligeros todos los tramites administrativos y por proporcionarme un espacio en el área de cubículos.

A mis padres Blanca E. Arciga Zavala y Mario E. Hernández Chirino, por su infinito amor, por siempre apoyarme a lo largo de toda mi formación y haberme permitido desde muy joven salir de casa para poder venir a estudiar a la capital, que aunque la familia este separada ustedes siguen siendo mis seres más queridos y mi máximo orgullo.

A Rodrigo, por haber estado a mi lado en los momentos más estresantes y más tristes, por que cuando nadie quiso escuchar tu lo hacías, por tus consejos, por haberme mostrado y enseñado tantas cosas, sobre todo en el mundo de las profundidades que venimos descubriendo juntos. Gracias por todo tu amor y por la alegría que le has dado a mi vida, por ello te dedico todo mi amor y te llevo siempre en mi corazón.

A mis amigas, Viridiana, Estefani y Ashanti, por la larga historia que llevamos juntas desde la UAM, por que ustedes me han conocido en todas mis facetas, gracias por tenerme paciencia en este proceso formativo, sé que me desaparecía por largos periodos, pero cada que nos veíamos era como si solo hubiera pasado un día! Las quiero!!!!

A mi amiga Laura, por que desde que llegaste al IB ya no soy un hongo solitario jajaja, gracias por las risas y el chisme que me ayudaron a relajarme durante el día.

A mi instructor de BENTHOS DIVE y compañeros del mundo subacuático. Por que la tranquilidad, el control y la paz que conocí bajo el agua me ayudo a estar en el mundo de manera diferente.

A Marcelo Briones, que ha sido lo más cercano a un hermano que he tenido! muchas gracias por estar ahí, por tu cariño y por haberme hecho sentir que tengo más familia a parte de mis padres.

ÍNDICE

1- Resumen.....	1
2-Abstract.....	2
3- Introducción.....	3
4- Antecedentes.....	5
4.1- Relaciones Huésped-Parásito.....	5
4.1.1- Respuesta inmune hacia ectoparásitos.....	5
4.1.2- Interrelaciones entre inmunocompetencia, índice de condición física (ICF) y abundancia de ectoparásitos	7
4.1.3- Fitohemaglutinina (PHA).....	9
4.2- Isótopos estables.....	10
4.3- El huésped.....	12
4.3.1- Especies bajo estudio.....	13
4.4- Ectoparásitos de murciélagos.....	18
5- Objetivos	21
5.1- Objetivo General.....	21
5.2- Objetivos Particulares.....	21
6- Hipótesis.....	22
7- Material y Método.....	24
7.1- Área de estudio.....	24
7.2- Recolecta de huéspedes.....	24
7.3- Evaluación de Inmunocompetencia.....	25
7.4- Evaluación condición física.....	26
7.5- Obtención de ectoparásitos.....	26
7.6- Identificación de ectoparásitos.....	27
7.7- Preparación de muestras de Isótopos estables.....	28
7.8- Métodos de Análisis Estadísticos.....	38
8- Resultados.....	37

8.1- Inducción de una respuesta Inmune con Fitohemaglutinina (PHA) en contraste al control: amortiguadora salina de fosfato (PBS).....	37
8.2-Validación de los índices de Inmunocompetencia.....	37
8.3- La estacionalidad en las variables de estudio.....	40
8.4- Diferencias en las variables de estudio de acuerdo a la estructura poblacional	45
8.5-Relaciones huésped- parásito: Intraespecífica.....	52
8.6- Relaciones huésped- parásito: Interespecíficas.....	54
8.7- Identificación de ectoparásitos y reporte de nivel de infestación.....	59
8.8- Uso de huésped por ectoparásitos: análisis isotópicos.....	62
9- Discusión.....	76
9.1- La estacionalidad de la inmunocompetencia, el índice de condición física (ICF) y la abundancia de ectoparásitos de los huéspedes	76
9.2- Diferencias en el índice de condición física (ICF), la inmunocompetencia y la abundancia de ectoparásitos de acuerdo a la estructura poblacional.....	76
9.3- Relaciones huésped parásito.....	80
9.4- Uso de huésped por ectoparásitos: análisis isotópicos.....	83
10- Conclusiones.....	86
11- Literatura citada	87

1- Resumen

Identificar las condiciones del huésped (i.e. condición física y respuesta inmune) en las que los ectoparásitos podrían tener un mejor desempeño (i.e. aumento en abundancia) ha sido tema importante en el estudio de las relaciones huésped-parásito. En el presente trabajo se aprovechó la incidencia de murciélagos migratorios y residentes en el área de estudio, suponiendo que los migrantes tendrán condiciones físicas menores que las especies de murciélagos residentes, para plantear dos preguntas centrales: i) ¿Cómo influencia la condición física (índice masa corporal: antebrazo) y la respuesta inmunológica del huésped la abundancia de sus ectoparásitos? ii) ¿Cómo difiere la dinámica de uso de huésped entre individuos migratorios y residentes?

Los murciélagos fueron capturados en Zapotitlán, Puebla, y en Orizaba, Veracruz, dos especies migratorias y tres especies residentes. Se evaluó la respuesta inmunológica cutánea, se midió el antebrazo y se pesó cada murciélago. Se recolectaron, identificaron y cuantificaron (abundancia, intensidad y prevalencia) sus ectoparásitos. Además, se determinó la composición de isótopos estables de C (^{12}C y ^{13}C) y de N (^{14}N y ^{15}N) en muestras de sangre del huésped y del parásito.

Los resultados generales indican que dentro de cada población de huésped no hubo una relación entre la abundancia de ectoparásitos, el índice de condición física (ICF) y la respuesta inmune. Mientras que, entre las poblaciones, se encontró que las especies con condición física baja y respuesta inmune baja presentaron las abundancias de ectoparásitos más altas. La distancia isotópica con el huésped fue mayor en los ectoparásitos de murciélagos migratorios que en los de murciélagos residentes. En conclusión el comportamiento migratorio tuvo una influencia principalmente en las distancias isotópicas entre huésped-parásito y la abundancia de ectoparásitos no estuvo relacionada con la condición física de los individuos, pero las especies con la condición física y la respuesta inmune mas baja tuvieron las abundancias de ectoparásitos mas altas.

2- Abstract

Identifying the host conditions (i.e. body condition and immune response) at which ectoparasites maximize their fitness (i.e. increase in their abundance) has been principal major subject when examining host-parasite relationships. I took advantage of the presence of migratory and resident bats in the study area, assuming that migrant bats would have lower body condition than the resident species, to make the following questions: i) how does body condition (mass index: forearm) and immune response of the host influence total ectoparasite abundance? and ii) how does the use of host by ectoparasite differ between migratory and resident hosts? Bats were collected in Zapotitlán, Puebla and in Orizaba, Veracruz. Bats of two migratory and three resident species were weighted and their forearms were measured to determine their body condition, the ectoparasites of each bat were collected, identified and quantified (abundance, intensity and prevalence), and the bat's cutaneous immune response was measured. Likewise, isotopic composition of carbon (^{12}C and ^{13}C) and of N (^{14}N and ^{15}N) of the host's blood and the ectoparasite whole body was determined to obtain isotopic distances. Within species there were no significant relationships between ectoparasite abundance, body condition and immune response. However, between species we found that species with low body condition and low immune response had the highest ectoparasite abundance. Host-parasite isotopic distance was higher in ectoparasites collected from migratory bats than from resident bats. In conclusion, isotopic distance between parasite-host seems to be associated to the existence of migratory or non-migratory behavior, and abundance of ectoparasites is not related to individual's body condition and immune response, but species with lower body condition and immune response have higher ectoparasite abundance.

3- Introducción

Por mucho tiempo los parásitos han sido las conexiones faltantes en el estudio de las cadenas alimenticias, debido a la singularidad y multi-dimensionalidad de las interacciones parasitarias, y al hecho de que los parásitos suelen tener ciclos de vida complejos con múltiples huéspedes y preferencias alimenticias. Por tanto, los parásitos pueden ocupar varios niveles tróficos, cuestión que puede llevar a relaciones huésped-parasito difíciles de comprender.

Los parásitos reducen la disponibilidad de nutrientes de los cuales disponen sus huéspedes para su crecimiento y mantenimiento, por lo que existe una correlación entre la aptitud del huésped y la aptitud del parásito que depende de la cantidad de los recursos nutricionales disponibles (Bedhomme *et al.*, 2004). Sin embargo, así como los recursos nutritivos del huésped aumentan con su condición física, así también aumenta su inmunocompetencia (Bize *et al.*, 2008). Lo cual puede representar un impedimento para el parásito, pues al momento de alimentarse de sangre, la saliva de los ectoparásitos (que contienen ciertas enzimas) desencadena la respuesta inmune del huésped (Göuy de Bellocq *et al.*, 2007).

La inmunocompetencia es la capacidad de generar una respuesta inmune contra patógenos y parásitos (Göuy de Bellocq *et al.*, 2006), y es energéticamente muy costosa, pues genera en el organismo una disyuntiva entre tal respuesta y sus demás requerimientos energéticos, razón por la que la primera está positivamente correlacionada con su estado físico, puesto que solo los organismos en condiciones óptimas pueden invertir sus recursos limitados en defensa inmunológica (Tschirren *et al.*, 2007). La condición física es una función entre la ingesta de nutrientes versus la demanda energética, junto a los mecanismos fisiológicos y metabólicos compensatorios que minimizan la discrepancia entre ambos (Williams *et al.*, 2007).

Los parásitos se benefician con el aumento de condición física de su huésped al ser éste una mejor fuente de nutrientes, pero se ven afectados por el aumento en la capacidad de generar una respuesta inmune estudio (Bize *et al.*, 2008). Por tanto, es incierto si los parásitos se desempeñan mejor en huéspedes en condiciones óptimas, en condiciones intermedias o en condiciones bajas.

Los animales de vida libre generalmente presentar una combinación de conductas migratorias y gregarias, además de mostrar una distribución espacial agrupada. Del mismo modo, la distribución de los parásitos suele ser sobredispersa, es decir que es mas variada de lo esperado: algunos huéspedes tienen grandes números de parásitos, mientras que otros tienen pocos o ninguno. Por ello es objetivo del presente trabajo determinar si la conducta migratoria de dos huéspedes murciélagos (*Choeronycteris mexicana* y *Leptonycteris yerbabuena*) tiene una influencia en el estado de condición física y en la capacidad de generar una respuesta inmune, y por tanto en la abundancia de ectoparásitos, en comparación con especies de murciélagos residentes del área de estudio (*Artibeus jamaicensis*, *Sturnira ludovici* y *Anoura geoffroyi*). Así se espera que los huéspedes migratorios posean una condición física mas baja que la de los huéspedes residentes, y que las abundancias mas altas de ectoparásitos las tengan huéspedes con condiciones físicas intermedias, es decir que su inmunocompetencia sea también de una intensidad intermedia.

4- Antecedentes

4.1- RELACIONES HUÉSPED PARÁSITO

Para el estudiar la relación biótica entre parásitos y sus huéspedes se deben tomar en cuenta aspectos como el daño que inflige el parásito a su huésped (virulencia), la competencia que se da entre ambos por los recursos alimenticios, y los mecanismos de defensa desarrollados por el huésped para resistir la explotación del parásito.

Cuando el parásito consume parte de los recursos que son regularmente designados para el crecimiento, mantenimiento y/o reproducción del huésped, se dice que el huésped está siendo afectado negativamente; sin embargo, también la relación puede ser inversa, y el parásito se puede ver afectado negativamente por su huésped, mediante la respuesta inmune de éste (Bize *et al.*, 2008 y Bedhomme *et al.*, 2004). Los parásitos también pueden manipular la localización de los recursos del huésped, direccionándolos a donde les resulte más benéfico, como por ejemplo disminuyendo la cantidad de recursos destinados a la reproducción y asignándolos al crecimiento (Bedhomme *et al.*, 2004). Se sabe que esta manipulación por parte de los parásitos se debe a la inducción en cambios en el comportamiento sexual de su huésped, como reflejo de los efectos patológicos de la infección. Ejemplos de esto son la ausencia de comportamiento reproductivo, supresión de la producción de gonadotropina, la supresión del desarrollo gonadal y los cambios endocrinos del huésped, entre otros (Thompson y Kavaliers, 1994).

4.1.1- RESPUESTA INMUNE HACIA ECTOPARÁSITOS

Los ectoparásitos se alimentan de sangre o líquidos tisulares que requieren para su nutrición, desarrollo de huevecillos y en general para su sobrevivencia. La piel de los vertebrados está dividida en epidermis externa y dermis interna, y solo esta última está vascularizada, por lo que el parásito debe encontrar el modo de acceder a ésta (Lehane, 2005). Las partes bucales de los ectoparásitos están altamente especializadas para este fin. Algunos ectoparásitos oportunistas, como los dípteros ectoparásitos (Diptera: Hippoboscoidea), se alimentan de la sangre cuando ésta fluye de una herida en la superficie

de la piel; otros ectoparásitos son más especializados y no dependen de que la sangre fluya por una herida. Algunos ectoparásitos tienen dentículos prostomales que son capaces de atravesar la superficie parcialmente coagulada de una herida y otros tienen partes bucales modificadas de tal forma que son capaces de perforar la piel intacta (Lehane, 2005).

Durante el proceso de alimentación, la saliva de los ectoparásitos es inyectada en el sitio donde éste muerde. La saliva contiene una gran variedad de moléculas inflamatorias e inmunomoduladoras, tales como proteínas, prostaglandinas, nucleótidos y nucleósidos, los cuales modifican la fisiología del huésped (Andrade *et al.*, 2005; Gouy de Bellocq *et al.*, 2006; Lehane, 2005). El sangrado ocurre en este sitio, y es detenido por una serie de mecanismos interrelacionados conocido como hemostasis, que involucran a los vasos sanguíneos, la coagulación y la actividad de las plaquetas. Dicho mecanismo representa una barrera para los ectoparásitos, los cuales, como se menciona anteriormente, han desarrollado una serie de componentes farmacológicos (anti-coagulantes, anti-plaquetas y vasodilatadores) para superar dichas barreras (Andrade, 2005 y Lehane, 2005).

Las vénulas y arteriolas se contraen después de una herida, reduciendo el flujo local de la sangre, sin embargo, los capilares carecen de la suficiente fuerza muscular para contraerse de esta manera, lo cual es compensado por la contracción del esfínter precapilar. La ruptura de la pared del vaso sanguíneo expone a la sangre a células no endoteliales, tales como colágeno y otros componentes con grupos cargados negativamente, los cuales atraen plaquetas que al adherirse secretan un número de factores como el tromboxano y la serotonina, que causan vasoconstricción. Además, el tromboxano en conjunto con adenosín difosfato (ADP) causan la agregación de plaquetas formando un tapón en la herida (Lehane, 2005).

Después de la primera barrera física (piel) y la barrera impuesta por la cascada de coagulación, tanto la saliva del ectoparásito como el daño al tejido, desencadena en el huésped (en el mejor de los casos) una respuesta inmune, la cual comprende dos “ramas”: La primera es el sistema no específico, conocido como sistema inmune innato, y que funge como la primera línea de defensa contra parásitos y patógenos; y la segunda, es la respuesta específica de memoria contra patógenos, o sistema inmune adaptativo (Kennedy y Nager, 2006). La respuesta innata establece la primera rama de defensa contra patógenos e inhibe el progreso de la infección, mientras que la respuesta adaptativa es inducida directamente

por el procesamiento de antígenos y tiene una mayor importancia en la eliminación de una infección o infestación. Organismos que tienen mayor probabilidad de estar en contacto con patógenos intracelulares, posiblemente seleccionen para mantener una respuesta adaptativa más eficaz a expensas de disminuir la respuesta innata (Allen *et al.*, 2009).

4.1.2- INTERRELACIONES ENTRE INMUNOCOMPETENCIA, ÍNDICE DE CONDICIÓN FÍSICA (ICF) Y ABUNDANCIA DE ECTOPARÁSITOS

La inmunocompetencia del huésped es su capacidad para generar una respuesta inmune contra patógenos y parásitos (Goüy de Bellocq *et al.*, 2006; Kennedy y Nager, 2006; Schmid-Hempel, 2003). Sin embargo, éste es el concepto ecológico-evolutivo, mientras que para los inmunólogos, el concepto de inmunocompetencia se refiere a la capacidad responsiva de una célula u órgano (Schmid-Hempel, 2003). Las defensas inmunológicas son energéticamente muy costosas en términos de activación y mantenimiento, por lo tanto, se encuentran sujetas a procesos de compensación con otros requerimientos energéticos del organismo como los necesarios para el crecimiento, la reproducción, y la termorregulación (Goüy de Bellocq *et al.*, 2006; Krasnov *et al.*, 2005, Lochmiller y Deerenberg, 2000).

La respuesta inmune está correlacionada positivamente con la condición física del huésped. Con mayor condición física, más energía hay a disposición del sistema inmune, mientras que el estrés causado por la restricción de alimento causa aumento en los niveles de corticosterona, la cual se sabe causa una disminución en la respuesta inmune (Latshaw, 1991; Lindström *et al.*, 2004 y Bize *et al.*, 2008). Sin embargo, no se ha podido llegar a un consenso sobre en qué condición prefieren los ectoparásitos a su huésped.

Autores como Chirste *et al.*, (2000a), Roberts, Buchanan y Evans, (2004) y Krasnov *et al.* (2005) sostienen que los parásitos prefieren a huéspedes que se encuentren en condiciones pobres, ya que los individuos en dichas condiciones tienen menos recursos que destinar a los costosos mecanismos de defensa y por lo tanto son inmunodeficientes, pero a la vez representan una fuente subóptima de nutrientes. Otra razón por la que un huésped mal nutrido está inmunosupreso es debido a que el estrés (tal como la limitación de alimento) puede activar el eje hipotalámico-hipofisario-adrenal el cual incrementa los

niveles de esteroides glucocorticoides en el plasma (corticosterona), los cuales son importantes inmunosupresores (Krasnov *et al.*, 2005; Latshaw, 1991). Que un parásito escoja un huésped vulnerable puede incrementar su capacidad (probabilidad) de sobrevivencia, así como su éxito reproductivo (tienen una ovoposición más abundante y los huevecillos y las larvas tienen una tasa de sobrevivencia mucho más alta). Esto se logra por efecto acumulativo, es decir, debido a que el ectoparásito visita un gran número de huéspedes vulnerables de forma que la cantidad compensa la calidad (Krasnov *et al.*, 2005).

Por su parte, Roulin *et al.* (2003), Tschirren (2007) y Christe *et al.* (2003) sostienen que los parásitos tendrán una preferencia por huéspedes en óptimas condiciones, siendo que representan una fuente de alimento de alta calidad, aunque colonizarlos sería más costoso o difícil.

Finalmente, Bedhomme *et al.* (2004), Bize *et al.*, (2008) y Lambrechts *et al.* (2006) sugieren que los parásitos prefieren explotar huéspedes que tengan un nivel intermedio de condición física. En este sentido, el huésped bien nutrido representaría una fuente de recursos de mejor calidad que un huésped pobre y con una respuesta inmune intermedia, la cual los parásitos serían capaces de tolerar o retardar lo suficiente durante el proceso de alimentación.

Estas posturas son planteadas desde el punto de vista que la condición física del huésped es la razón de la preferencia del parásito, pero también debería tomarse en cuenta que una baja condición física podría ser la consecuencia de altas abundancias de ectoparásitos (Krasnov *et al.*, 2005; Laurenço *et al.*, 2007; Lehmann, 1993). El sistema inmune demanda altos niveles de nutrientes y energía, puesto que la aceleración de la lipólisis, proteólisis y glucólisis suplementa la energía necesaria para presentar una respuesta inmune contra la infección o infestación, resultando en una pérdida substancial de peso corporal si la infección o infestación se prolonga por mucho o es muy severa (Lochmiller y Deerenber, 2000).

Otro factor a tomar en cuenta, al momento de analizar los resultados y antes de llegar a una conclusión es que, si el parásito en cuestión es específico de la especie de murciélago, tendrá por lo tanto los componentes anti-coagulantes, anti-plaquetas y vasodilatadores necesarios para combatir a cierto nivel, la respuesta inmune de su huésped, gracias a una larga historia coevolutiva entre los dos, por la cual es probable que el factor

“condición física del huésped” juegue un papel más importante en la preferencia del parásito.

4.1.3- FITOHEMAGLUTANINA (PHA)

Las técnicas para medir la inmunocompetencia en animales pueden ser divididas en funcionales y no funcionales. La prueba no funcional consiste en mediciones de estructuras inmunológicas, como la concentración de leucocitos (LC) y la masa de órganos linfáticos tales como el bazo, de forma que los organismos con cifras mayores de LC y bazo suelen tener mejores defensas que los que tienen cifras bajas. Las pruebas funcionales consisten en medir directamente la inmunocompetencia de un huésped mediante la activación de respuestas celulares o humorales hacia antígenos (Goüy de Bellocq *et al.*, 2006). En este trabajo se usó una prueba funcional, específicamente la prueba de la Fitohemaglutanina (PHA por sus siglas en inglés), la cual consiste en una inyección subcutánea que estimula e induce una proliferación local de células T causando una hinchazón en la zona de la inyección (Goüy de Bellocq *et al.*, 2006).

La primera fase del PHA induce una respuesta aguda a partir de las 4 horas y hasta las 12 horas de la administración, principalmente representada por un edema causado por la acumulación de células del sistema innato (basófilos y macrófagos). Dichos leucocitos (basófilos y macrófagos) son activados por células T CD 4⁺ estimuladas por efecto del PHA. En la segunda fase, a las 18 horas y hasta las 36 horas, se presenta una respuesta de hipersensibilidad tipo IV (también conocido como tipo de hipersensibilidad retrasada), estimulada por: 1) la producción de heterófilos, basófilos, eosinófilos, macrófagos y trombocitos que se infiltran en la dermis del sitio de inyección, y 2) una infiltración perivascular densa de linfocitos T sobre los cuales, el PHA, tiene un efecto mitótico importante (Biard *et al.*, 2009; Bize *et al.*, 2008; Christe *et al.*, 2000a; Kennedy y Nager, 2006; Martin *et al.*, 2006). Sin embargo, de acuerdo a Biard *et al.* (2009) y Moller *et al.* (2003) la respuesta inflamatoria a las 12 horas es el punto donde la infiltración de linfocitos y heterófilos ocurre al máximo. Por tanto, para el presente trabajo se decidió que, las mediciones serán tomadas a las 12 horas de la inyección de PHA, por lo que esta prueba representa el efecto combinado de células T, citoquinas y células inflamatorias, e incluye

ambos componentes del sistema inmune, el innato y el adaptativo (Biard *et al.*, 2009 y Allen *et al.*, 2009), cuya reacción es medida mediante la inflamación consecuente (Kennedy y Nager, 2006).

La Fitohemaglutinina es un compuesto generado por el frijol rojo *Phaseolus vulgaris*, que se cree le sirve contra la herbivoría. El PHA pertenece a la familia de las lectinas, las cuales son proteínas que se unen a azúcares aglutinando a las células que contienen sus carbohidratos blanco, que en este caso son los eritrocitos. Además, el PHA tiene la habilidad de hacer que las células entren en mitosis, principalmente las células T, mediante el entrecruzamiento de receptores de membrana involucrados en la activación celular, sin la necesidad de presentar antígenos, ni la necesidad de la coestimulación del complejo mayor de histocompatibilidad (MHC) (Kennedy y Nager, 2006 y Martin *et al.*, 2006). Es importante mencionar que de acuerdo con Martin *et al.*, (2006), Bize *et al.*, (2008) y Latshaw (1991) se ha demostrado que la respuesta inmune cutánea evaluada por la prueba de PHA depende del ICF del organismo, por lo que huéspedes con buena condición física, son capaces de presentar una fuerte respuesta inmune contra ectoparásitos.

4.2- ISÓTOPOS ESTABLES

Uno de los objetivos principales de la ecología es entender patrones de flujo de energía, ciclos de materia y cómo se estructuran las redes tróficas en poblaciones, comunidades y ecosistemas, para lo cual, el uso de técnicas de isótopos estables puede ser una herramienta importante (Rounick y Winterbourn, 1986). Las medidas de isótopos, son parámetros químicos que permiten hacer observaciones detalladas de los ciclos de los elementos, funcionando como marcadores naturales que nos ayudan a encontrar los orígenes y destinos de los muchos elementos que circulan en la biosfera (Fry, 2006).

De esta manera, cuando un animal consume alimentos o agua, asimila isótopos estables en las proporciones en las que éstos están presentes en el ambiente y esto se ve reflejado en los tejidos (a esto se le conoce como firma isotópica), aunque con cierta diferencia debida a distintos procesos metabólicos, que se conocen como fraccionamiento isotópico (Dowdall, Farmer y Bucher 2006). El periodo por el cual los valores isotópicos

reflejan la dieta del consumidor depende del tipo de tejido utilizado en el análisis. Tejidos de queratina como pelo, plumas o uñas, son metabólicamente inertes después de su síntesis, por lo que reflejan la firma isotópica de donde fueron sintetizados; otros tejidos son metabólicamente activos y proporcionan información a diferentes escalas temporales, desde algunos días en el caso de plasma e hígado, hasta varias semanas y hasta meses en el caso de músculo y sangre (Hobson, 1999; Ogden, Hobson y Lank, 2004).

Los isótopos estables son medidos en una relación entre la abundancia del isótopo estable raro, más pesado y la del común, más liviano (Dowdall, Farmer y Bucher, 2006). En este estudio, los isótopos analizados son los del carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) ya que éstos son frecuentemente utilizados para separar redes alimenticias basadas en plantas C_3 de aquellas basadas en C_4/CAM , y del nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) los cuales aumentan de manera predecible a lo largo de la red alimenticia, facilitando la distinción entre los niveles o redes tróficas (Voigt y Helm, 2006; Scholler, 1999).

Isótopos estables de carbono

La variación en la proporción $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ es comparado con un estándar internacional de calcita conocido como PDB, que tiene un valor arbitrario de 0, por lo tanto valores de $\delta^{13}\text{C}$ positivos implican que la muestra está enriquecida en el isótopo más pesado en relación con el estándar y valores negativos implican que está empobrecida (Dowdall, Farmer y Bucher 2006; Rounick y Winterbourn, 1986). Las plantas contienen menos ^{13}C que el CO_2 ambiental del cual dependen para la fotosíntesis, por lo que están empobrecidas o “reducidas” en ^{13}C en comparación con la atmosfera. Esta reducción es debida a procesos enzimáticos y físicos que discriminan en contra de ^{13}C y a favor de ^{12}C . Esta discriminación varía entre plantas que usan diferentes rutas fotosintéticas: el ciclo de Calvin (C_3), el ciclo Hatch-Slack (C_4) y el Metabolismo del ácido crasuláceo (CAM). Las plantas C_3 tienen un rango de -20 a -32‰ mientras que las plantas CAM tienen un rango de -11 a -27 ‰ (Marshall, Brooks y Lajtha, 2007; Rounick y Winterborn, 1986). Pero para propósitos de la presente investigación se consideraron los promedios de -25.6‰ para C_3 (-20 a -29‰) y -

14.2‰ para CAM (-11 a -19 ‰) reportados para la vegetación de la zona de estudio (Herrera-Montalvo, Rodríguez-Galindo e Ibarra-López, 2013).

Por lo tanto la proporción de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ en el tejido de un consumidor refleja la dieta a un plazo relativamente largo, ya que la biomasa del carbono resume de una manera efectiva la historia reciente de alimentación de un animal, es decir el material que ha sido asimilado e incorporado al tejido (Rounick y Winterbourn, 1986).

Isótopos estables de Nitrógeno

Los isótopos estables de nitrógeno han sido ampliamente usados para investigar las redes tróficas en sus diferentes niveles. La abundancia del isótopo de nitrógeno más pesado en relación al más ligero permite hacer inferencias sobre la posición trófica de un organismo. Los isótopos de nitrógeno pasan de una manera predecible de las fuentes de alimento al consumidor, con un enriquecimiento típico de 2-5 ‰ entre los niveles tróficos en varios sistemas ecológicos (O'Grady y Dearing, 2006). En el caso de parásitos como consumidores se espera un aumento proporcional reflejado por valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ con respecto a su huésped, pero dependiendo del tipo de sistema huésped-parásito esto puede variar (Gómez-Díaz y Gónzales-Solís, 2010).

4.3- EL HUÉSPED

El orden Chiroptera Blumenbac, 1779 es el segundo orden más grande de los mamíferos, después de los roedores en el número de especies y probablemente supera a todos los demás grupos en abundancia neta. Han colonizado exitosamente casi todas las regiones continentales en la tierra (a excepción de la Antártida), así como también muchas islas oceánicas y archipiélagos. (Kunz, 1982). Los murciélagos presentan una amplia gama alimenticia, consumiendo insectos, frutos, hojas, néctar y polen, peces, otros vertebrados y sangre. Sus patrones de reproducción van desde monoestro estacional a poliestro y su sistema de apareamiento puede ser promiscuo, monógamo o polígamo (Kunz, 1982).

Los murciélagos han sido asociados recientemente como reservorios y transmisores importantes de un número considerable de enfermedades emergentes tales como el Ebola, el virus del Nilo occidental, el Síndrome Agudo Respiratorio Severo (SARS), el virus de la rabia y el Hantavirus (Allen, 2009). Por tanto, aumentar nuestro conocimiento y entendimiento en la variación de la respuesta inmune entre individuos y poblaciones con respecto a sus ectoparásitos (que suelen ser los principales vectores de patógenos) es esencial para tener un mejor entendimiento de los mecanismos de transmisión de enfermedades.

Los murciélagos poseen un número de características en sus historias de vida que probablemente afectan su función inmunológica. Por ejemplo, el ser organismos altamente coloniales trae como consecuencia el aumento a la exposición de patógenos infecciosos. Además, estos patrones de agregación pueden variar a lo largo de las estaciones, marcados por eventos reproductivos (apareamiento, colonias de maternidad etc.). Otros factores que pueden tener efecto en las poblaciones de ectoparásitos son la temperatura corporal y la actividad de aseo de los murciélagos (Allen, 2009; Laurenço y Palmerim, 2007).

En México, los murciélagos están representadas por las familias Emballonuridae, Noctilionidae, Mormoopidae, Phyllostomidae, Natalidae, Thyropteridae, Vespertilionidae y Molossidae. El presente estudio se enfoca en la Familia Phyllostomidae Gray, 1825.

4.3.1 ESPECIES BAJO ESTUDIO

A) Especies migratorias:

Leptonycteris yerbabuena Martínez & Villa-R., 1940

Descripción: Murciélago de tamaño mediano con peso de 15-28 g y medidas de antebrazo 51-54 mm, orejas pequeñas, rostro alargado y hoja nasal reducida, sin cola externa visible, y uropatagio reducido a una membrana angosta sin fleco.

Distribución: Se distribuye hacia el sur de los Estados Unidos de América hasta las montañas Picacho en el suroeste de Arizona y se extiende hasta el sur de Arizona y Nuevo México a través de las partes desérticas de México, hasta Guatemala, El Salvador y

Honduras. Común debajo de los 548 m en hábitats áridos y semiáridos (Cole y Wilson, 2006).

Dieta: Se compone principalmente de polen, néctar y frutos (Cole y Wilson, 2006). Se alimenta exclusivamente de plantas CAM durante su migración en la parte norte de su distribución, y se alimenta en su mayoría de plantas C3 en el sur de México (Fleming, Nuñez y Stenberg, 1993; Herrera-Montalvo, 1997).

Hábitat: Considerado como un migrante latitudinal a lo largo de su distribución con dos rutas migratorias. En la primera llegan a Arizona (latitudes Altas) a principios de Abril y se retiran a mitades de septiembre hacia latitudes bajas (partes tropicales de México), mientras que en la segunda ruta llegan a Nuevo México a mitades de Julio y se van a principios de septiembre a través de la Sierra Madre Occidental. Se ha propuesto que dichos movimientos son influenciados por la búsqueda de recursos alimenticios y condiciones ambientales adecuadas, los cuales coincide con la floración secuencial de cactáceas y agaváceas a lo largo de un corredor latitudinal de néctar en Norte América (Cole y Wilson, 2006; Rojas-Martínez *et al.*, 1999). Sin embargo esto ha dado pie a que se piense que la migración latitudinal de este murciélago esté condicionada por la disponibilidad estacional de alimento, por lo que no se puede generalizar su migración en toda su área de distribución y habría poblaciones residentes en áreas donde hay disponibilidad de alimento durante todo el año o que su actividad migratoria sea altitudinal (Galindo *et al.*, 2004; Herrera-Montalvo, 1997; Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

Hay dos cédulas de apareamiento, la de las poblaciones del norte que tienen lugar en el centro de México durante Noviembre-Diciembre y la cédula del sur en Mayo-Junio. Los individuos del norte dan a luz a finales de la primavera o a principios de Verano, y su periodo de Lactancia dura de 4-8 semanas (Cole y Wilson, 2006).

Parásitos: De los ectoparásitos de interés para el presente trabajo hay reportadas dos especies de dípteros ectoparásitos (*Nycterophilia coxata* Ferris, 1916 y *Trichobius sphaeronotus* Jobling, 1939, una especie de esipinturnícido (*Periglischrus paracaligus* Herrin & Tipton, 1975), y dos especies de Trombicúlidos (*Microtrombicula boneti* (Hoffmann, 1952) y *Spelocola davisii* Webb & Loomis, 1969) (Whitaker y Morales-Malacara, 2005).

Choeronycteris mexicana Tschudi, 1844

Descripción: De tamaño mediano con peso de 10-20 g y medidas de antebrazo de 43.2-47.8 mm, pelaje color gris o café, hocico alargado, lengua larga y extensible, uropatagio desnudo, cola relativamente corta.

Distribución: Se distribuye desde el sur de California, sur de Arizona y sureste de Nuevo México hasta El Salvador y Honduras. Rango altitudinal de 300 a 2400 m.

Dieta: Se alimentan de néctar, polen y ocasionalmente frutos de cactus (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987; Ceballos y Oliva, 2005; Reid, 1997).

Hábitat: Matorral espinoso, bosque caducifolio y bosques de pino-encino. Las poblaciones del Norte migran al Sur durante el invierno. Las hembras están preñadas a principios de la primavera y los nacimientos ocurren en Junio-Julio (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1987; Reid, 1997).

Parásitos: De los ectoparásitos de interés para el presente estudio se tiene reportado únicamente al espinturnícido *Periglischrus leptosternus* Morales-Malacara & López-Ortega, 2001 (Whitaker y Morales-Malacara, 2005).

B) Especies residentes:

Anoura geoffroyi Gray, 1838

Descripción: Murciélago de tamaño mediano con un peso de 13-18 g y medidas de antebrazo de 40-45 mm, pelaje pardo-grisáceo, orejas cortas y redondas, hocico alargado, sin cola, uropatagio reducido y con pelo. Base de los antebrazos peluda, patas peludas, partes laterales de los pies con pelos cortos (Ceballos y Oliva, 2005; Reid, 1997; Ortega y Alarcón-D, 2008).

Distribución: Desde el norte de México a lo largo del centro y sureste de México, excluyendo la península, extendiéndose hasta Centro América y el norte de Sudamérica hasta el suroeste de Perú, Bolivia y hasta sureste de Brasil al sur del Amazonas, en elevaciones de 400 hasta 2500 m (Ortega y Alarcón-D, 2008).

Dieta: Se alimenta de insectos, polen, néctar y frutos.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio, matorral xerófilo, bosque de Pino-Encino, y en Bosque mesófilo de montaña (Ceballos y Oliva, 2005). Su época de reproducción es en la temporada de lluvia y solo dan a luz a una cría por año (Reid, 1997).

Parásitos: De los ectoparásitos de interés para el presente trabajo hay reportadas tres especies de dípteros ectoparásitos: *Anastrebla modestini* Wenzel, 1966, *Exastinion clovisi* Pessôa and Guimaraes, 1936 y *Strebla vespertilionis* Fabricius, 1805; además, tres especies de macronísidos: *Parichoronyssus sclerus* Radovsky, 1966; *Radfordiella anourae* Radovsky, Jones and Phillips, 1971 y *Radfordiella oricola* Radovsky, Jones and Phillips, 1971, y una especie de espinturnícido *Periglischrus vargasi* Hoffmann, 1944 (Whitaker y Morales-Malacara, 2005).

Artibeus jamaicensis Leach, 1821

Descripción: Murciélago de tamaño grande con un peso de 29-51 g y medidas de antebrazo de 55-76 mm, pelaje corto y denso, color pardo oscuro con las puntas del pelo blancuzcas, pelaje ventral más pálido. Líneas faciales usualmente delgadas y tenues color blanco. Rostro aplanado y ancho. Uropatagio casi desnudo y sin cola (Ceballos y Oliva, 2005; Ortega y Castro-Arellano, 2001; Reid, 1997).

Distribución: Desde Sinaloa y Tamaulipas en México, a través de Centroamérica hasta Ecuador y Venezuela, Trinidad y Tobago, y Las Antillas. Abundante en elevaciones bajas en casi todo tipo de bosques, plantíos y hábitats ligeramente perturbados (Reid, 1997).

Dieta: Es frugívoro, alimentándose principalmente del jugo de los frutos más que de su pulpa, y complementa su dieta con polen, néctar y hojas (Ceballos y Oliva, 2005; Ortega y Castro-Arellano, 2001).

Hábitat: Abundante en el Neotrópico, principalmente en tierras bajas de la costa asociado al bosque tropical subcaducifolio y al bosque espinoso, aunque también se ha encontrado en bosque tropical perennifolio, bosque de niebla y vegetación secundaria. A altitudes desde el nivel del mar hasta 2230m.

Parásitos: De los ectoparásitos de interés para el presente trabajo hay reportadas cuatro especies de macronísidos: *Macronyssoides kochi*, Fonseca, 1948; *Macronyssus*

crosbyi Ewing and Stover, 1915; *Parichoronyssus euthysternum* Radovsky, 1967; *Parichoronyssus lopezi* Morales-Malacara, 1996. Dos especies de espinturnícidos: *Periglischrus acutisternus* Machado-Allison, 1964 y *Periglischrus iheringi* Oudemans, 1902. Siete especies de dípteros: *Aspidoptera busckii* Coquillett, 1899; *Megistopoda aranea* Coquillett, 1899; *Metelasmus pseudopterus* Coquillett, 1907; *Nycterophilia coxata* Ferris, 1916; *Paratrachobius longicrus* Miranda Ribeiro, 1907; *Trichobius dugesii* Townsend, 1891 y *Trichobius intermedius* Petersen and Hurka, 1974 *leptosternus* (Whitaker y Morales-Malacara, 2005).

Sturnira ludovici Anthony 1924

Descripción: Murciélago de tamaño mediano con un peso de 17-23 g y medidas de antebrazo de 41-45 mm, dorso de color gris-café y algunas veces naranja-café, en machos adultos hay presencia de “Charreteras” (Manchones de pelaje engrosado de color amarillo rojizo sobre los hombros). Vientre gris-café, hocico corto, frente redondeada. Uropatagio muy reducido y cubierto de pelaje, antebrazos, piernas con abundante pelo. Sin cola, última falange del tercer dedo es mayor a 15 mm (Ceballos y Oliva, 2005; Medellín *et al*, 2008; Reid, 1997).

Distribución: Por la vertiente del Pacífico desde el sur de Sinaloa, hasta Venezuela Guyana y Ecuador. Se le han registrado en los estados de Sinaloa, Tamaulipas, Colima, Guerrero, centro y sureste del país (Ceballos y Oliva, 2005).

Dieta: Se alimenta principalmente de frutas.

Hábitat: Habita en tipos de vegetación como bosques templados de pino, encino y mesófilos, bosques tropicales caducifolios, perennifolios y en cultivos de plátanos y café. En elevaciones desde el nivel del mar hasta 2240m. Su patrón reproductivo es de tipo bimodal con hembras preñadas en Abril-Mayo, y Septiembre-Octubre (Ceballos y Oliva, 2005; Reid, 1997).

Parásitos: De los ectoparásitos de interés para el presente trabajo hay reportadas tres especies de macronísidos: *Macronyssoides kochi* Fonseca, 1948; *Parichoronyssus euthysternum* Radovsky, 1967 y *Radfordiella desmodi* Radovsky, 1967. Una especie de espinturnícido *Periglischrus ojastii* Machado-Allison, 1964. Una especie de díptero: *Trichobius joblingi* Wenzel, 1966 *leptosternus* (Whitaker y Morales-Malacara, 2005).

4.4 ECTOPARÁSITOS DE MURCIÉLAGOS

Ácaros obligados de murciélagos

Ácaros y garrapatas forman la subclase Acari, en la clase Arachnida. Se dividen en siete ordenes, de los cuales solo cuatro incluyen formas parasíticas: Metastigmata (comúnmente llamados garrapatas), Mesostigmata, Prostigmata y Astigmata (Fain, 1994). Los Ácaros son organismos muy plásticos, capaces de adaptarse a diferentes condiciones de vida. Un gran número de las especies de ácaros son ectoparásitos y viven en la piel o en las capas superficiales de la piel, donde se alimentan de sangre, de líquidos tisulares o de residuos de la piel (Fain 1994).

Spinturnicidae

Dentro del orden Mesostigmata, los ácaros espinturnícidos son los que tienen mayores modificaciones morfológicas y adaptaciones para la vida parasitaria. Presentan una larga historia coevolutiva con los murciélagos, y la mayoría de los géneros son específicos de una sola familia de murciélagos (Dowling, 2006). Son ectoparásitos hematófagos obligados, localizados casi exclusivamente en las alas y uropatagio de los murciélagos (Dowling, 2006; MacCoy, 2009; Sheleer-Gordon y Owen, 1999), pueden llegar a ser encontrados adheridos al rostro, las orejas y en la piel a lo largo de los huesos de los brazos y plagiopatagio (Dowling, 2006). Para facilitar su vida en las membranas de las alas, los espinturnícidos poseen patas largas, gruesas y robustas, además tiene garras largas en forma de ganchos en los tarsos, un cuerpo pequeño, plano y en forma de diamante, la coxa es fija y alineada radialmente, el tarso tiene pretarso corto y carúnculas o membrana empodial larga. Estos ácaros se pueden aferrar muy efectivamente a las membranas de las alas, pero al mismo tiempo, también pueden soltarse de la membrana y correr rápidamente a través de ella.

La vida continua sobre el huésped de los ácaros espinturnícidos se ve reflejada vía adaptaciones en el ciclo de vida del ácaro. Al igual que otros Mesostigmata, son ninfiparos, esto es, con el desarrollo intrauterino del huevo y los estados larvales, lo que protege a los

estados más vulnerables del desarrollo de las presiones involucradas con una vida permanente sobre las alas y por lo tanto aumentando la probabilidad de sobrevivencia. La hembra deposita directamente a una protoninfa la cual cuenta ya con partes bucales succionadoras por lo que ya pueden activamente alimentarse de los fluidos del huésped (Dowling, 2006; Sheleer-Gordon y Owen, 1999).

Dípteros ectoparásito de murciélagos

Los dípteros de murciélagos (Diptera: Hippoboscoidea) son ectoparásitos altamente especializados asociados únicamente con murciélagos (Mammalia: Chiroptera). Viven en el pelaje y en las alas, donde se alimentan de la sangre de su huésped (Dick y Patterson, 2006). Pertenecen a la súper familia Hippoboscoidea y se clasifican en dos familias cosmopolitas: Streblidae y Nycteribiidae, siendo Streblidae las más abundante en los trópicos del continente Americano y principalmente en murciélagos Filostómidos (Dick y Patterson, 2006).

Los Streblidae es un grupo muy heterogéneo, que varía ampliamente en tamaño, con longitudes generales de 1.5 a 2.5 mm, pero teniendo rangos mínimos de 0.73 mm y máximos de 5.50 mm. Sus planos corporales pueden ser fuertemente comprimidos lateralmente (Nycterophiliinae), planos dorso-ventralmente (Streblinae) y no comprimidos (Trichobiinae). El 97% de los estréblidos poseen alas, pero no todas son funcionales (alas macrópteras); de las especies aladas, 24 especies (10.9% de las especies aladas) poseen alas vestigiales no funcionales: 7 especies tiene la forma stenoptera y 17 la forma braquíptera (Dick y Patterson, 2006).

El desarrollo en los estréblidos es del tipo vivíparo en el que los huevos son fertilizados internamente y todas las etapas larvales se desarrollan dentro de la hembra, alimentados por unas glándulas intrauterinas. La larva muda dos veces dentro de la hembra, la cual deposita una sola larva en el sustrato del sitio de refugio de los murciélagos. Una vez depositada, la larva forma un pupario, estadio que dura de 3-4 semanas del cual emerge una mosca adulta la cual debe localizar y colonizar a un huésped (Dick y Patterson, 2006; Presley, 2010). En general, al igual que en otros ectoparásitos, en la historia de vida de los

dípteros la estrategia refleja su asociación obligada con los murciélagos: las etapas inmaduras y vulnerables permanecen en la hembra y por lo tanto con el huésped. Los dípteros adultos viven en el huésped, y las hembras solo lo abandonan para depositar la prepupa (Dick y Patterson, 2006).

Se ha reportado que pueden encontrarse hasta cuatro especies de mosca parásita en un mismo murciélago (Dick y Patterson, 2006; Tello, Stevens y Dick, 2008). Dicha co-ocurrencia se cree es una adaptación para la sobrevivencia ya que, siendo el aseo una de las principales causas de mortalidad de ectoparásitos artrópodos, la presencia y abundancia de otras especies de dípteros ectoparásitos disminuye la presión selectiva del aseo en una sola especie y la redirige a las demás especies, aumentando así la posibilidad de sobrevivencia de todas. Además, las diferentes morfologías de las especies co-ocurrentes facilita la subdivisión de los recursos por la especificidad de la región corporal que cada cual use (Dick y Patterson, 2006).

5- Objetivo General

Determinar la relación que tienen las conductas migratoria y no-migratoria de especies huésped en la adecuación (abundancia y uso de huésped) de sus ectoparásitos.

5.1- Objetivos Particulares

- 1- Cuantificar e identificar las especies de ectoparásitos (principalmente Diptera; Acari; Macronyssidae y Spinturnicidae) que se encuentren en cada especie de murciélagos migratorios y residentes.
- 2- Determinar la composición isotópica de carbono y nitrógeno de murciélagos migratorios y residentes y de sus ectoparásitos.
- 3- Determinar en cada especie de murciélagos migratorios y residentes si la abundancia de ectoparásitos, el ICF y la inmunocompetencia se mantienen estables o varían entre los meses de recolecta.
- 4- Determinar si la abundancia de ectoparásitos, el ICF y la inmunocompetencia difieren con el sexo, la edad y el estado reproductivo de los huéspedes.
- 5- Determinar si existe una relación significativa entre el ICF, la inmunocompetencia del huésped y la intensidad de la abundancia de ectoparásitos dentro de cada población de murciélagos migratorios y residentes.

6- Hipótesis

H1: El uso de huésped por ectoparásitos, así como la intensidad de la inmunocompetencia dependerá de la estructura poblacional de su huésped.

Predicciones:

- La abundancia de ectoparásitos sea mayor en machos que en hembras por el efecto inmunosupresor de los andrógenos masculinos.
- La abundancia de ectoparásitos será mayor en individuos juveniles que en los adultos y en individuos reproductivos que en los no reproductivos, puesto que su respuesta inmune será menor.

H2: Dentro de cada especie de huésped, la carga parasitaria disminuirá a medida que la condición física y la inmunocompetencia del huésped aumenten.

Predicciones:

- El índice de correlación entre la abundancia de ectoparásitos y el ICF será negativo.
- El índice de correlación entre la abundancia de ectoparásitos y la inmunocompetencia será negativo.
- El índice de correlación entre el ICF y la inmunocompetencia será positivo.

H3: Debido al gasto metabólico que implican los desplazamientos migratorios, las especies de huéspedes migratorias tendrán estados nutricionales e inmunocompetencias menores y por lo tanto abundancias de ectoparásitos mayores que las especies residentes.

Predicciones:

- El ICF y la inmunocompetencia de *C. mexicana* serán menores y su abundancia de ectoparásitos será mayor que en *S. ludovici* y *A. jamaicensis*.
- El ICF y la inmunocompetencia de *L. yerbabuena* serán menores y su abundancia de ectoparásitos será mayor que en *A. geoffroyi*.

H4: Las distancias isotópica entre huésped-parásito será mayor o menor dependiendo del estatus residencial del huésped y la movilidad del ectoparásito.

Predicción:

- Los ectoparásitos tendrán una mayor distancia isotópica de su huésped cuando provengan de huéspedes migratorios que de residentes, pues se supone un menor tiempo de uso en sus recursos nutricionales.
- La distancia isotópica será mayor en los dípteros alados seguidos de los dípteros saltadores, los dípteros con alas atrofiadas (braquípteros), y los ácaros, en este orden.

7- Material Y Método

7.1- ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el Valle de Tehuacán, que cuenta con quince tipos de vegetación con abundantes recursos quiropterófilos. Esta zona es considerada como un centro de diversificación de cactáceas columnares (tribus Pachycereeae y Cereeae) y agaves paniculados (Rojas-Martínez *et al.*, 1999). El valle de Tehuacán se encuentra localizado en centro-sur de México entre los límites del sureste del estado de Puebla y el noroeste de Oaxaca a $17^{\circ}48'$ - $18^{\circ}58'$ y $96^{\circ}48'$ - $97^{\circ}43'$ a elevaciones entre 1000 y 1500 m. Es una zona semiárida, con una precipitación anual de 194 mm y una temperatura anual de 21°C. La flora del valle está constituida por 2750 especies de plantas (30% endémicas), de las cuales 45 especies son cactáceas y más de 50% de ellas son recursos quiropterófilos. En la parte norte del valle las cactáceas columnares florecen entre la primavera y el verano (Rojas-Martínez *et al.*, 1999).

Las capturas se realizaron en el municipio de Zapotitlán en las localidades de El Llano y El Cosahuico (N $18^{\circ} 20' 0.1.5''$ W $97^{\circ} 28'46.4''$), y en la Zanja del Desamparo, en el municipio de San Antonio Texcala. Las capturas en Veracruz, Tlilalpan (N $18^{\circ}51'$, W $97^{\circ}05'$) se realizaron en la cueva de la Presa a aproximadamente 5 km SE de Orizaba, a 1240 m sobre el nivel del mar, aproximadamente a 62 km SE del Valle de Tehuacán.

7.2- RECOLECTA DE HUÉSPEDES

Los individuos de *Choeronycteris mexicana* fueron capturados durante los meses de Marzo a Junio y Agosto del 2011 y 2012 usando redes de niebla en la Zanja del Desamparo durante su regreso después de alimentarse entre las 04:00 y 07:00 horas. Los individuos de *Leptonycteris yerbabuena* fueron capturados durante abril-junio del 2011-2012 en El Llano entre las 19:00 y las 02:00 horas, y en Junio-septiembre 2011-2012 en la Cueva de la Presa Tlilalpan (N $18^{\circ}51'$, W $97^{\circ}05'$) entre las 13:00 y las 18:00 horas. *Sturnira ludovici* y *Artibeus jamaicensis* fueron capturados en El Cosahuico entre las 19:00 y 01:00 horas

durante los meses Marzo-Agosto del 2011-2012. Todas las capturas se realizaron bajo el permiso especial de colecta NUM. SGPA/DGVS/ 02082/12. Todos los murciélagos fueron identificados usando la clave de campo de Medellín *et al.* (2008).

Se registró el estado reproductivo de cada individuo y se clasificaron de la siguiente manera: no reproductor (N), macho con testículos escrotados (E), machos con parche reproductor (PE), machos con parche inactivo (PI), hembras preñadas (PR), hembras lactantes (L). Cabe mencionar que las clasificaciones de PE y PI corresponden únicamente a la especie de *L. yerbabuena*.

7.3- EVALUACIÓN DE INMUNOCOMPETENCIA

Se cuantificó la respuesta cutánea retrasada de hipersensibilidad (Demas *et al.*, 2011; Huyghe *et al.*, 2010 y Kamhawi *et al.*, 2000) como un indicador de un aspecto de la inmunidad a nivel celular. La respuesta fue evaluada mediante la administración de *Fitoheماغلوتینina* (L8754-50 Lectin from Phaseolus Vulgaris, Fitoheماغلوتینina PHA SIGMA).

Se disolvió 3 mg de PHA por mililitro de amortiguador de fosfato salino (PBS) (3mg/ml). Las inyecciones subcutáneas fueron administradas con jeringas de insulina de 0.5 ml, en medio de la almohadilla de cada pata una hora después de la captura: 0.05 ml de solución PHA en la pata izquierda (vista ventral) y 0.05 ml de amortiguador PBS (como control) en la pata derecha (vista ventral). Las mediciones se realizaron con un vernier digital (± 0.01 mm) antes de la inyección, y seis y doce horas después (Christe *et al.*, 2000a y Turmell *et al.*, 2010). La respuesta inmune fue calculada como el cambio en grosor en la superficie del pie inyectado con PHA menos el cambio de grosor del pie control. Las medidas fueron tomadas por duplicado y promediadas para usarse en el análisis.

En el caso de los murciélagos de los que no se pudieron obtener los datos completos de inflamación, se usó la fórmula (PHApst12hrs-PBSpost12hrs) y para los murciélagos con datos completos se usó la fórmula (PHApst12hrs-PHA 0hrs)- (PHApst 12hrs- PBS 0hrs) (Demas *et al.*, 2011 y Christe *et al.*, 2000a).

7.4- EVALUACIÓN DE LA CONDICIÓN FÍSICA

Se obtuvieron medidas de antebrazo con vernier digital Mitutoyo modelo CD-6''CSX ($\pm 0.1\text{mm}$) y se tomaron medidas de peso con una balanza portátil XSXScale modelo ES 200Gx0.01G ($\pm 0.01\text{ g}$) a las 12 horas de las capturas. Se calculo el índice de masa escalada de condición física (scaled mass index of body condition) de acuerdo a Peig y Green, (2009), con la formula:

$$\hat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{b_{SMA}}$$

donde M_i representa el peso, L_i la medida de antebrazo, L_0 es un valor arbitrario de L (media aritmética) y \hat{M}_i es la masa corporal predicha para un individuo i cuando la medida corporal lineal esta estandarizada a L_0 . El exponente escalado de b_{SMA} se estimo usando el software en línea (Bohonak and van der Linde, 2004).

7.5- OBTENCIÓN DE ECTOPARÁSITOS

Después de las capturas se revisó cada murciélago para la obtención de ectoparásitos con un microscopio de disección Olympus SF20 en el cuerpo dorsal y ventral, las alas, las orejas y el uropatagio (Whitaker y Morales-Malacara, 2005). Para recolectar tanto ácaros como insectos ectoparásitos, se usaron pinzas entomológicas y pinceles finos por un máximo de 30 minutos por murciélago. Los ectoparásitos fueron almacenados en frascos con etanol al 80%, debidamente etiquetados, registrando cada uno de los ejemplares en hojas de registro con los datos de recolecta para cada individuo y especie de huésped y con su número de catálogo. Posteriormente, en el laboratorio, todo el material fue separado en diferentes frascos por familia, por cada número de catálogo de huésped.

7.6- IDENTIFICACIÓN DE ECTOPARÁSITOS

La identificación hasta especie de los dípteros se realizó con la ayuda de la clave presentada por Wenzel, Tipton y Kiewlicz (1966); Wenzel, (1976) usando un estereomicroscopio de disección OLYMPUS SZH. Un individuo de cada especie se conservó para referencia y el resto se utilizó para el análisis de isótopos estables.

En el caso de los ácaros, para los espinturnícidos se seleccionaron algunas hembras que fueron aclaradas en lactofenol para después ser montadas en Hoyer (Krantz, 1970) en un porta objetos. Su identificación se realizó con las claves de Morales-Malacara, 1998); y Morales-Malacara y Lopez-Ortega, (2001). En base a las hembras montadas, el resto de los espinturnícidos fueron identificados con un microscopio óptico en un portaescabado sin ser montados.

Para los macronicidos se montaron varios individuos siguiendo el mismo procedimiento que para los espinturnícidos y fueron identificados con la ayuda de las claves de Radovsky , (1967), Radovsky, *et al* , (1971), y Morales-Malacara & Guerrero, (2007). El resto se identificó directamente sin ser montados.

Reporte de nivel de infestación

La prevalencia, que es la proporción de individuos infestados en la población; la intensidad, que es el nivel de infestación por huésped, y la abundancia media, que es el número promedio de ectoparásitos por huésped inspeccionado; fueron reportados de acuerdo a Rozsa (2000): Prevalencia= # de murciélagos parasitados/# de murciélagos recolectados. Intensidad= # total de ectoparásitos/# de murciélagos parasitados, y abundancia media= # total de ectoparásitos/# de murciélagos recolectados.

Todos los ectoparásitos que no fueron usados para los análisis de isotopos estables se depositaron en la colección personal de Juan B. Morales-Malacara.

7.7- PREPARACIÓN DE MUESTRAS DE ISÓTOPOS ESTABLES

Se colectó una muestra de 100 μ l de sangre de la vena del antebrazo por cada murciélago a las 12 horas de su captura, para determinar su firma isotópica. La sangre se dejó secando al sol. Por cada muestra de sangre, se encapsularon muestras de 1 mg. Los ectoparásitos, después de su identificación, fueron secados con la ayuda de una plancha de calor, y se encapsularon muestras de entre 0.1 y 1 mg según el caso. Las muestras se pesaron en una balanza analítica Sartorius BP61S y fueron depositadas en capsulas de aluminio de 3.5 x 5 mm. Todas las muestras fueron enviadas a la Universidad de Miami para su análisis. Estas muestras se sometieron a combustión en una analizador elemental Robo-Prep a 1800°C. Los gases resultantes se separaron y analizaron en un espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo Europa 20:20, para estimar las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno de la misma muestra. El espectrómetro de masas de proporciones isotópicas de flujo continuo involucra la medición secuencial automatizada de las muestras junto con el material de referencia. Se utilizaron como referencias dos estándares de laboratorio (albumina de huevo) por cada cinco muestras. La variación de los isótopos estables fue expresada en delta usando la notación con la fórmula: $\delta_X (\text{‰}) = (R_{\text{muestra}} - R_{\text{estándar}}) / R_{\text{estándar}} \times 1000$, donde R es el radio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, el estándar es la piedra Pedee Belemnita para C y N atmosférico para N, y X representa ^{15}N o ^{13}C . De esta manera, valores de δX positivos implican que la muestra está enriquecida en el isótopo más pesado en relación con el estándar y valores negativos implican que está empobrecida (Hobson y Clark, 1992).

7.8- MÉTODOS DE ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Grosor de patas a la 0, 6 y 12 horas con Fitohemaglutinina (PHA) y con solución salina amortiguadora de fosfato (PBS).

Se probó si el cambio de grosor en la pata inyectada con PHA difirió entre los diferentes tempos de medición: antes de la inyección: 0 horas, y después de la inyección: 6

y 12 horas, en comparación con el cambio en grosor producido por la inyección de PBS en los mismos intervalos de tiempo.

Para ello se hizo un análisis de medidas repetidas (MR-ANOVA) de dos vías, siendo un factor el Tratamiento (PHA y PBS) y el otro factor el Tiempo de medición de cada tratamiento (0, 6 y 12hrs). Para la comparación de tiempos por cada tratamiento se hizo un análisis post hoc de Tukey y para la comparación entre tratamientos se hizo una prueba de post hoc de Sidak. El análisis se realizó en el paquete estadístico Prism 6.0 (GraphPad Software, Inc. USA). en GraphPad Prisma 6.0.

La inducción de una respuesta inmune con la inyección de PHA fue efectiva, al ser el grosor de la pata a las 0 horas significativamente menor al de 6 y 12 horas. Los grosores a las 6 y 12 no difirieron, por lo que se puede hacer uso de ambos valores para el cálculo del índice de Inmunocompetencia. También se validó el uso de PBS como medida control al ser sus tres medidas similares.

Validación de los índices de inmunocompetencia

Para la validación de los índices de inmunocompetencia, índice 1: $(PHA_{\text{post}12\text{hrs}} - PBS_{\text{post}12\text{hrs}})$ e Índice 2: $(PHA_{\text{pre}} - PHA_{\text{post}12\text{hrs}}) - (PBS_{\text{pre}} - PHA_{\text{post}12\text{hrs}})$, se calcularon ambos índices para *L. yerbabuena*, *S. ludovici* y *A. geoffroyi*, que contaron con el mínimo de datos completos; y se aplicó un análisis de correlación de Pearson para comprobar si los valores de ambos índices se correlacionaban. El análisis se realizó en el paquete estadístico Prism 5.0 (GraphPad Software, Inc. USA).

Con esto demostramos que para el caso de este experimento, el uso de índice de PHA 1: $(PHA_{\text{post}12\text{hrs}} - PBS_{\text{post}12\text{hrs}})$ e Índice 2: $(PHA_{\text{pre}} - PHA_{\text{post}12\text{hrs}}) - (PBS_{\text{pre}} - PHA_{\text{post}12\text{hrs}})$, nos brindaban resultados proporcionales ya que los valores en mm del cambio en grosor de la pata inyectada con PBS son iguales a los valores del grosor de la pata antes de ser inyectada (medida 0 de PHA)..

Estacionalidad: ¿Existe algún patrón de cambio en las variables: inmunocompetencia, ICF y abundancia de ectoparásitos, a lo largo del tiempo de colecta?

Se obtuvo el número total de los organismos en diferentes estados reproductivos por mes: no reproductor (N), macho con testículos escrotados (E), machos con parche reproductor (PE), machos con parche inactivo (PI), hembras preñadas (PR), hembras lactantes (L), para las especies de Puebla: *C. mexicana*, *S. Ludovici* y *A. jamaicensis*, y para las especies de Veracruz: *L. yerbabuena* y *A. geoffroyi*.

Se analizaron los valores de inmunocompetencia, condición física y abundancia de ectoparásitos de todas las especies por mes para normalidad (Prueba de Kolmogorov-Smirnov con valor de P Dallal Wilkinson-Lilliefors) y homocedasticidad (Prueba de Bartlett).

Por cada especie se determinó si la abundancia de ectoparásitos, el índice nutricional y el índice de inmunocompetencia varían a lo largo de los meses de recolecta, con los datos completos de ambos años.

Para la abundancia de ectoparásitos se tomó en cuenta la abundancia por cada mes de recolecta. Dado que en el caso de Puebla no se contó con datos de recolecta para todos los meses, se comparó cada especie por separado. Sus datos fueron transformados con Log10 para adquirir distribución normal y poder analizarlos mediante un ANOVA de una vía con un análisis post hoc de Tukey HSD. Para Veracruz se realizó un análisis de varianza de dos vías (especies, meses) con análisis post hoc de Tukey.

Para el índice de inmunocompetencia y ICF: para la localidad de Puebla, las especies se analizaron por separado con un ANOVA de una vía con un análisis post hoc de Tukey HSD y para los murciélagos de Veracruz se realizó un análisis de varianza de dos vías (especies, meses) con análisis post hoc de Tukey.

Los análisis de esta sección se realizaron en el paquete estadístico Prism 5.0 (GraphPad Software, Inc. USA). en GraphPad Prisma 5.0.

Todos los datos de ambas temporadas 2011 y 2012 se juntaron para los análisis.

Estructura poblacional: ¿existen diferencias en las variables de estudio entre estado reproductor, sexo, y edad?

Se analizaron los valores de inmunocompetencia, condición física y abundancia de ectoparásitos de todas las especies para normalidad (Prueba de Kolmogorov-Smirnov con valor de P Dallal Wilkison-Lilliefor) y homocedasticidad (Prueba de Bartlett).

Se compararon los valores de los índice de inmunocompetencia e ICF, entre sexos, edades y estados reproductivos usando un Modelo lineal general (GLM) para cada especie de murciélago. La variable de abundancia de ectoparásitos al no tener una distribución normal se le analizó por separado con la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para cada especie de murciélago.

Al tener pocos datos en algunas especies, el modelo lineal general nos arroja poca información sobre cómo se relacionan las variables de interés con respecto a la estructura poblacional, sin embargo al usar análisis multivariados de correspondencias, que es una herramienta descriptiva muy útil para definir patrones de interacción de variables categóricas, se obtiene mayor información ya que la asociación entre las variables estudiadas se definió a partir del cálculo de la distancia entre ellas medida mediante X^2 . Así para cada estructura poblacional (sexo, edad y estado reproductor), el análisis de correspondencias calcula un puntaje para cada categoría (alta, media y baja) de cada variable (inmunocompetencia, condición física y abundancia de ectoparásitos), lo cual genera la dimensión 1 y 2 que a su vez definen escalas de variación y la dispersión de los grupos de murciélagos con respecto a la fuerza de asociación entre los parámetros de la estructura poblacional y la intensidad de las variables de estudio. La combinación de las dimensiones explica la variación asociada a las observaciones. La representación gráfica de los murciélagos dentro del Análisis de correspondencia (AC) es por medio de puntos cardinales dispersos en las dimensiones definidas; cada punto es el resultado de los puntajes obtenidos con respecto a la asociación de las variables medidas por la distancia entre ellas.

Para realizar el AC se tomaron los datos completos de inmunocompetencia de todas las especies y se dividió la población en tres (basándonos en los percentiles 33 y 67). Todos los valores menores o iguales a 0.575 se clasificaron como 'baja respuesta inmune', los valores mayores a 0.575 y menores a 0.8875 fueron considerados 'respuesta inmune media', y los valores mayores a 0.8875 'respuesta inmune alta'. Se realizó el mismo procedimiento para el índice nutricional siendo los parámetros: $x \leq 2.82$ baja, $2.82 < x < 3.1$ media y $x \geq 3.1$ alta. Finalmente para la abundancia de ectoparásitos (número de ectoparásitos por huésped) $x \leq 4$ baja, $4 < x < 10$ media y $x \geq 10$ alta.

Todos los análisis se realizaron en SAS 9.0 (Statistical Analysis System, SAS Institute, Cary, NC, USA).

Relaciones huésped-parásito: ¿Los ectoparásitos muestran algún patrón de uso del huésped con respecto a la condición física de este? ¿Qué relación hay entre la condición física del murciélago y su capacidad para generar respuesta inmune?

a) Relaciones intraespecíficas

Para determinar el tipo de relación que tenían las variables de estudio (respuesta inmune, abundancia de ectoparásitos y condición física) de cada una de las poblaciones de murciélagos estudiados y posteriormente por cada estructura poblacional que resultó significativa en el mgl realizado anteriormente, por lo que se analizaron los datos de cada estructura poblacional para confirmar su distribución normal con la prueba de Kolmogorov-Smirnov con valor de P Dallal Wilkinson-Lilliefors. Para todos aquellos que cumplieron con el supuesto se les aplicó una matriz de correlación de Pearson, y para aquellos que no presentaron distribución normal se les aplicó una matriz de correlación de Spearman.

b) Relaciones interespecíficas

Para determinar si hay diferencias entre especies en las variables se compararon las medias de los valores de inmunocompetencia e ICM de todas las especies mediante un

ANOVA de dos vías (índices [inmunocompetencia y condición física] y especies) con un análisis post hoc de Bonferroni. La abundancia de ectoparásitos de todas las especies se comparó con un análisis de ANOVA de una vía.

Para probar las relaciones que hay entre el ICF, la respuesta inmune y la intensidad de la abundancia de ectoparásitos de todas las especies de huésped, se realizaron correlaciones no paramétricas de Spearman. Los análisis se realizaron en el paquete estadístico Prism 5.0 (GraphPad Software, Inc. USA). en GraphPad Prisma 5.0.

Finalmente se realizó un análisis Multivariado, Análisis de Correspondencias Simple (ACS), uno para cada variable de estudio (con los mismos parámetros de clasificación descritos con anterioridad en la sección de estructura poblacional). El análisis se expresa en medidas de distancia entre puntos: entre más cerca del punto de clasificación esté la especie, más relacionado está con éste; entre más lejos, menos relacionado.

Después se realizó un Análisis de Correspondencias Múltiple (ACM) con las variables inmunocompetencia, índice de nutrición y abundancia de ectoparásitos, para todas las especies. Se utilizaron los mismos intervalos para las clasificaciones de las variables usadas en el ACS. El ACM en comparación al ACS se interpreta por cuadrantes, estando los factores que mayor contribución tienen en el mismo cuadrante y más cerca de la variable.

Todos los análisis de correspondencias se realizaron en SAS 9.0 (Statistical Analysis System, SAS Institute, Cary, NC, USA).

Relaciones isotópicas huésped-parásito: ¿Cómo son los patrones de enriquecimiento entre los murciélagos y sus ectoparásitos? ¿Hay variación entre las diferencias netas ($\delta X_{\text{ectoparásito}} - \delta X_{\text{huésped}}$) con el estatus (migratorio o residente) del murciélago o la movilidad del ectoparásito?

a) Firma isotópica de los huéspedes

Se compararon los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de todas las especies de murciélagos, para ello se realizaron pruebas de normalidad (Kolmogorov-smirnov) y de homocedasticidad (Levene).

Los datos de $\delta^{13}\text{C}$ no cumplió con el supuesto de homogeneidad de varianzas, por lo que se realizó un ANOVA de una vía con corrección de Welch y una prueba post hoc de Games-Howell.

Para $\delta^{15}\text{N}$, todos los supuestos se cumplieron y se realizó un ANOVA de una vía con prueba de post hoc de Tukey HSD.

b) Firma isotópica de los ectoparásitos

Se compararon los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de ectoparásitos por huésped para ello se realizaron pruebas de normalidad (Kolmogorov-smirnov) y de homocedasticidad (Levene).

Para las especies de ectoparásitos de *C. mexicana* y *A. geoffroyi* se realizaron pruebas de ANOVA de una vía con prueba post hoc de Tukey, para los huéspedes *S. ludovici* y *L. yerbabuena* se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis con post hoc de Duns y finalmente para los ectoparásitos de *A. jamaicensis* se hizo una prueba no paramétrica de U- Mann-Whitney.

c) Huésped migratorio vs Huésped residente.

1) Se probó si el estatus del huésped, migratorio o residente, influía en la diferencia neta promedio ($\Delta^{13}\text{C}$ y $\Delta^{15}\text{N}$; sin dirección de enriquecimiento) entre la firma isotópica de los consumidores (ectoparásitos) y la firma isotópica del alimento (huésped).

Puebla $\delta^{13}\text{C}$: Se agruparon todos los datos de $\Delta^{13}\text{C}$ de los ectoparásitos de cada huésped y se agruparon como $\Delta^{13}\text{C}$ de los ectoparásitos (sin identidad) del huésped Migratorio, $\Delta^{13}\text{C}$ de los ectoparásitos de huésped residente 1 y $\Delta^{13}\text{C}$ de los ectoparásitos del huésped migratorio 2.

Los valores de $\Delta^{13}\text{C}$ del huésped migratorio y del residente 1 no tuvieron una distribución normal de acuerdo a la prueba de Kolmogorov-Smirnov con valor de P Dallal Wilkinson-Lilliefors por lo que se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis y una prueba post hoc de Dunn.

Veracruz $\delta^{13}\text{C}$: Se agruparon los $\Delta^{13}\text{C}$ de todos los ectoparásitos pertenecientes a cada especie huésped y se clasificaron como $\Delta^{13}\text{C}$ de ectoparásitos de huésped migratorio y $\Delta^{13}\text{C}$ de ectoparásitos de huésped residente. Los datos de $\Delta^{13}\text{C}$ del huésped migratorio no tuvo distribución normal por los que la comparación se realizó mediante una prueba no paramétrica de U- Mann-Whitney.

Para $\Delta^{15}\text{N}$ se hizo el mismo procedimiento de agrupación de datos, pero los datos de Puebla se analizaron con un análisis varianza de un factor (ANOVA) con una prueba de post hoc de Tukey HSD y los datos de Veracruz con una prueba de t-student.

2) Se compararon las $\Delta^{13}\text{C}$ y las $\Delta^{15}\text{N}$ entre todas las especies de ectoparásitos de todos los huéspedes.

Puebla $\Delta^{13}\text{C}$ y $\Delta^{15}\text{N}$: Se compararon los Δ de cada una de las especies de ectoparásito de todas las especie de huésped excluyendo los datos de los ectoparásitos *P. ojasitii*, *M. aranea*, *A. delatorri*, y *P. iheringi* (por el número pequeño de la muestra). Para carbono los valores no tuvieron una distribución normal de acuerdo a la prueba de Kolmogorov-Smirnov con valor de P Dallal Wilkinson-Lilliefor , por lo que se compararon con un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis y una prueba post hoc de Dunn. Para Nitrógeno se realizaron mediante un análisis varianza de un factor (ANOVA) con una prueba de post hoc de Tukey HSD.

Veracruz $\Delta^{13}\text{C}$ y $\Delta^{15}\text{N}$: Se compararon los Δ de cada una de las especies de ectoparásito de todas las especie de huésped. Para carbono se hizo una prueba de ANOVA de una vía con prueba de post hoc de DMS (o LSD de Fisher), y para nitrógeno un análisis varianza de un factor (ANOVA) con una prueba de post hoc de Tukey HSD.

d) Tipo de movilidad del ectoparásito

Se puso a prueba, si el tipo de movilidad (la facilidad de pasar de un huésped a otro) tenia algún efecto sobre la distancia que hay entre la firma isotópica del ectoparásito y la de su huésped.

Los ectoparásitos se clasificaron por su tipo de movilidad: alados (i.e., todos aquellos dípteros con alas funcionales), con alas atrofiadas (i.e., dípteros con alas en forma brachyptera), saltadores (i.e., dípteros con alas atrofiadas del estilo stenoptera y con el 3º par de patas modificados para el salto), y ácaros (i.e. los espinturnícidos de reducida movilidad).

Todos los datos se analizaron para distribución normal (Kolmogorov-smirnov) y homocedasticidad (Levene).

En ninguno de los casos se pudieron analizar los datos de *S. ludovici* y *A. jamaicensis* por la pequeña cantidad de las muestras.

En *L. yerbabuena* y *C. mexicana* se compararon la $\Delta^{13}\text{C}$ y la $\Delta^{15}\text{N}$ entre ectoparásitos alados y ácaros usando pruebas de U de Mann-Whitney y de t de Student, respectivamente. Mientras que para *A. geoffroyi* se compararon la $\Delta^{13}\text{C}$ y la $\Delta^{15}\text{N}$ entre ectoparásitos alados, con alas atrofiadas y ácaros usando pruebas de ANOVA de una vía con una prueba post hoc de Tukey HSD.

8. Resultados

8.1- INDUCCIÓN DE UNA RESPUESTA INMUNE CON FITOHEMAGLUTININA (PHA) EN CONTRASTE AL CONTROL: AMORTIGUADORA SALINA DE FOSFATO (PBS).

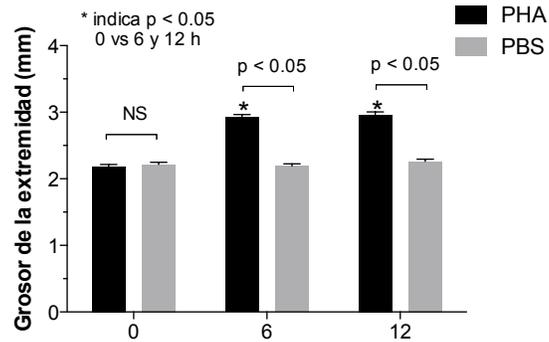
Para evaluar la respuesta inmune del huésped se le inyectó una pata con PHA y la otra pata con PBS como control y se midió el cambio en grosor en los tiempos 0, 6 y 12 horas. Se encontró una interacción significativa entre el tiempo y el tratamiento: *L. yerbabuena* ($F_{2,196}= 117.1$, $p < .0001$), *S. ludovici* ($F_{2,44}= 27.8$, $p < 0.001$) y *A. geoffroyi* ($F_{2,76}=12.7$, $p < 0.0001$).

Para las tres especies, el grosor con el tratamiento con PBS en los tiempos 0, 6 y 12 horas no difirió, mientras que para PHA hubo diferencia entre 0 y 6 y 12 horas pero no entre 6 y 12 horas. Se encontró diferencia entre los tratamientos PHA vs PBS a las 6 y 12 horas (Fig. 1).

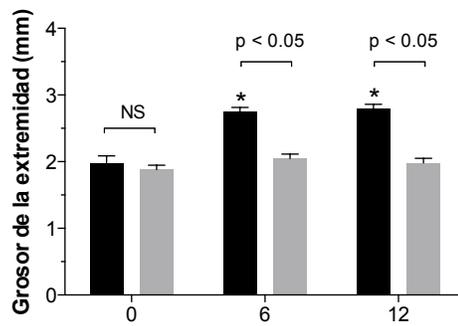
8.2-VALIDACIÓN DE LOS ÍNDICES DE INMUNOCOMPETENCIA

Los dos índices de inmunocompetencia estuvieron significativamente correlacionados en de *L. yerbabuena* ($r= .87$, $r^2= .76$, $p < 0.0001$), *S. ludovici* ($r = .63$, $r^2 = .40$, $p= 0.03$), y *A. geoffroyi* ($r= .73$, $r^2= .53$, $p < 0.001$) (Fig. 2).

A) *L. yerbabuena*



B) *S. ludovici*



C) *A. geoffroyi*

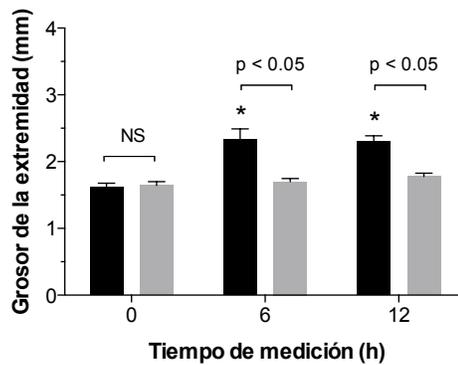
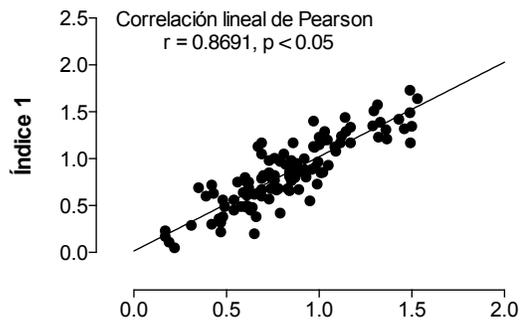
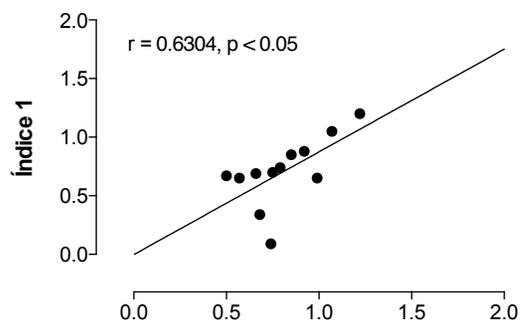


Fig. 1 Comparación en el cambio de grosor (media + DE) entre tratamientos (PHA y PBS) y entre los tiempos de medición (0, 6 y 12 h). *L. yerbabuena* (n=50), *S. ludovici* (n=12) y *A. geoffroyi* (n=20).

A) *L. yerbabuena*



B) *S. ludovici*



C) *A. geoffroyi*

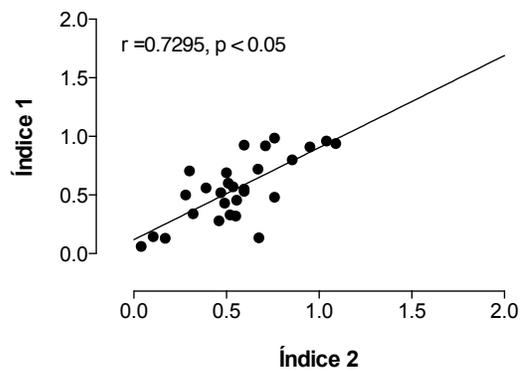


Figura 2. Correlación de datos obtenidos con ambos índices de inmunocompetencia para las especies *L. yerbabuena* (n=109), *S. ludovici* (n=12) y *A. geoffroyi* (n=28).

8.3- LA ESTACIONALIDAD EN LAS VARIABLES DE ESTUDIO

Murciélagos

Se realizaron muestreos de murciélagos en los meses de marzo a agosto en Puebla y de junio a septiembre en Veracruz y se obtuvo que el número total de individuos capturados fue mayor en Veracruz (n = 136) que en Puebla, (n = 113) y en ambas localidades la frecuencia más alta fue la de los murciélagos migratorios. El total de capturas para las especies de Puebla fue: *C. mexicana* (n = 61) , *S. ludovici* (n = 32) y *A. Jamaicensis* (n = 11), y para las especies de Veracruz *L. yerbabuena* (n = 115) y *A. geoffroyi* (n=29) (Cuadro 1).

Se registró que *C. mexicana* prácticamente no tiene individuos reproductivos durante los meses de recolecta, los individuos reproductivos de *S. ludovici* en los meses de marzo a mayo, los de *A. jamaicensis* en abril y mayo, *L. yerbabuena* de junio a agosto y *A. geoffroyi* principalmente en junio(Fig. 4).

Cuadro 1. Número de murciélagos capturados en los meses de recolecta de ambos años.

Mes	PUEBLA				VERACRUZ	
	<i>C. mexicana</i>	<i>S. ludovici</i>	<i>A. jamaicensis</i>	<i>L. yerbabuena</i>	<i>A. geoffroyi</i>	<i>L. yerbabuena</i>
Marzo	8	8	0	2	-	-
Abril	35	5	2	2	-	-
Mayo	14	15	5	4	-	-
Junio	4	2	3	-	7	35
Julio	-	-	-	-	3	16
Agosto	1	2	1	-	14	41
Septiembre	-	-	-	-	5	15

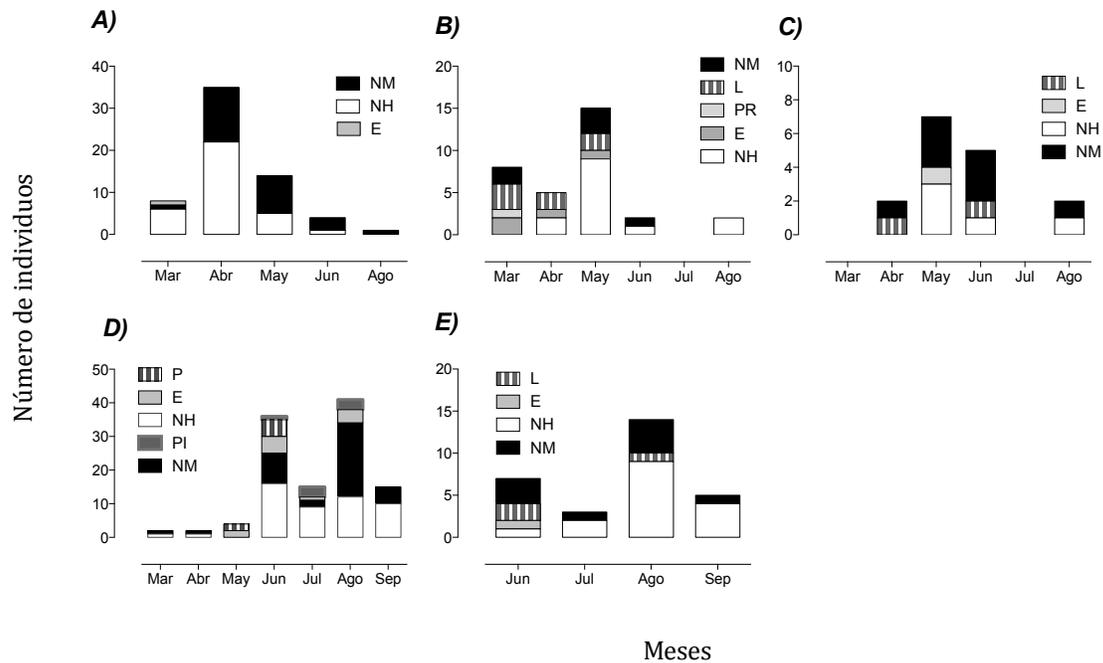


Figura 4. Número de individuos capturados por cada estado reproductivo. A) *C. mexicana*, B) *S. ludovici*, C) *A. jamaicensis*, D) *L. yerbabuena* y E) *A. geoffroyi*. En las leyendas, NH= Hembra no reproductiva, NM= Macho no reproductivo, E= Macho escrotado, PE= Macho con parche reproductor, PI= Macho con parche inactivo, PR= Hembra preñada y L= Hembra lactante.

Ectoparásitos

La abundancia de ectoparásitos a lo largo de la estacionalidad se presenta mediante el parámetros de abundancia media (Fig. 4).

En Puebla, la abundancia media de ectoparásitos por mes difirió significativamente solo para *C. mexicana* entre los meses de abril y mayo ($F(3,56)= 3.1, p= 0.03$).

En Veracruz no se presentó diferencia significativa para ninguna de las dos especies ($F(3,128)= 0.68, p= 0.56$).

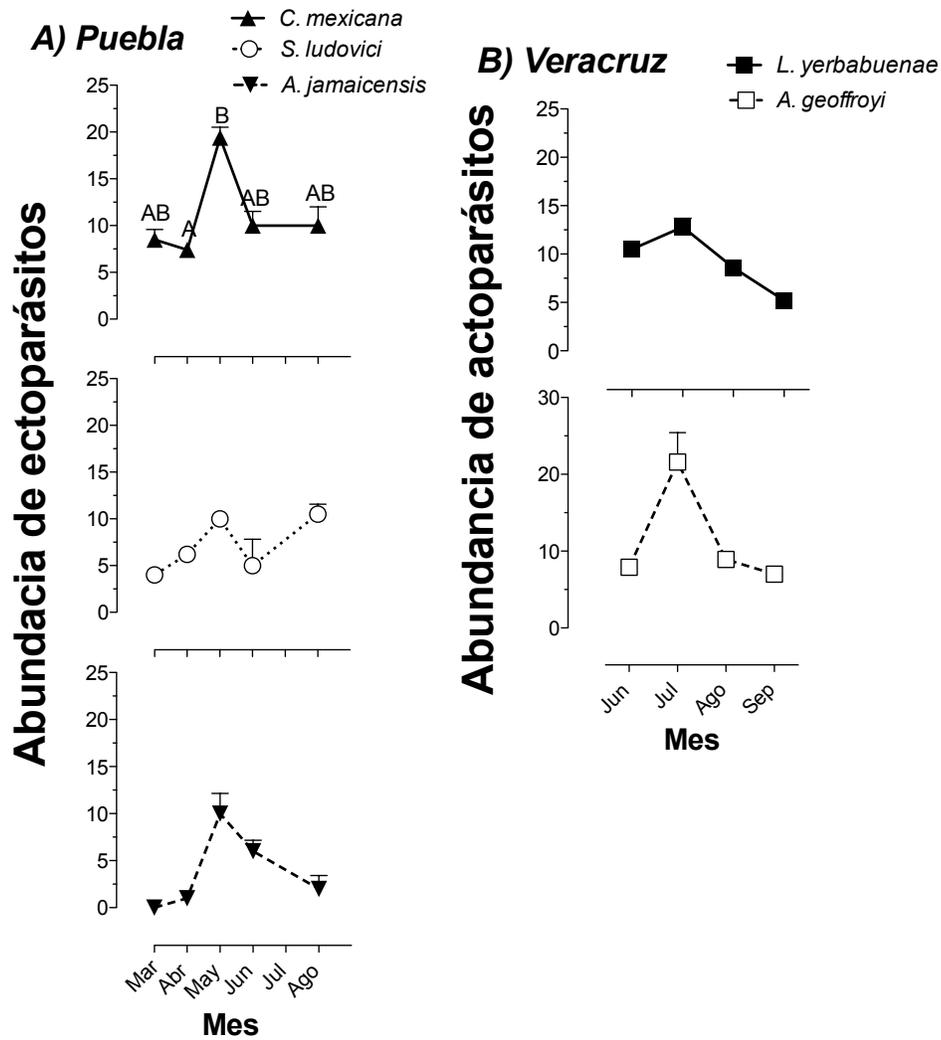


Figura 4. Abundancia de ectoparásitos (Media + EE) a lo largo de la estación en A) murciélagos de Puebla y B) murciélagos de Veracruz.

Inmunocompetencia y condición física

Solo *L. yerbabuena* tuvo una diferencia en el valor de índice de inmunocompetencia, pero solo para los meses de junio vs septiembre y julio vs septiembre (Fig. 5). Además *L. yerbabuena* generó una respuesta inmune más alta que la de *A. geoffroyi* durante los meses de junio y agosto ($F_{1, 125} = 13.23$, $p = 0.0004$).

El índice nutricional no cambió significativamente a lo largo de los meses muestreados para ninguna especie de Puebla (*C. mexicana*: [$F_{3,57}=1.36$, $p= 0.12$], *A. jamaicensis*: [$F_{3,12}=.72$, $p= 0.75$] y *S. ludovici*: [$F_{4,27}=.80$, $p= 0.17$]) (Fig. 6). En Veracruz,

A. geoffroyi tuvo estados nutricionales diferentes entre los meses de junio vs septiembre, *L. yerbabuena* no presentó cambios en sus valores a lo largo de los meses, pero tuvo un ICF más elevado que el de *A. geoffroyi* en todos los meses muestreados ($F_{3,128} = 3.19$, $p = 0.026$).

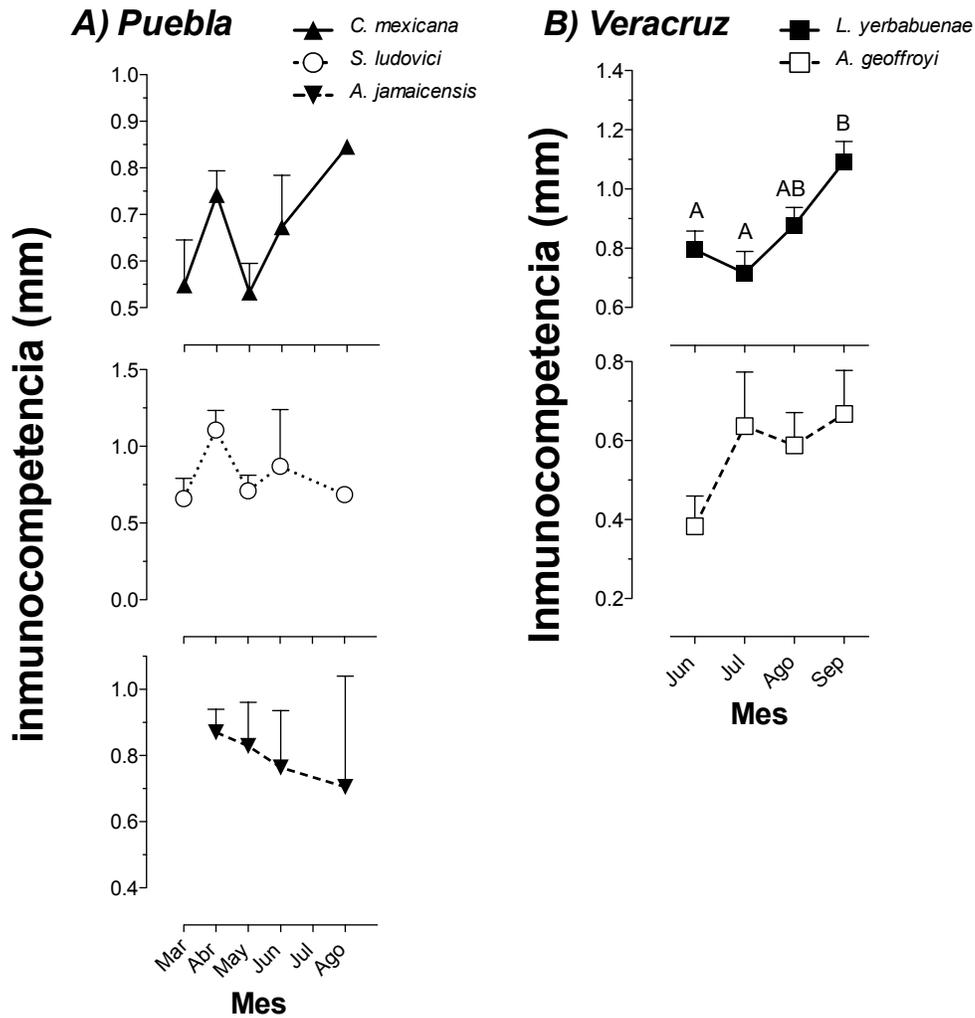


Figura 5. Inmunocompetencia (Media + EE) a lo largo de la estación en A) Murciélagos de Puebla y B) murciélagos de Veracruz. Literales diferentes significan diferencias significativas.

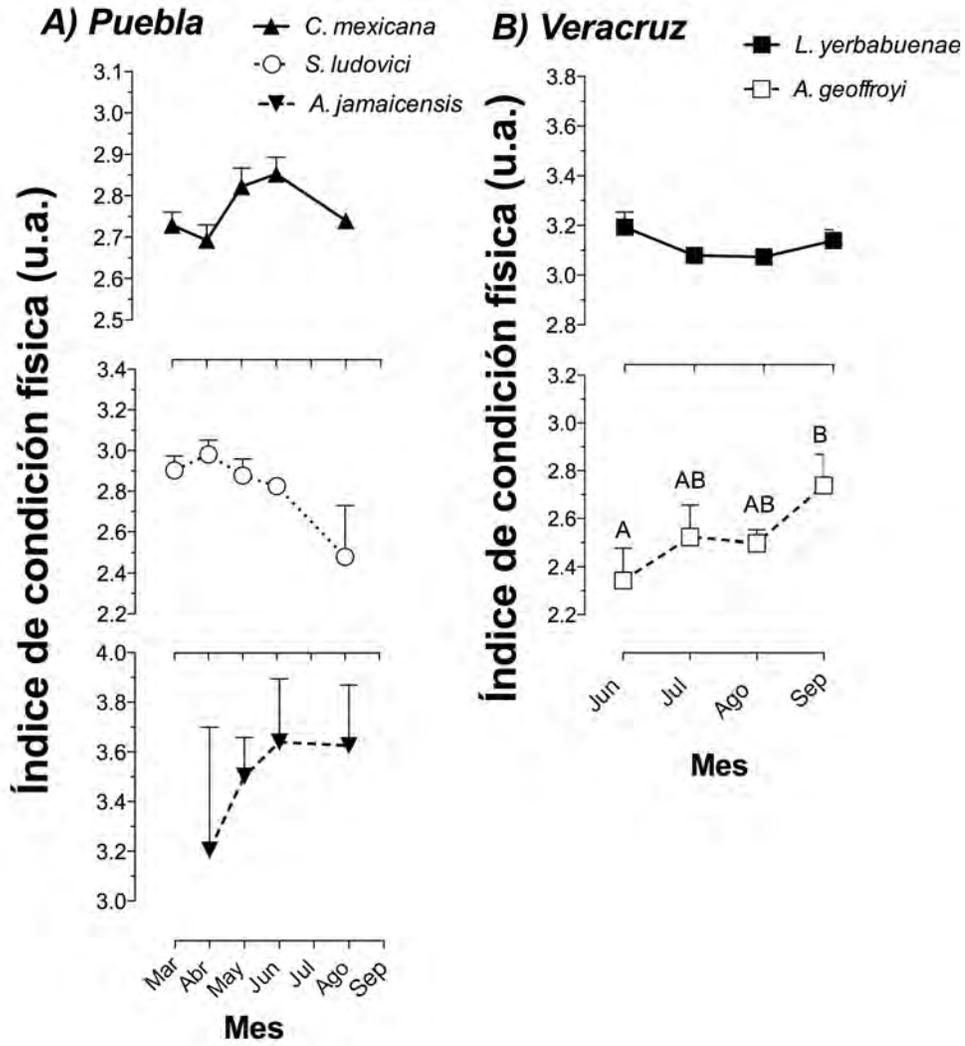


Fig. 6. Índice de condición física [unidades arbitrarias (u.a.)] (Media + EE) a lo largo de la estación en A) murciélagos de Puebla y B) murciélagos de Veracruz.

8.4- DIFERENCIAS EN LAS VARIABLES DE ESTUDIO DE ACUERDO A LA ESTRUCTURA POBLACIONAL

En el análisis de las variables de estudio por estructura poblacional se obtuvo que *C. mexicana* presentó diferencias por sexo en el ICF ($F_{3,54} = 4.17$, $p = 0.04$) y abundancia de ectoparásitos ($U_{34,28} = 330$, $p = 0.04$) (Cuadro 2, Fig. 7). *Artibeus jamaicensis* no presentó diferencias en el ICF, el índice de inmunocompetencia y la abundancia de ectoparásitos, para ningún parámetro de estructura poblacional. *Sturnira ludovici* (Cuadro 2, Fig. 8) presentó diferencias por sexo para la abundancia de ectoparásitos ($U_{22,10} = 63$, $p = 0.03$) y diferencias en el ICF por edad de los individuos ($F_{5,21} = 6.86$, $p = 0.02$).

En *L. yerbabuena* el ICF, el índice de inmunocompetencia ($F_{6,107} = 3.40$, $p = 0.004$) (Fig. 9 A), y la abundancia de ectoparásitos ($H(4) = 9.59$, $p = 0.02$) (Fig. 9 B), presentaron diferencias significativas con respecto al estado reproductivo del individuo, mientras que el índice de inmunocompetencia varió solamente entre categorías de edad ($F_{6,107} = 3.40$, $p = 0.004$) (Fig. 9 C).

Cuadro 2. Valores de p para las variables de estudio por cada clase de estructura poblacional.

Especies	Variable	Clases		
		Sexo	Edad	Estado reproductor
<i>C. mexicana</i>	Inmunocompetencia	0.258	0.401	0.244
	Estado nutricional	0.046	0.822	0.822
	Abundancia de ectoparásitos	0.038	0.639	-
<i>A. jamaicensis</i>	Inmunocompetencia	0.493	0.072	0.374
	Estado nutricional	0.704	0.425	0.458
	Abundancia de ectoparásitos	0.117	0.25	0.164
<i>S. ludovici</i>	Inmunocompetencia	0.401	0.219	0.555
	Estado nutricional	0.465	0.016	0.232
	Abundancia de ectoparásitos	0.028	0.483	0.217
<i>A. geoffroyi</i>	Inmunocompetencia (PHA)	0.659	0.293	0.676
	Estado nutricional	0.653	0.744	0.885
	Abundancia de ectoparásitos	0.247	0.909	0.286
<i>L. yerbabuena</i>	Inmunocompetencia	0.147	0.018	0.039
	Estado nutricional	0.272	0.098	0.019
	Abundancia de ectoparásitos	0.386	0.163	0.018

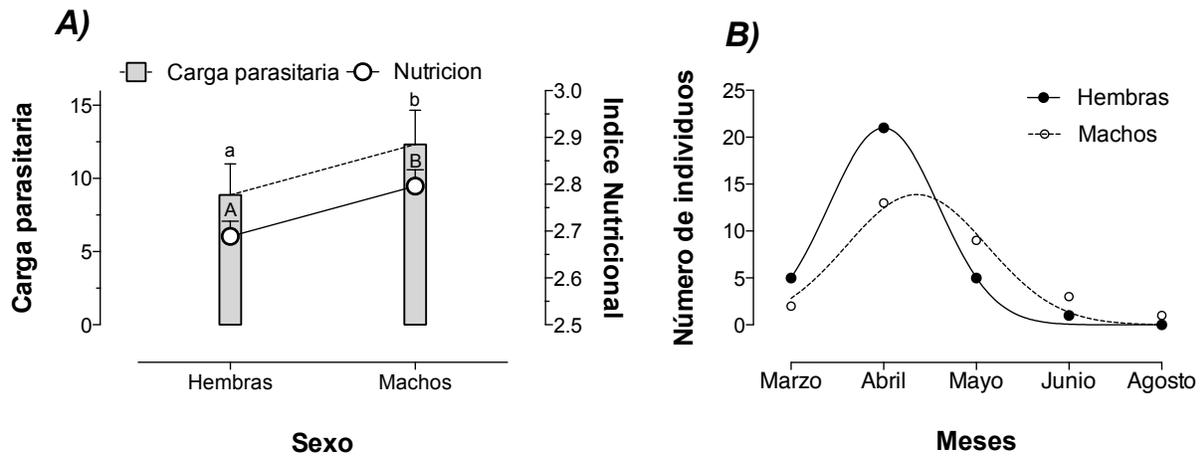


Figura 7. *Choeronycteris mexicana*: Diferencias entre sexos. A) En variables: índice de condición física y abundancia de ectoparásitos (Media + EE). Literales diferentes significan $p < 0.05$. B) Curvas de ajuste para el número de capturas de individuos a lo largo de los meses.

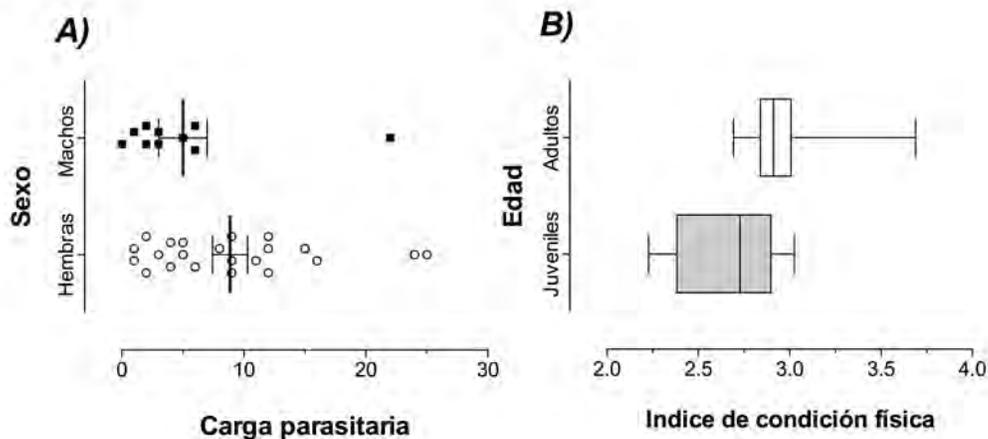


Figura 8. *Sturnira ludovici*: Diferencias significativas $p < 0.05$ para A) Abundancia de ectoparásitos entre sexos (Media \pm EE) (hembras=22, machos=10) . B) condición física entre edad de individuos (Media \pm EE) (adultos = 23 y juveniles= 9).

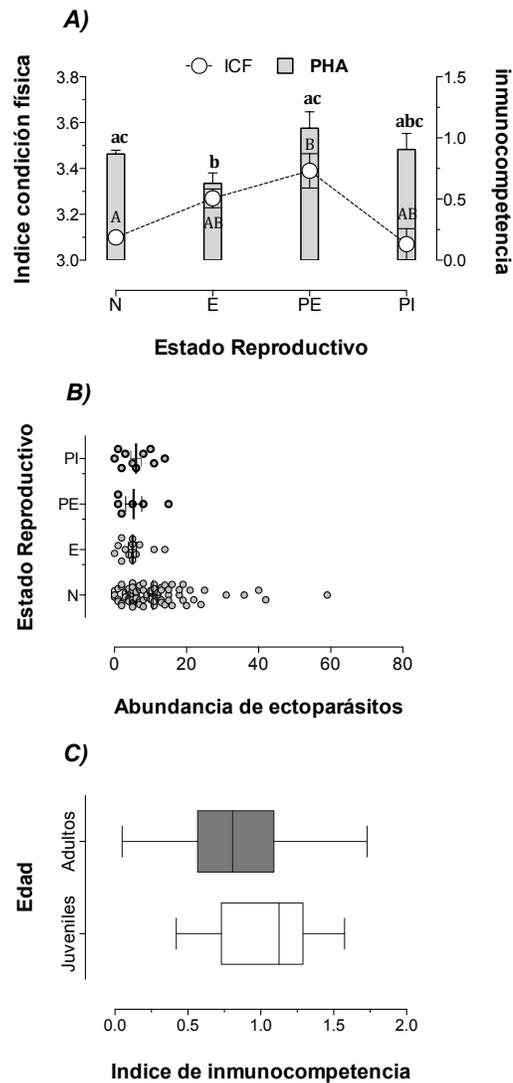
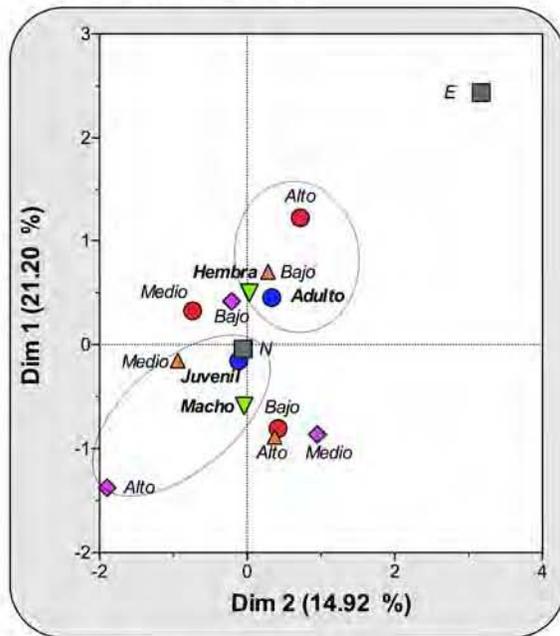


Figura 9. *Leptonycteris yerbabuena*. A) Variación en el índice de condición física (media \pm EE) y de inmunocompetencia por estado reproductivo (media + EE). Literales diferentes significan diferencias significativas $p < 0.05$. B) Diferencias en abundancia de ectoparásitos (media \pm EE) ($p < 0.05$) por estado reproductivo. N- no reproductor (n=87), E- Testículos escrotados (n=13), PE- Parche activo (n= 6), PI- Parche inactivo. C) Diferencias ($p < 0.05$) en índice de inmunocompetencia por edad de individuos (Media: mínimo a máximo) adultos (n= 94) y juveniles (n= 19).

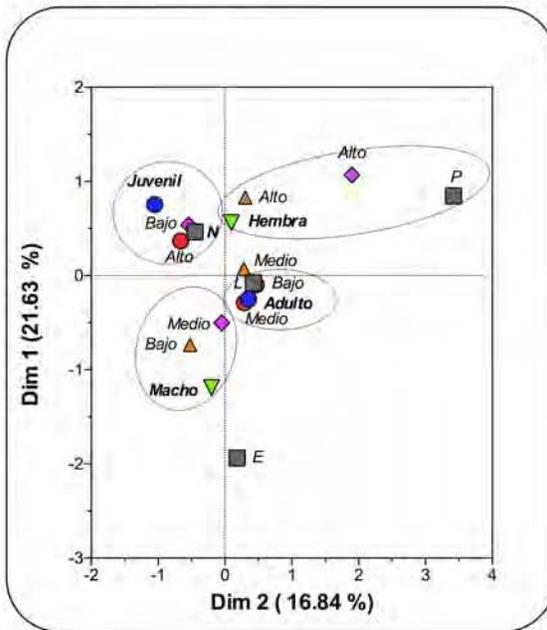
Con el análisis de correspondencias múltiple se obtuvieron resultados congruentes y complementarios a los obtenidos con el análisis de varianza proporcionando un panorama con la clasificación de las variables.

En *C. mexicana* (Fig. 10A), los individuos adultos y las hembras estuvieron asociados a una respuesta inmune alta y a una abundancia de ectoparásitos baja, mientras que los machos juveniles no reproductores (N) tuvieron un ICF alto y una abundancia de ectoparásitos media. Para individuos de *S. ludovici* (Fig. 10B) las hembras e individuos preñadas (P) tienen una categoría alta para el estados nutricional y una abundancia de ectoparásitos alta mientras que la respuesta inmune es baja; los machos fueron relacionados con un ICF medio y una abundancia de ectoparásitos baja; los adultos se caracterizaron por una respuesta inmune media y los juveniles no reproductores por un ICF bajo y una respuesta inmune alta. En *A. jamaicensis* (Fig. 10C) los juveniles no reproductores (N) presentaron respuesta inmune baja y abundancia de ectoparásitos media, y los adultos una respuesta inmune media; las hembras lactantes (L) tuvieron principalmente un ICF alto y una abundancia de ectoparásitos alta, mientras que los machos escrotados (E) estuvieron asociados con un ICF medio, respuesta inmune alta y abundancia de ectoparásitos baja. Para *L. yerbabuena* (Fig. 11A) los machos con parche inactivo (PI) tuvieron un ICF alto y una abundancia de ectoparásitos baja y las hembras no reproductores (N) un ICF bajo. Los individuos juveniles presentaron una respuesta inmune alta y una abundancia de ectoparásitos media en comparación a los adultos con respuesta inmune baja. Finalmente, *A. geoffroyi* (Fig. 11B) presentó hembras adultas y lactantes (L) con ICF medio y respuesta inmune media, mientras que los machos juveniles con ICF bajo tuvieron una respuesta inmune baja y una abundancia de ectoparásitos alta. Los individuos reproductores con testículos escrotados (E) tuvieron una abundancia de ectoparásitos media y los individuos no reproductores una respuesta inmune alta con un ICF alto y una abundancia de ectoparásitos baja.

A) *C. mexicana*



B) *S. ludovici*



C) *A. jamaicensis*

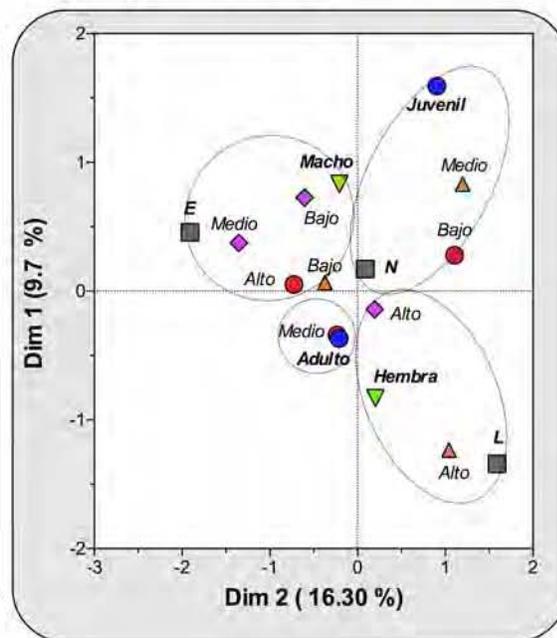


Figura 10. Análisis de correspondencias múltiple. Relación de estructura poblacional con las variables de estudio (ICF, respuesta inmune y abundancia de ectoparásitos) Para cada especie de murciélago de la localidad de Puebla: las variables encerradas en un círculo por cada cuadrante son las que más relacionadas están.

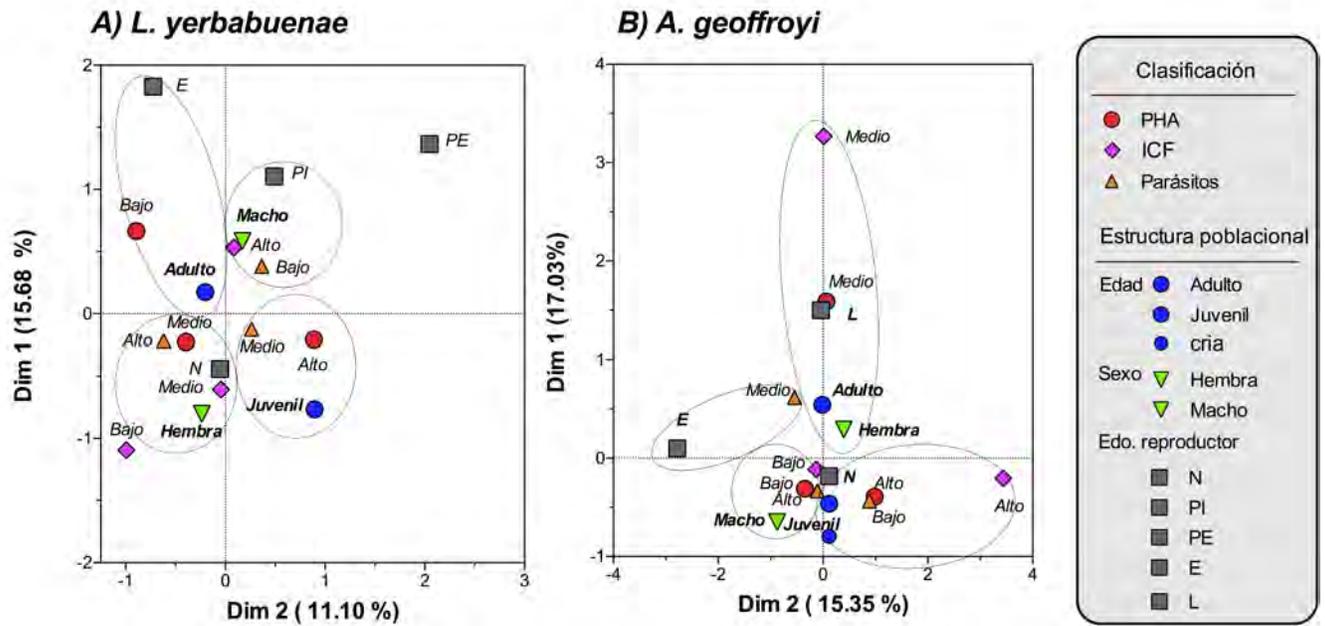


Figura 11. Análisis de correspondencias múltiple (ACM). Relación de estructura poblacional con las variables de estudio (ICF, respuesta inmune y abundancia de ectoparásitos) para cada especie de murciélago de la localidad de Veracruz. Las variables encerradas en un círculo por cada cuadrante son las que más relacionadas están.

8.5-RELACIONES HUÉSPED- PARÁSITO: INTRAESPECÍFICAS

En los individuos juveniles de *S. ludovici* (Cuadro 4) se encontró una correlación significativa inversa entre la abundancia de ectoparásitos y la condición física ($r^2= 0.71$, $r=-0.84$, $p= .02$). Ninguna otra correlación analizada fue significativa cuadros 3-7).

Cuadro 3. Matriz de correlación de las variables de estudio por estructura poblacional de la especie *C. mexicana*

Categoría poblacional	Variables	Inmunicimoetencia			Parasitos totales		
		r	r ²	p	r	r ²	p
Poblacion (n=61)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	-0.24	0.06	0.07	0.30	0.09	0.02
	PAR	-0.27	0.07	0.03	-	-	-
Hembras (n=32)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	-0.29	0.08	0.21	0.33	0.11	0.07
	PAR	-0.24	0.06	0.19	-	-	-
Machos (n= 28)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	-0.13	0.02	0.50	-0.03	0.00	0.87
	PAR	-0.27	0.07	0.16	-	-	-

Cuadro 4. Matriz de correlación de las variables de estudio por estructura poblacional de la especie *S. ludovici*.

Categoría poblacional	Variables	Inmunicimoetencia			Parasitos totales		
		r	r ²	p	r	r ²	p
Poblacion (n=32)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	-0.11	0.01	0.56	-0.04	0.00	0.83
	PAR	-0.06	0.00	0.74	-	-	-
Adultos (n=21)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	-0.08	0.01	0.73	0.28	0.08	0.22
	PAR	-0.21	0.04	0.36	-	-	-
Juveniles (n=7)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	0.39	0.15	0.40	-0.84	0.71	0.02
	PAR	-0.27	0.07	0.53	-	-	-
Hembras (n=20)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	-0.04	0.00	0.85	0.00	0.00	0.99
	PAR	-0.03	0.00	0.90	-	-	-
Machos (n=11)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	-0.26	0.07	0.43	-0.38	0.14	0.23
	PAR	-0.03	0.00	0.92	-	-	-

Cuadro 5. Matriz de correlación de las variables de estudio por estructura poblacional de la especie *A. jamaicensis*.

Categoría poblacional	Variables	Inmunicimoetencia			Parasitos totales		
		r	r ²	p	r	r ²	p
Poblacion (n=16)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	-0.31	0.10	0.25	-0.04	0.00	0.88
	PAR	-0.08	0.01	0.72	-	-	-

Cuadro 6. Matriz de correlación de las variables de estudio por estructura poblacional de la especie *L. yerbabuena*.

Categoría poblacional	Variables	Inmunicimoetencia			Parasitos totales		
		r	r ²	p	r	r ²	p
Poblacion (n=113)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	0.00	0.00	0.98	0.03	0.00	0.79
	PAR	-0.19	0.04	0.05	-	-	-
Adultos (n=91)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	0.02	0.00	0.87	-0.05	0.00	0.63
	PAR	-0.20	0.04	0.06	-	-	-
Juveniles (n=20)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	-0.03	0.00	0.90	0.29	0.08	0.21
	PAR	-0.37	0.14	0.10	-	-	-
Testiculos escrotados (n=13)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	0.04	0.00	0.89	0.38	0.14	0.19
	PAR	-0.53	0.28	0.06	-	-	-
Parche activo (n=6)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	0.25	0.06	0.66	-0.20	0.04	0.65
	PAR	-0.58	0.34	0.21	-	-	-
Parche inactivo (n=6)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	-0.31	0.10	0.62	0.27	0.07	0.35
	PAR	-0.20	0.04	0.71	-	-	-
No reproductor (n=86)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	0.93	0.86	0.76	0.14	0.02	0.21
	PAR	-0.27	0.07	0.01	-	-	-

Cuadro 7. Matriz de correlación de las variables de estudio por estructura poblacional de la especie *A. geoffroyi*.

Categoría poblacional	Variables	Inmunicimoetencia			Parasitos totales		
		r	r ²	p	r	r ²	p
Poblacion (n=28)	PHA	-	-	-	-	-	-
	ICF	0.46	0.21	0.02	-0.04	0.00	0.83
	PAR	0.03	0.00	0.89	-	-	-

8.6- RELACIONES HUÉSPED- PARÁSITO: INTERESPECÍFICAS

Anoura geoffroyi y *C. mexicana* tuvieron la condición física más bajo de todos los murciélagos, mientras de *A. jamaicensis* y *L. yerbabuena* tuvieron el ICF más alto (Fig. 12A). Hubieron diferencias significativas en el ICF entre las especies comparadas con excepción de la comparación entre *C. mexicana* y *S. ludovici* ($F(4, 493)= 16.73, p < 0.0001$). El valor del índice de inmunocompetencia difirió significativamente entre especies de murciélago ($F(4, 493)= 16.73, p < .0001$) aunque solamente fue distinto entre *L. yerbabuena* vs *C. mexicana* y *L. yerbabuena* vs *A. geoffroyi* (Fig. 12A). El valor medio más alto del índice de respuesta inmunológica fue para *L. yerbabuena* ($0.86 \pm 0.36, n=112$) y el más bajo para *A. geoffroyi* ($0.55 \pm 0.28, n=28$). La abundancia de ectoparásitos entre especies no fue diferente significativamente ($H_{249}= 6.18, p= .18$) sin embargo el valor medio (de abundancia) más alto fue el de *C. mexicana* y el más bajo fue el de *A. jamaicensis* (12B).

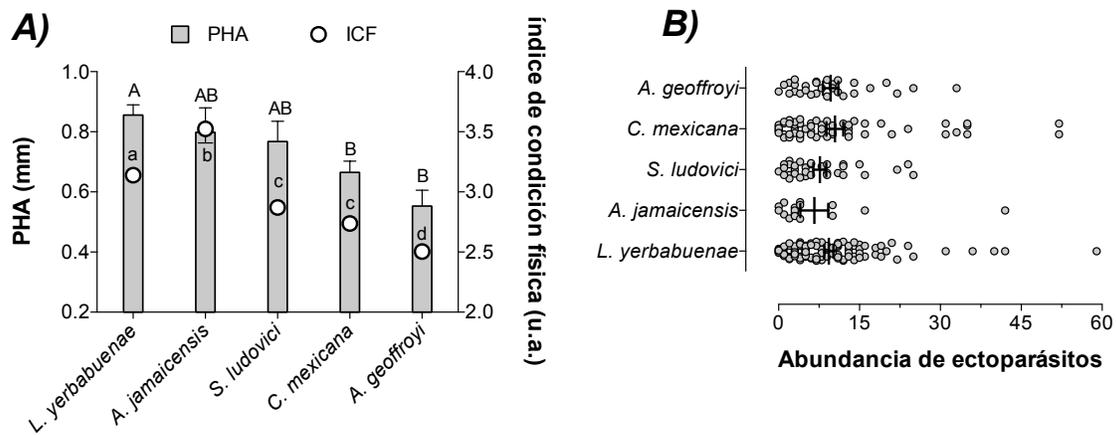


Figura 12. A) Variación de PHA (literales mayúsculas diferentes significan diferencias significativas) e ICF (literales minúsculas diferentes significan diferencias significativas), B) abundancia de ectoparásitos por especie.

La capacidad de generar una respuesta inmune estuvo correlacionada positivamente en un 81% con la condición física de cada especie de murciélago (Fig. 13A), mientras que la abundancia de ectoparásitos tuvo una tendencia hacia una asociación negativa no significativa estadísticamente (64%) con la condición física de los murciélagos. La

correlación inversa entre la inmunocompetencia del huésped y su abundancia de ectoparásitos no resultó significativa (Fig. 13B y Cuadro 8).

Cuadro 8. Coeficientes de correlación (r) lineal de Spearman

	PHA	Nutrición	Parásitos
PHA		0.90 P = 0.04	-0.6 P = 0.17
Nutrición			-0.8 P = 0.06

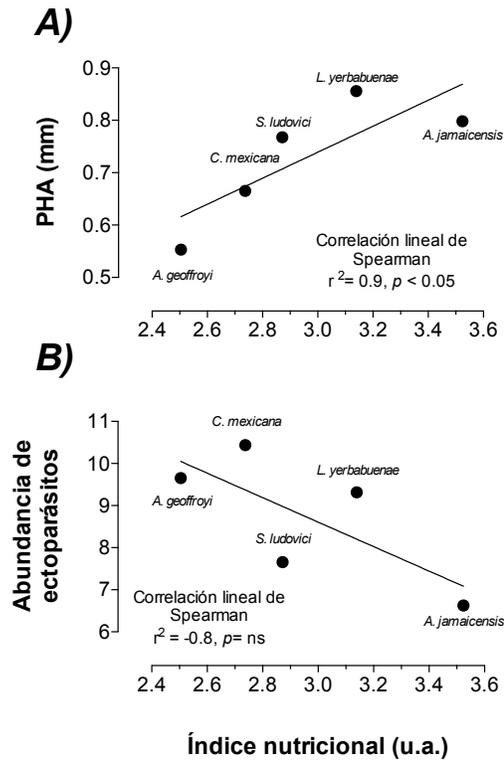


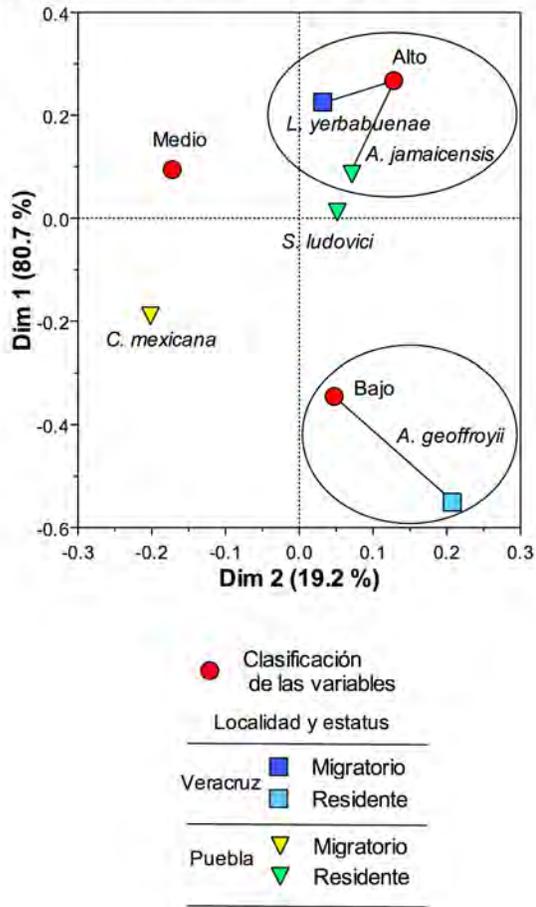
Figura 13. A) Correlación de Spearman entre PHA e índice nutricional de las especies en estudio. B) Correlación de Spearman entre índice nutricional y abundancia de ectoparásitos de las especies de murciélagos en estudio

El análisis de correspondencias simple mostró que *A. jamaicensis* se caracterizó por una condición física y una respuesta inmune de clasificación alta, y una abundancia de ectoparásitos de baja intensidad; que *L. yerbabuenae* se categorizó con una condición física alta, una respuesta inmune media y una abundancia de ectoparásitos media; que *S. ludovici* se caracterizó por una condición física media, una respuesta inmune entre alta y media, y

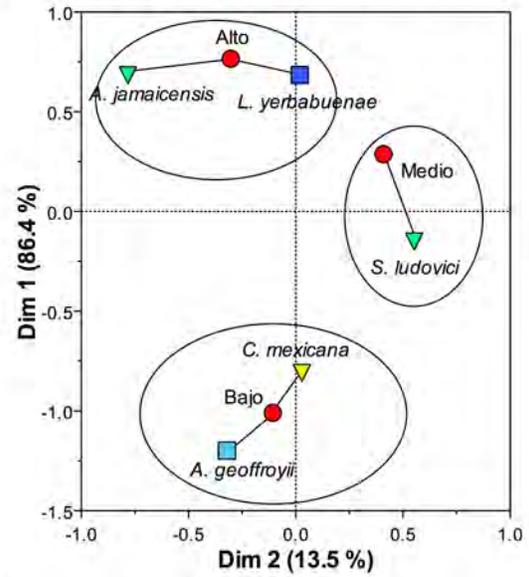
una abundancia de ectoparásitos media; que *C. mexicana* presentó una condición física de categoría baja, una respuesta inmune no bien definida entre media y baja y una abundancia de ectoparásitos baja; y que *A. geoffroyi* presentó una condición física y una respuesta inmune bajas, y una abundancia de ectoparásitos media (Fig. 14).

Cuando observamos los resultados del análisis de correspondencia múltiple, podemos apreciar qué variables son las que juegan un papel más importante en las asociaciones anteriormente ya descritas. En *A. jamaicensis* la variable con mayor peso fue la condición física alta seguido por una respuesta inmune alta. En *L. yerbabuena* las variables fueron una condición física de tipo media y una abundancia de ectoparásitos media. *S. ludovici* esta asociado a una respuesta inmune baja y a una abundancia de ectoparásitos de clasificación alta, y finalmente *C. mexicana* y *A. geoffroyi* estuvieron dominados por una condición física baja (Fig. 15).

A) Inmunocompetencia (PHA)



B) Índice de condición física



C) Carga parasitaria

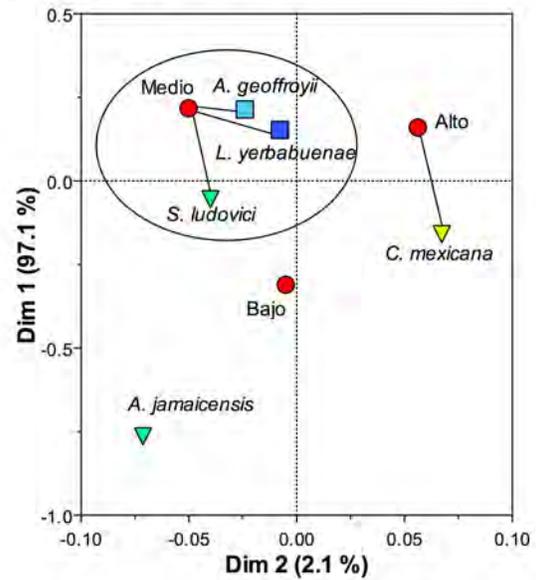


Figura 14. Análisis de correspondencias simple para la clasificación de las tres variables de estudio por especie — significa asociación entre variables.

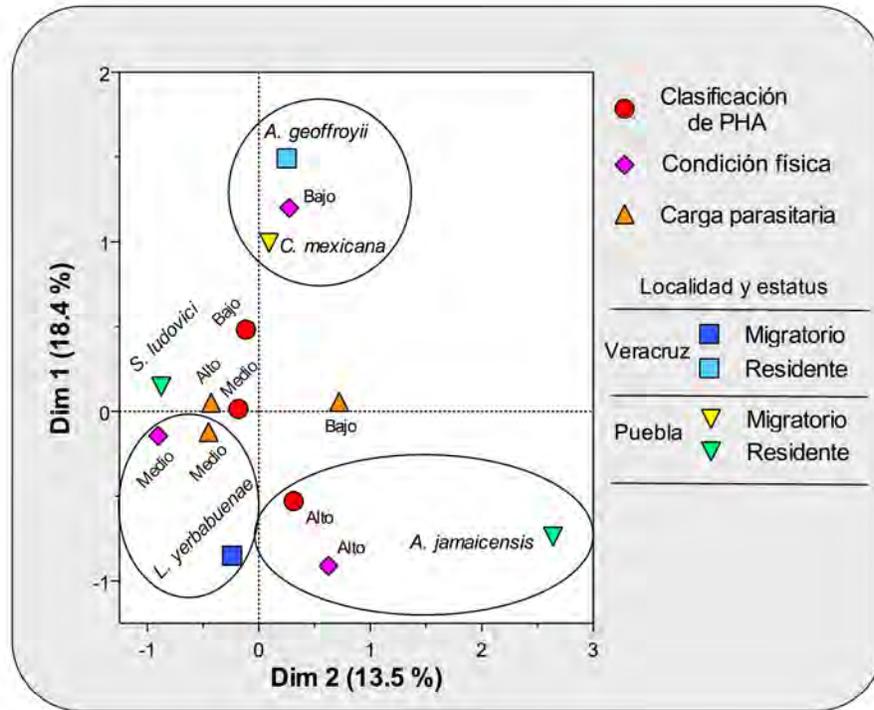


Figura 15. Análisis de Correspondencias Múltiple (ACM) de asociación de variables por especie de murciélago.

8.7- IDENTIFICACIÓN DE ECTOPARÁSITOS Y REPORTE DE NIVEL DE INFESTACIÓN.

En Puebla, *C. mexicana* que está asociado con una abundancia de ectoparásitos total de categoría alta (Fig. 14C). Esta parasitado principalmente por el espinturnícido *P. leptosternus*, seguido respectivamente en orden de prevalencia, los dípteros *T. dugesi* y *P. longicrus*; después está el macronisido *ca. Parichoronyssus euthysternum* y finalmente las otras dos especies de dípteros menos frecuentes *M. aranea* y *N. parnelli* (Cuadro 9).

Siguiendo el orden de huéspedes parasitados de mayor a menor, está *S. ludovici*. Parasitado principalmente en términos de prevalencia, por el díptero *M. próxima* seguido del macronisido *P. euthysternum*, el espinturnícido *P. ojastii* y finalmente las especies menos frecuentes, los dípteros *A. delatorrei* y *M. aranea*.

Artibeus jamaicensis, la especie de huésped menos parasitada solo contó con tres especies de ectoparásitos y ordenados de mayor a menor están *P. vargasi*, *M. koichi* y *M. aranea* (Cuadro 9).

Para la localidad de Veracruz (Cuadro 10), la especie residente, *A. geoffroyi*, un poco más parasitada que la migratoria, contó con cuatro especies de ectoparásitos ordenados de mayor a menor: *P. vargasi*, *E. clovisi*, *A. modestini*, *P. sclerus* y *T. sphaeronotus*.

Para el huésped migratorio *L. yerbabuena* con 7 especies de ectoparásitos tiene a *P. paracaligus* con la mayor prevalencia, *N. coxata*, *T. sphaeronotus*, el macronicido *R. oricola* y los tres últimos y los menos prevalentes *E. clovisi*, *A. modestini* y *M. aranea*.

Cuadro 9. Cuantificación de ectoparásitos de los murciélagos de Puebla.

Huésped		Ectoparásitos							
Especie	n(np)	Familia	Especie	Proporción de sexos (m/h)	total		P(%)	Intensidad (promedio±DS)	Abundancia (promedio±DS)
					n	%			
<i>C. mexicana</i>	62(5)	Macronyssidae	<i>ca. Parichoronyssus euthystrum</i>	-	20	4.50	8	4±3.72	0.32±1.46
	62 (12)	Streblidae	<i>Paratrachobius longicrus</i>	1.00	20	4.50	19.4	1.66±0.89	0.32±0.76
	62(22)		<i>Tichobius dugesii</i>	0.63	26	5.86	35.18	1.18±0.73	0.42±0.71
	62(2)		<i>Megistopoda aranea</i>	0.50	3	0.68	3.2	1.5±0.70	0.04±0.28
	62(1)		<i>Nycterophilia parnelli</i>	0.00	1	0.23	1.6	1±0	0.02±0.13
	62(39)	Spinturnicidae	<i>Periglischrus leptosternus</i>	0.26	374	84.23	62.9	9.59±11.59	6.03±10.27
<i>S. ludovici</i>	32(13)	Macronyssidae	<i>Parichoronyssus euthystrum</i>	-	124	61.39	40.63	9.54±7.08	3.88±6.48
	32(17)	Streblidae	<i>Megistopoda proxima</i>	0.63	37	18.32	53.13	2.18±1.55	1.15±1.57
	32(1)		<i>Megistopoda aranea</i>	0	5	2.48	3.13	5±0.0	0.16±0.88
	32(3)		<i>Aspidoptera delatorrei</i>	0	4	1.98	9.38	1.33±0.58	0.13±0.43
	32(11)	Spinturnicidae	<i>Periglischrus ojasii</i>	2.66	32	15.84	34.38	2.91±3	1±2.24
<i>A. Jamaicensis</i>	16(6)	Macronyssidae	<i>Macronyssoides kochi</i>	-	31	40.26	37.5	5.16±7.8	1.93±5.19
	16(6)	Streblidae	<i>Megistopoda aranea</i>	1	6	7.79	37.5	1±0	0.38±0.5
	16(7)	Spinturnicidae	<i>Periglischrus vargasi</i>	1.22	40	51.95	43.8	5.7±6.6	2.5±5.1

n: número de huéspedes revisados, np: número de huéspedes infestados, P: prevalencia, %: porcentaje del total de ectoparásitos recolectados.

Cuadro 10. Cuantificación de ectoparásitos de los murciélagos de Veracruz.

Huésped		Ectoparásitos							
Especie	n(np)	Familia	Especie	Proporción de sexos (m / h)	total		P(%)	Intensidad (promedio±DS)	Abundancia (promedio±DS)
					n	%			
<i>L. yerbabuena</i>	115 (22)	Macronyssidae	<i>Radfordiella oricola</i>	-	39	4.24	19.13	1.77±1.27	0.34±0.89
	115(78)	Streblidae	<i>Nycterophilia coxata</i>	1.33	449	48.86	67.83	5.76±7.19	3.90±6.50
	115(1)		<i>Exastinion clovisi</i>	0.50	6	0.65	0.86	6±0	0.05±0.56
	115(65)		<i>Trichobius sphaeronotus</i>	1.66	120	13.06	56.52	1.85±1.27	1.04±1.33
	115(1)		<i>Anastrebla modestini</i>	0.00	1	0.11	0.86	1±0	0.009±0.09
	115(1)		<i>Megistopoda aranea</i>	0.00	1	0.11	0.86	1±0	0.009±0.09
	115(23)	Spinturnicidae	<i>Periglischrus paracaligus</i>	0.54	303	32.97	68.69	3.84±2.85	2.63±2.96
<i>A. geoffroyi</i>	29(10)	Macronyssidae	<i>Parichoronyssus sclerus</i>	-	21	8.86	34.48	2.1±1.81	0.72±1.48
	29(23)	Streblidae	<i>Exastinion clovisi</i>	0.9	95	40.08	79	4.13± 2.94	3.27±3.12
	29(2)		<i>Trichobius sphaeronotus</i>	1	2	0.84	7	1±0	0.069±0.26
	29(17)		<i>Anastrebla modestini</i>	1.27	41	17.30	59	2.41±1.62	1.41±1.57
	29(25)	Spinturnicidae	<i>Periglischrus vargasi</i>	0.86	78	32.91	86.21	3.12±2.1	2.69±2.24

n: número de huéspedes revisados, np: número de huéspedes infestados, P: prevalencia, %: porcentaje del total de ectoparásitos recolectados.

8.8- USO DE HUÉSPED POR ECTOPARÁSITOS: ANÁLISIS ISOTÓPICOS

Firma isotópica de los huéspedes

En Puebla, *C. mexicana* presentó un rango de $\delta^{13}\text{C}$ entre -24.9 y -10.7‰ (media \pm DE) (-15.8 \pm 3.5‰, n=40), de los cuales 7 individuos presentaron una firma isotópica C_3 en comparación a la mayoría que se caracterizó por una firma CAM. Los murciélagos residentes *A. jamaicensis* y *S. ludovici* presentaron rangos de $\delta^{13}\text{C}$ muy parecidos de -25.3 a -24.3‰ (-24.8 \pm 0.4‰, n= 6) y -24.6 a -23.8‰ (-24.8 \pm 0.5‰, n= 14) respectivamente, por lo que se les consideró tener firma C_3 (Fig.16). En Veracruz, el murciélago migratorio *L. yerbabuena*, presentó una firma isotópica predominantemente CAM, con un rango de $\delta^{13}\text{C}$ de -24 a -10.5‰ (-15.5 \pm 2.7‰, n=47), con solo dos individuos con firma isotópica C_3 en junio. El murciélago residente *A. geoffroyi* presentó una firma C_3 con un rango de $\delta^{13}\text{C}$ de -24.4 a -20.5‰ (-23.1 \pm 1.3‰, n=10) (Fig. 17).

Se encontró una diferencia significativa entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de migratorios y residentes (F (4,101):164.8, $p < .0001$) (Fig. 18) pero solamente entre *C. mexicana* y *A. jamaicensis*; *C. mexicana* y *S. ludovici*, y entre *L. yerbabuena* y *A. geoffroyi*.

La firma isotópica de nitrógeno fue significativamente diferente entre las diferentes especies estudiadas (F (4, 101)= 41.3, $p < .0001$). Entre *C. mexicana* (6.2‰ \pm 2.2) y todas las demás especies. *L. yerbabuena* (7.9‰ \pm 1.3) difiere significativamente de las huellas de los murciélagos de Puebla, entre *A. jamaicensis* (11.5‰ \pm 0.7) y *A. geoffroyi* (9.2‰ \pm 1.7), y entre *S. ludovici* (12.5‰ \pm 1.6) y *A. geoffroyi* (Fig. 18).

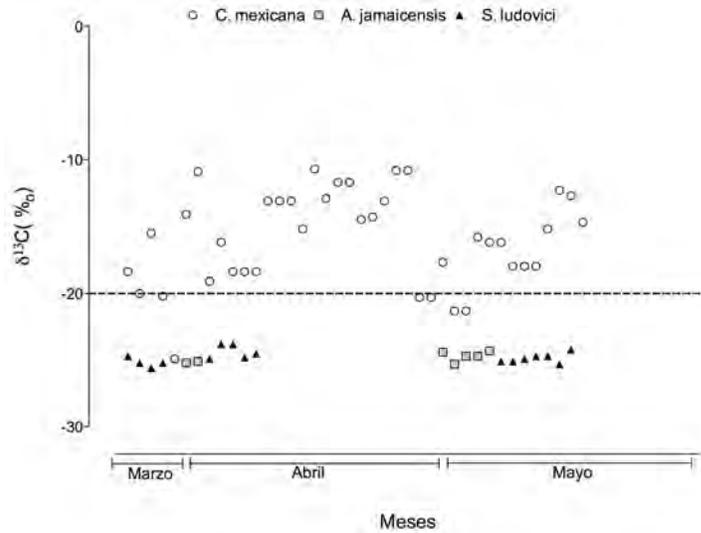


Figura 16. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de la sangre de los murciélagos de Puebla: *C. mexicana*, *A. jamaicensis* y *S. ludovici*. La línea punteada en el eje de las *y* separa los valores isotópicos con firma CAM (-11 a -19 ‰) y C_3 (-20 a -29‰), y las líneas punteadas en el eje de las *x* señalan las separaciones entre los meses.

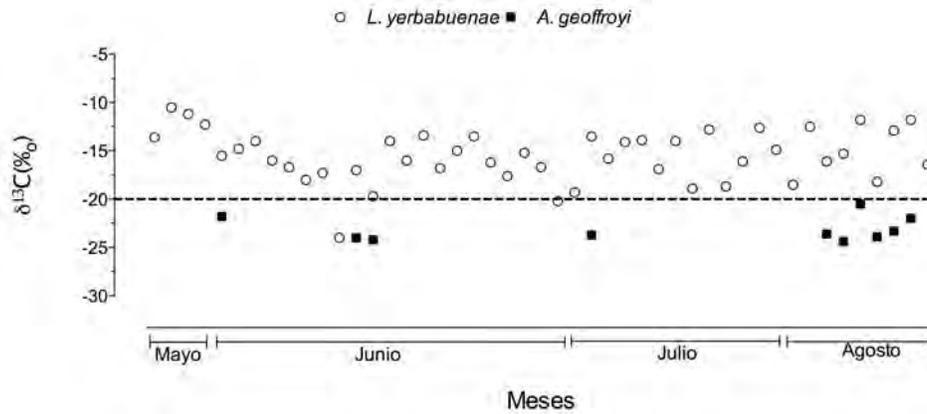


Figura 17. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) de la sangre de los murciélagos de Veracruz: *L. yerbabuena* y *A. geoffroyi*. La línea punteada en el eje de las *y* separa los valores isotópicos con firma CAM (-11 a -19 ‰) y C_3 (-20 a -29‰), y las líneas punteadas en el eje de las *x* señalan las separaciones entre los meses.

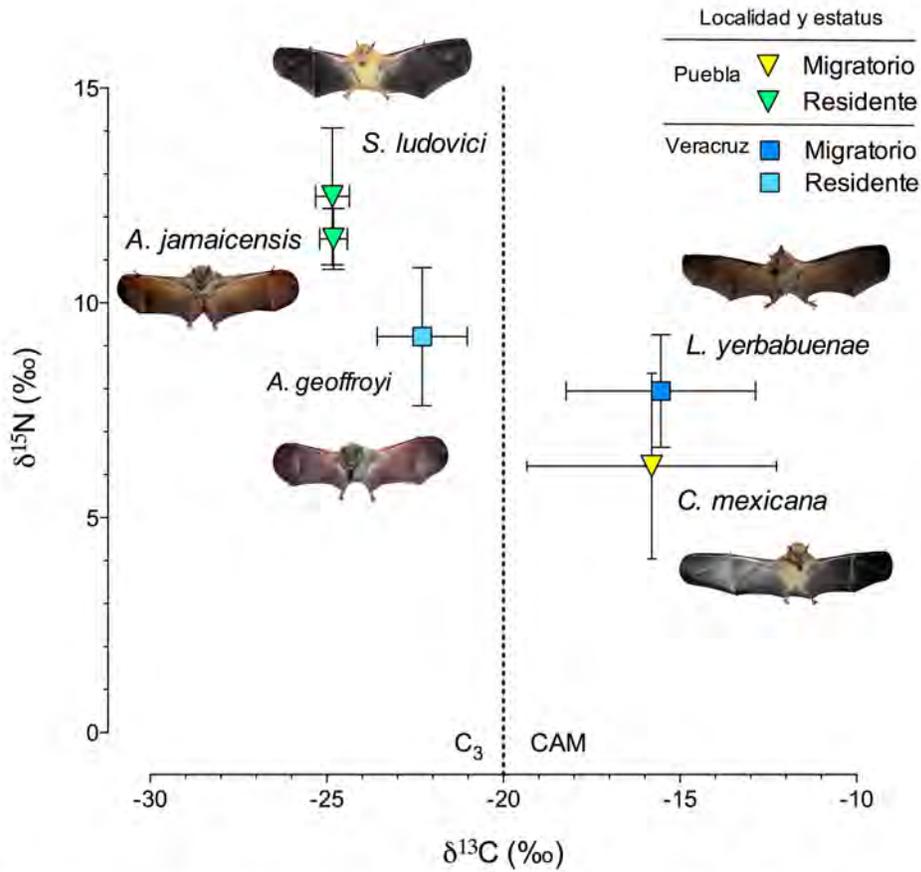


Figura 18. Valores (media \pm DS) de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de las poblaciones de murciélagos: *C. mexicana* (n= 40), *L. yerbabuena* (n=47), *S. ludovici* (n=14), *A. jamaicensis* (n=6) y *A. geoffroyi* (n=10). La línea punteada en el eje de $\delta^{13}\text{C}$ representa la separación de huellas C_3 (-20 -29‰) y CAM (-11 a -19 ‰).

Huellas isotópicas de los ectoparásitos

Cuando se analizaron los datos de $\delta^{13}\text{C}$ por casos individuales de ectoparásito y su respectivo huésped se observa que hay variaciones dentro de la población, aunque a la vez se pueden observar ciertos patrones generales.

En *C. mexicana* (Fig. 19 A, B y C) sus tres especies de ectoparásitos presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ de tipo CAM, incluso aquellos cuyos huéspedes con firma C_3 . *Trichobius dugesii* y *P. longicrus* presentan, en su mayoría, valores de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos que su huésped, sin embargo esto puede variar de acuerdo al caso. La figura 20 muestra tres casos particulares en los que un solo huésped está parasitado por las tres especies de ectoparásitos, y la posición de los parásitos varía de acuerdo al huésped: *T. dugesii* está empobrecido con respecto a su huésped en dos de los tres casos, mientras que *P. longicrus* solamente lo está en uno de los tres casos. Sin embargo, los valores promedio de las poblaciones de las tres especies de ectoparásitos (Fig. 21A) posicionaron a *P. leptosternus* con los valores más positivos de $\delta^{13}\text{C}$ ($-15.9 \pm 1.9\text{‰}$), seguido por *P. longicrus* ($-16.4 \pm 1.9\text{‰}$) y a *T. dugesii* con los valores más empobrecidos de $\delta^{13}\text{C}$ ($-17.5 \pm 1.9\text{‰}$) y por lo tanto más alejados de su huésped (-15.9 ± 3.5). Las huellas isotópicas entre ectoparásitos no difirieron entre si ($F_{2,31} = 2.54$, $p = 0.09$).

Para *S. ludovici* (Fig. 19 D, E y F) y *A. jamaicensis* (Fig. 19 G y H) es difícil hacer conclusiones, ya que fueron pocos los parásitos que pudieron ser usados para el análisis de isótopos, por lo que los resultados deberán tomarse con reserva. En *S. ludovici* ($-24.8 \pm 0.5\text{‰}$), el ectoparásito más abundante, *M. próxima* fue el más cercano al huésped con un valor solo ligeramente más negativo ($-24.8 \pm 0.4\text{‰}$), seguido por *A. delatorrei* ($-24.4 \pm 0.3\text{‰}$) y *P. ojustii* ($-22.4 \pm 0.4\text{‰}$) (21 B). Los valores isotópicos fueron diferentes entre especies ($H_{2,13} = 7.7$, $p = 0.008$), siendo la de *M. próxima* significativamente mayor que *P. ojustii*.

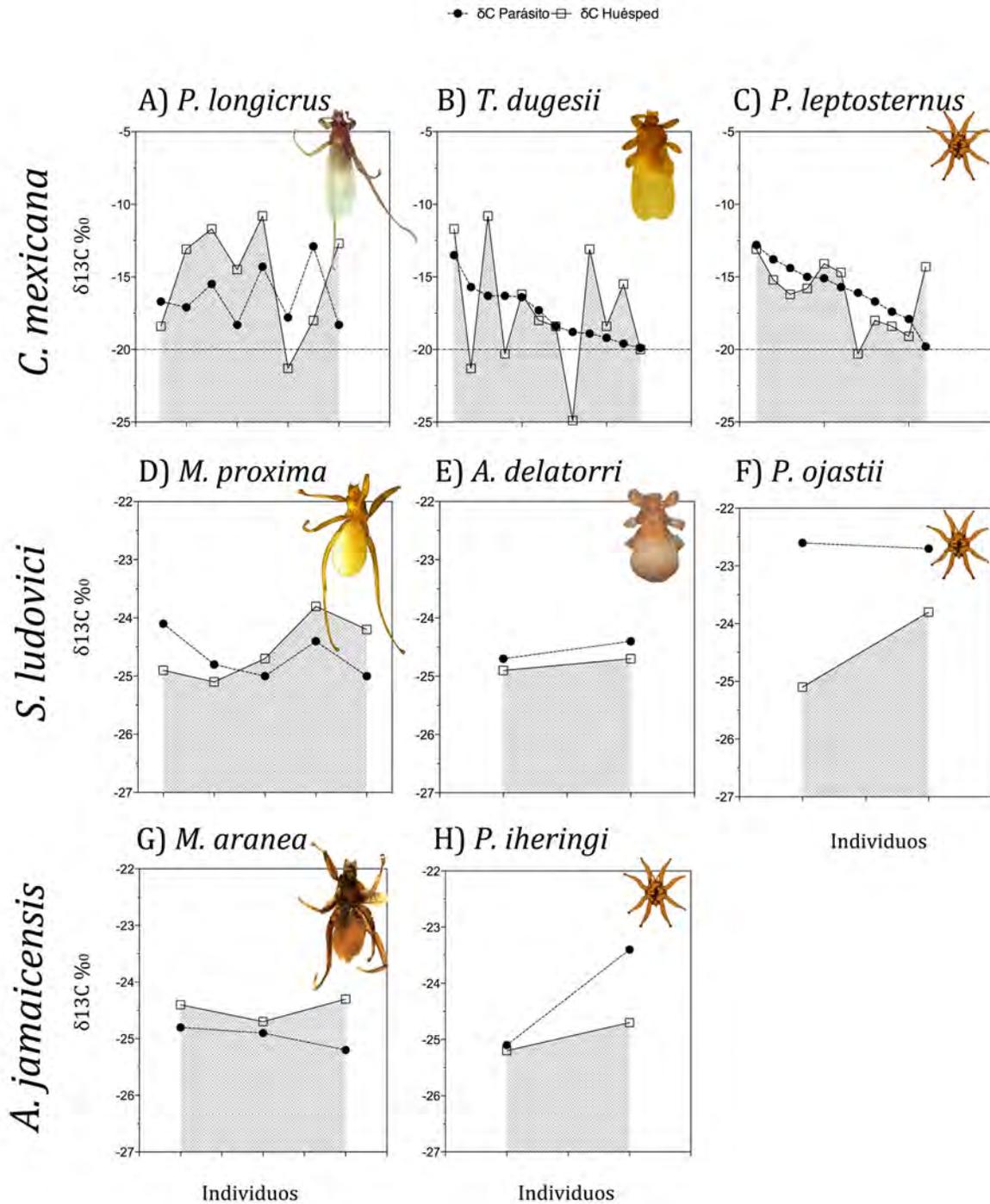


Figura 19. Relaciones isotópicas huésped-ectoparásito de $\delta^{13}\text{C}$. Ectoparásitos en el área sombreada están empobrecidos con respecto a su huésped y aquellos en el área blanca están enriquecidos.

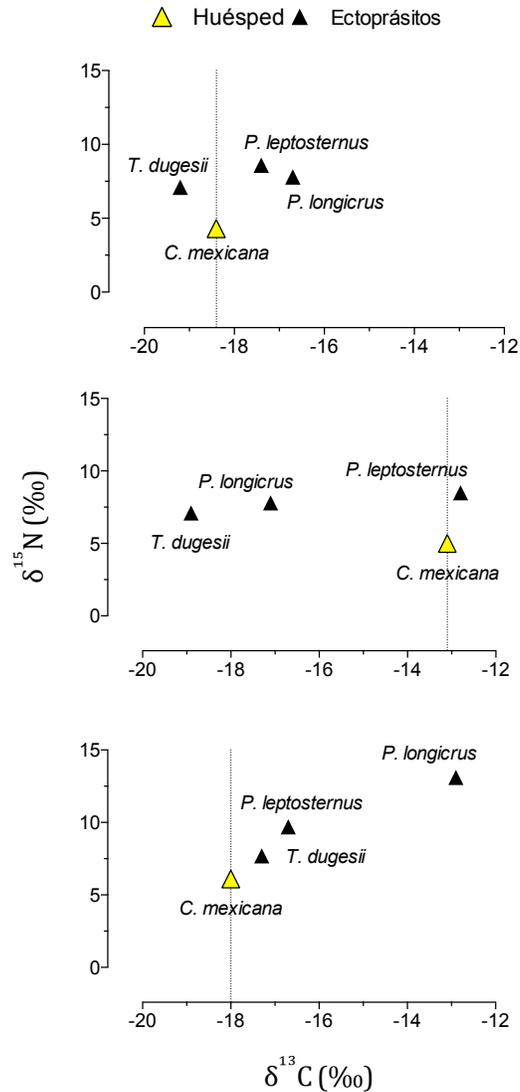


Figura 20. Casos individuales por huésped de *C. mexicana*, parasitado con las tres especies de ectoparásitos.

En *A. jamaicensis* ($-24.8 \pm 0.4\text{‰}$), *M. aranea* ($-24.9 \pm 0.2\text{‰}$) (el ectoparásito más abundante) presentó el valor más cercano y enriquecido, mientras que *P. iheringi*, presentó la firma promedio ($-24.3 \pm 1.2\text{‰}$) más alejada y empobrecida (Fig. 21C). No hubo diferencias significativas entre las huellas isotópicas de los ectoparásitos ($U_{3,4} = 4$, $p = 0.62$).

Para los murciélagos de Veracruz, en *L. yerbabuenae* ($-15.5 \pm 2.5\text{‰}$), al igual que los demás murciélagos y sus ectoparásitos, las relaciones isotópicas huésped-parásito fueron muy variables. *Trichobius sphaeronotus* fue el ectoparásito con los valores de $\delta^{13}C$ más

alejados de los de sus huéspedes (Fig. 22). Incluso en los casos donde el huésped está parasitado por las tres especies, *T. sphaeronotus* siempre fue el más alejado isotópicamente ($-16.1 \pm 1.3\text{‰}$). *Nycterophilia coxata* ($-15.2 \pm 1.8\text{‰}$) y *P. paracaligus* ($-15.9 \pm 1.4\text{‰}$) fueron los ectoparásitos más cercanos a la firma de su huésped, en los casos individuales (Fig.23), pero a nivel general fue *N. coxata* el que tuvo su firma más parecida (Fig. 25). Hubo diferencias significativas ($H_{2,71}=12.27$, $p= 0.002$) entre *N. coxata* con firma menor que la de *T. sphaeronotus*.

En *A. geoffroyi* ($-22.9 \pm 1.3\text{‰}$) todos sus ectoparásitos estuvieron enriquecidos con respecto a su valor de $\delta^{13}\text{C}$. El díptero menos abundante *A. modestini* ($-23.1 \pm 0.9\text{‰}$) presentó la firma isotópica de carbono casi idéntica a la de su huésped, seguido por *E. clovisi* ($-22.8 \pm 0.5\text{‰}$) y *P. vargasi* ($-21.6 \pm 0.4\text{‰}$) (Fig. 25). Hubo diferencias significativas entre las huellas isotópicas ($F_{2,17}=12.94$, $p= 0.0004$), siendo menor la firma de *P. vargasi* en comparación de *A. modestini* y *E. clovisi*.

Finalmente se compararon las diferencias de los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ entre los ectoparásitos del mismo huésped. Los ectoparásitos no presentaron diferencias para *C. mexicana* ($F_{2,31}= 2.81$, $p= .08$), *A. jamaicensis* ($U_{3,4}=4$, $p= 0.6$) y *S. ludovici* ($H_{2,15}=5.04$, $p= 0.07$), pero sí las hubo entre los ectoparásitos de *L. yerbabuena* ($H_{2,70}= 22.1$, $p < 0.0001$) entre el espinturnícido *P. paracaligus* y los dípteros *N. coxata* y *T. sphaeronotus*; y entre los de *A. geoffroyi* ($F_{2,19}= 7.7$, $p= 0.003$) entre *P. vargasi* y *E. clovisi*.

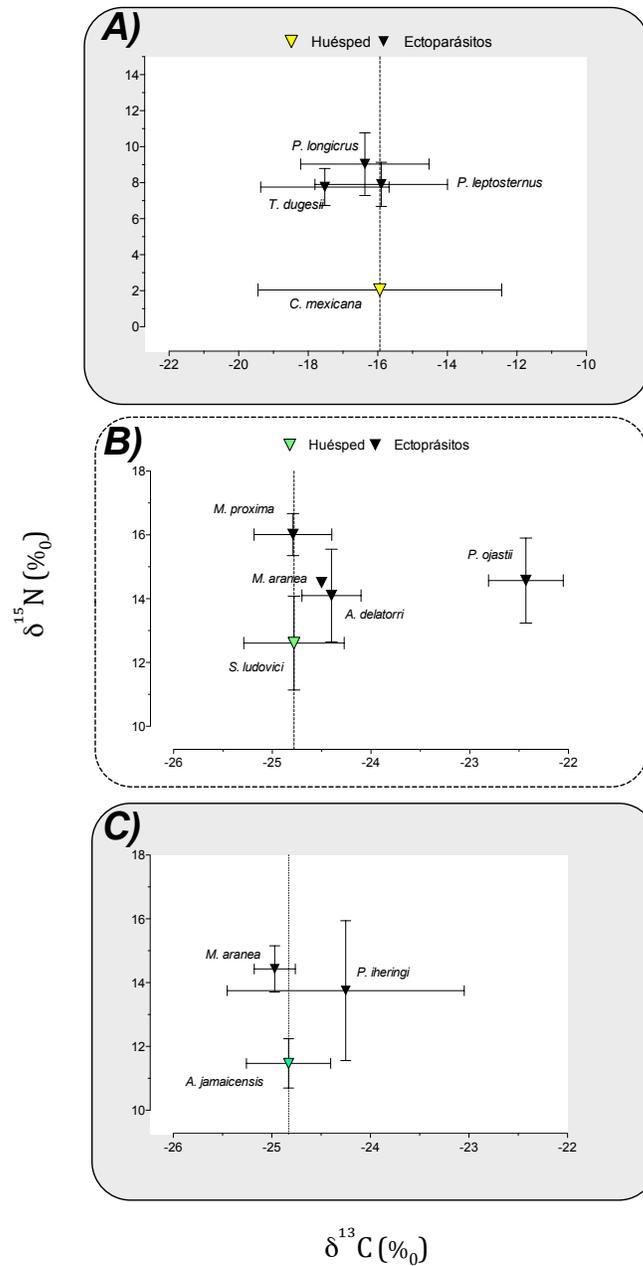


Figura 21. Valores isotópicos (media \pm DE) de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para **A)** *C. mexicana* (huésped) y sus ectoparásitos: *T. dugesii*, *P. longicrus* y *P. leptosternus*. **B.** *S. ludovici* (huésped) y sus ectoparásitos: *M. próxima*, *M. aranea*, *A. delatorrei* y *P. ojasii*. **C)** *A. jamaicensis* (huésped) y sus ectoparásitos: *M. aranea* y *P. iheringi*.

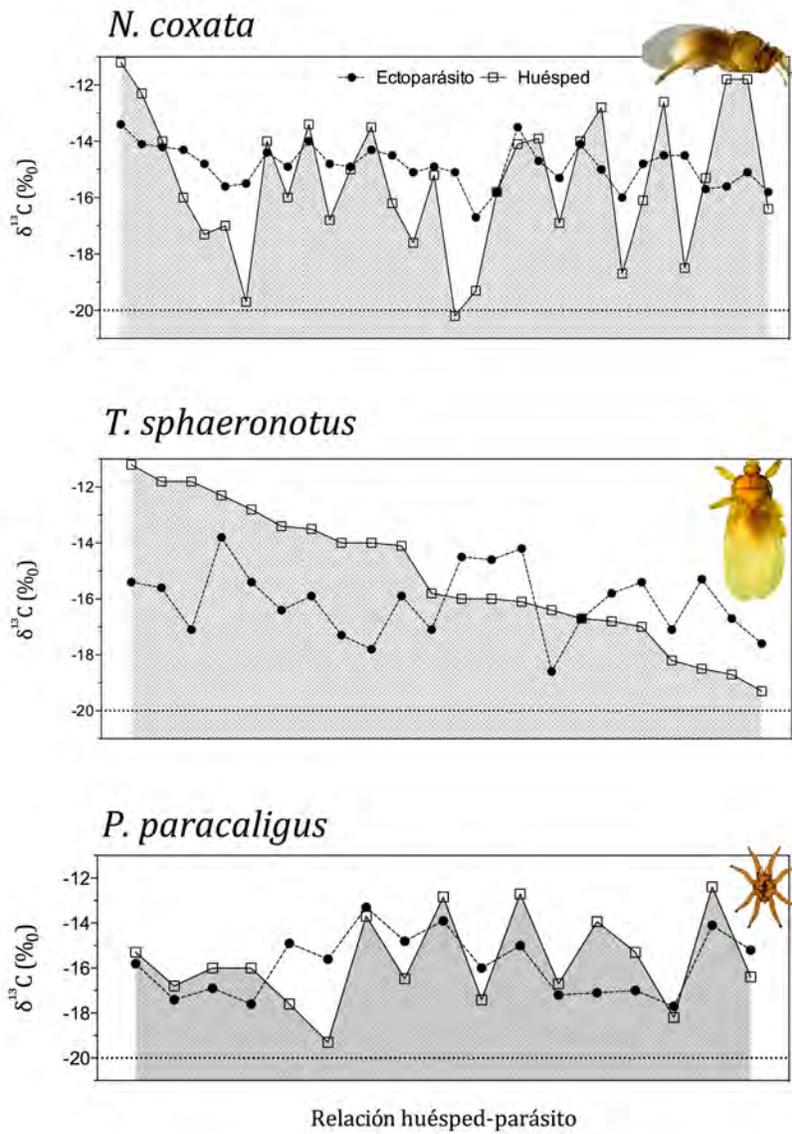


Figura 22. Relación de $\delta^{13}\text{C}$ para huésped-parásito en cada población de especie de ectoparásito de *L. yerbabuena*. Valores de ectoparásitos en área sombreada significa empobrecimiento con respecto al huésped y valores en área blanca significan enriquecimiento.

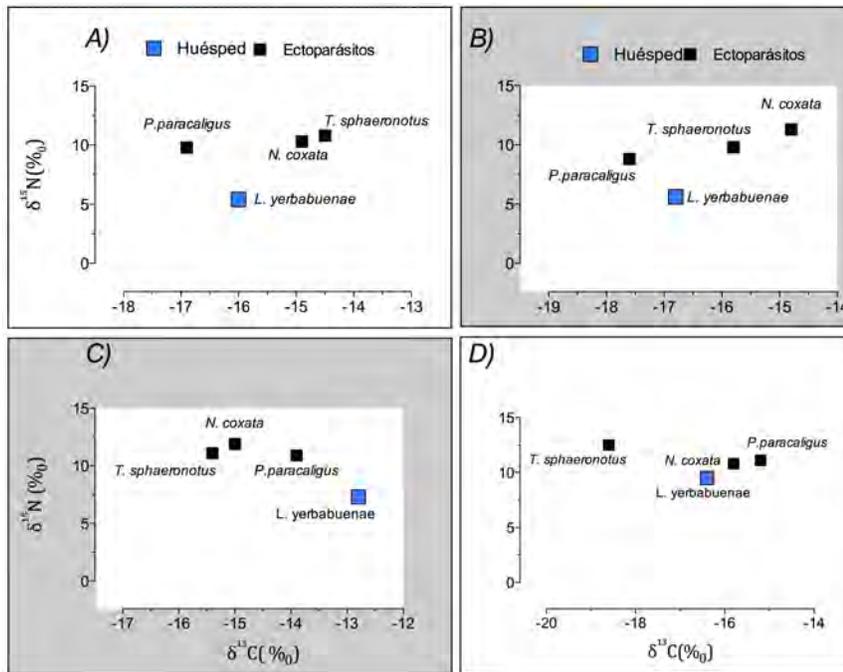


Figura 23. Representación de valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del huésped (*L. yerbabuena*) y ectoparásitos *T. sphaeronotus* (Díptero) *N. coxata* (Díptero) y *P. paracaligus* (Ácaro) en casos donde el huésped es parasitado por las tres especies. A) Caso 1, B) Caso 2, C) Caso 3 y D) Caso 4.

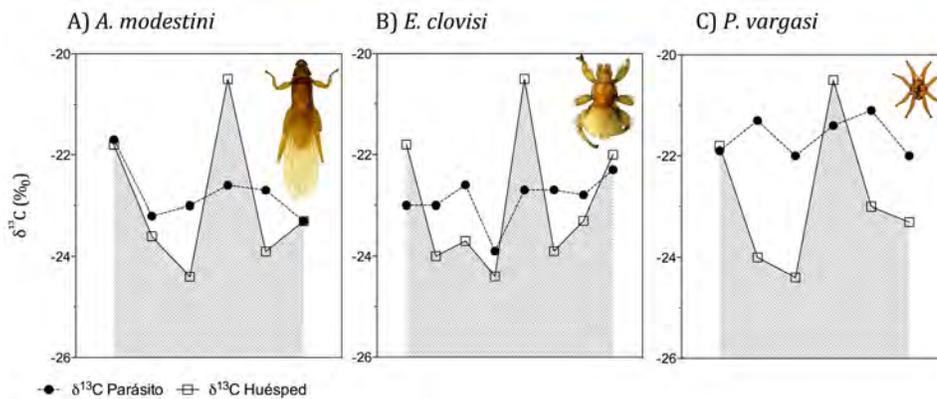


Figura 24. Relación de $\delta^{13}\text{C}$ para huésped-parásito para cada población de ectoparásito de *A. geoffroyi*. Valores de ectoparásitos en área sombreada significa empobrecimiento con respecto al huésped, y valores en área blanca significan enriquecimiento.

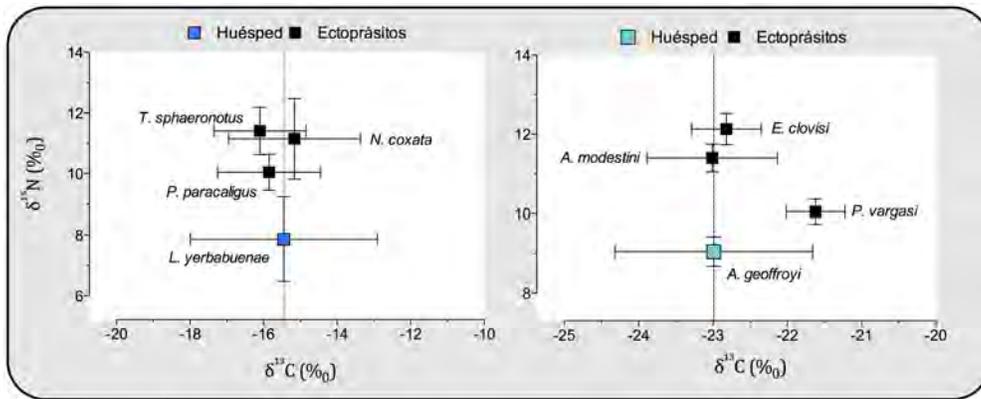


Figura 25: Localidad Puebla- Valores (media \pm DE) de $\delta^{13}\text{C}$ para huésped y sus ectoparásitos. A) Huésped migratorio *L. yerbabuena* y B) Huésped residente *A. geoffroyi*.

Huésped migratorio vs Huésped residente.

En Puebla los valores acumulados de las $\Delta^{13}\text{C}$ de los ectoparásitos fueron significativamente diferentes entre las especies de huéspedes comparadas ($H_2= 9.4$, $p= 0.009$), pero solamente entre el huésped migratorio *C. mexicana* (rango= 0 - 6.1‰; media \pm DE= 2.7 ± 2.0 ‰) con las de los ectoparásitos del residente 2, *S. ludovici* (rango $\Delta^{13}\text{C}= 0.2$ - 2.5‰; promedio= 0.7 ± 0.5 ‰), pero no con las del residente 1, *A. jamaicensis* (rango $\Delta^{13}\text{C}= 0.2 - 1.4$ ‰; promedio= 0.7 ± 0.5 ‰)(Fig. 26C). Los valores individuales de las $\Delta^{13}\text{C}$ de cada especie de ectoparásito fueron diferentes entre las especies comparadas ($H_3= 8.5$, $p= 0.04$), *P. longicrus*, ectoparásito del huésped migratorio, *C. mexicana* no difirió significativamente de los demás ectoparásitos de su mismo huésped pero si fue mucho mayor significativamente a la $\Delta^{13}\text{C}$ de *M. proxima* del huéspedes residente 2, *S. ludovici* (Fig. 26A).

En Veracruz también hubo una diferencia significativa ($U_{59,16}= 279$, $p= 0.01$) entre los datos agrupados de las $\Delta^{13}\text{C}$ de los ectoparásitos del huésped migratorio (rango= 0 - 7.5‰; media \pm DE= 1.9 ± 1.5 ‰) y del residente *Anoura geoffroyi* (rango= 0 - 2.4‰; media \pm DE= 1.1 ± 0.7 ‰) (Fig. 26D). En cuanto a los valores individuales de las $\Delta^{13}\text{C}$ se presentaron diferencias entre las especies de ectoparásitos comparadas ($F_{3,65}=2.8$, $p= 0.048$), entre los ectoparásitos del huésped migratorio, *L. yerbabuena*: *T. sphaeronotus* y *A. modestini* y entre *T. sphaeronotus* y *E. clovisi* del huésped residente, *A. geoffroyi* (Fig. 26B).

En Puebla no se encontraron diferencias significativas en el valor de $\Delta^{15}\text{N}$ entre los ectoparásitos de los huéspedes migratorios y residentes ($F_{2,49} = 0.03$, $p = 0.96$) ni entre los valores individuales de $\Delta^{15}\text{N}$ de cada ectoparásito ($F_{3,35} = 1.5$, $p = 0.23$) (Fig. 27A y C).

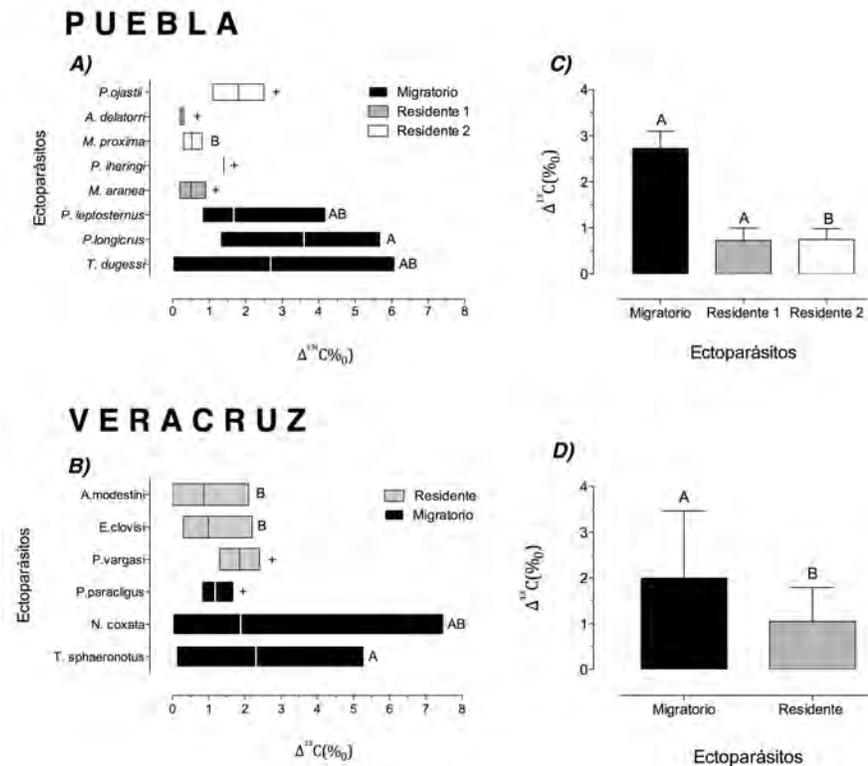


Figura 26. Diferencias netas entre los promedios de carbono ($\Delta^{13}\text{C}$) de los ectoparásitos de los murciélagos de Puebla y Veracruz. Residentes Puebla (1 y 2): *A. jamaicensis* y *S. ludovici*, migratorio Puebla: *C. mexicana*. Residente Veracruz: *A. geoffroyi* y migratorio Veracruz: *L. yerbabuena*. A) y B) Por cada especie de ectoparásito, C) y D) datos de ectoparásitos agrupados por clasificación de: migratorio y residente.

En el caso de Veracruz, si hubo diferencia entre en el valor de las $\Delta^{15}\text{N}$ entre; los ectoparásitos del huésped migratorio, y el de los del huésped residente ($t_{80} = 3.2$, $p = 0.002$) (Fig27D). Si hubo diferencias entre los datos individuales de $\Delta^{15}\text{N}$ de los ectoparásitos ($F_{5, 76} = 3.8$, $p = 0.004$), entre *P. vargasi* del huésped residente y *N. coxata* del huésped migratorio, y entre *P. vargasi* y *T. sphaeronotus* del huésped migratorio (Fig. 27B).

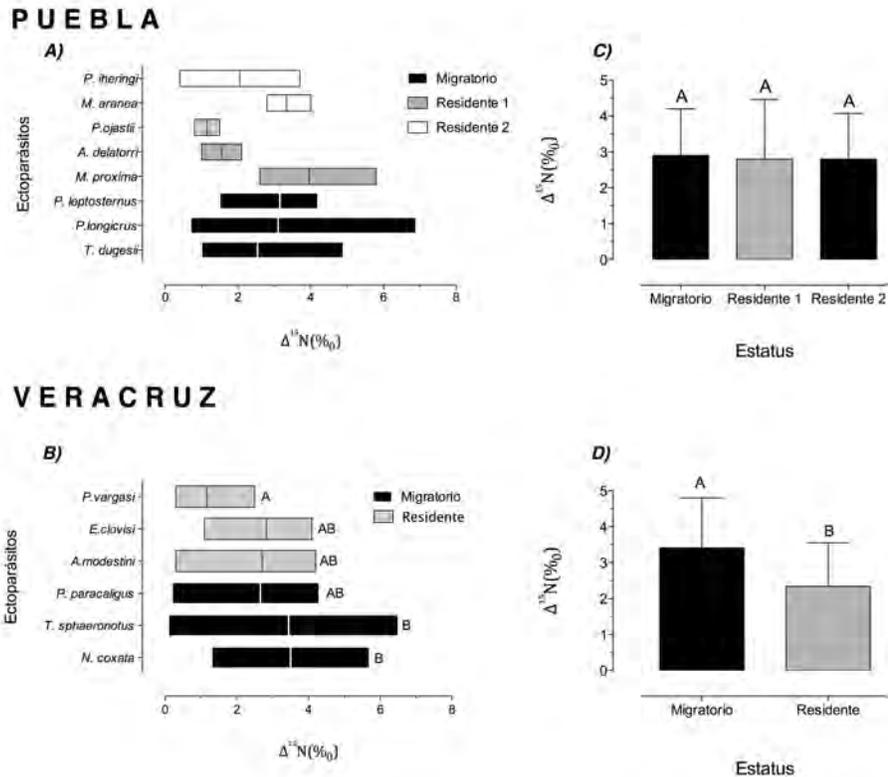


Figura 27. Diferencias netas entre los promedios de nitrógeno ($\Delta^{15}\text{N}$) de los ectoparásitos de los murciélagos de Puebla: residentes 1 y 2 (*A. jamaicensis* y *S. ludovici*), migratorio (*C. mexicana*) y Veracruz: residente (*A. geoffroyi*) y migratorio (*L. yerbabuena*). A) y B) Datos individuales por cada especie de ectoparásito, C) y D) datos agrupados de ectoparásitos por clasificación de: migratorio y residente. Literales diferentes significa $p < 0.05$.

Tipo de movilidad del ectoparásito

Los ectoparásitos se clasificaron por su tipo de movilidad en: alados (*N. coxata*, *T. sphaeronotus*, *T. dugesii*, *P. longicrus* y *A. modestini*); con alas atrofiadas (*E. clovisi* y *A. delatorrei*); saltadores (*A. aranea* y *A. próxima*) y ácaros (*P. leptosternus*, *P. ojasii*, *P. vargasi*, *P. iheringi* y *P. paracaligus*).

En Puebla, en el huésped *C. mexicana* no se presentaron diferencias en los tipos de movilidad para $\Delta^{13}\text{C}$ ($U_{22,7} = 55.5$, $p = 0.29$), ni $\Delta^{15}\text{N}$ ($t_{32} = 0.82$, $p = 0.42$) entre los ectoparásitos alados y los ectoparásitos ácaro. Para los huéspedes *S. ludovici* y *A. jamaicensis* no se pudieron realizar comparaciones estadísticas debido al bajo número de

muestra, sin embargo se puede apreciar un patrón en el cual los dípteros con alas atrofiadas y los saltadores tienen diferencias netas de carbono mucho menores que la de los ácaros, y un patrón inverso en la diferencia neta del nitrógeno (Fig. 28).

En Veracruz *L. yerbabuena* no presentó diferencias entre los tipos de movilidad para $\Delta^{13}\text{C}$ ($U_{55,4} = 67$, $p = 0.21$) ni para $\Delta^{15}\text{N}$ ($t_{58} = 1.27$, $p = .021$). En *A. geoffroyi* se presentaron diferencias netas significativas para el tipo de movilidad para $\Delta^{15}\text{N}$ ($F_{2,19} = 5.6$, $p = 0.01$), en el cual los ácaros tienen una diferencia neta promedio mucho más baja que los alados y que los de alas atrofiadas. (Fig. 28). No hubo diferencias en movilidad entre $\Delta^{13}\text{C}$ ($F_{2,17} = 1.2$, $p = 0.32$).

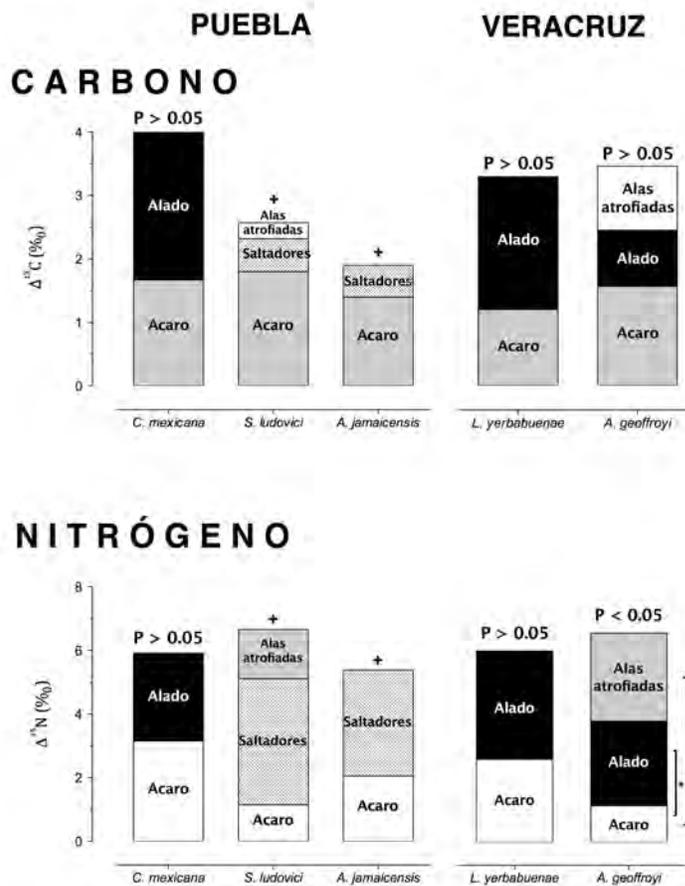


Figura 28. Diferencia neta promedio de ^{13}C y ^{15}N de ectoparásitos clasificados por tipo de movilidad en cada especie de murciélago. + significa: datos insuficientes para análisis.

9. Discusión

9.1- LA ESTACIONALIDAD EN LA INMUNOCOMPETENCIA, EL ÍNDICE DE CONDICIÓN FÍSICA Y LA ABUNDANCIA DE ECTOPARÁSITOS DE LOS HUÉSPEDES

Los cambios en procesos fisiológicos debido a la estacionalidad están sujetos a cambios en la disponibilidad de alimento a lo largo del año, a las épocas reproductivas, y a la depredación, entre otros. Estos cambios están relacionados con diferentes requerimientos energéticos que resultarían en mecanismos de compensación que promoverán o suprimirán diferentes procesos fisiológicos (Lozano y Lank, 2003; Moller, Erritzoe y Saino, 2003). Esto explicaría por qué en el presente estudio sólo se presentó estacionalidad en una sola especie por variable. Por ejemplo, Para la inmunocompetencia sólo la especie migratoria (*L. yerbabuena*) presentó valores bajos en junio y julio (época reproductiva) y valores elevados en septiembre, mientras que para la condición física sólo la especie residente (*A. geoffroyi*) presentó cambios significativos a lo largo de los meses, lo cual se piensa se debe a el crecimiento de individuos juveniles, que no fueron marcados para su consideración. Finalmente para la abundancia en ectoparásitos, sólo la especie migratoria (*C. mexicana*) presento un aumento a lo largo de los meses. Sin embargo, la falta de cambio estacional en las variables, en las especies residentes podría reflejar el poco tiempo en que se muestrearon (cuatro meses).

9.2- DIFERENCIAS EN EL ÍNDICE DE CONDICIÓN FÍSICA, LA INMUNOCOMPETENCIA Y LA ABUNDANCIA DE ECTOPARÁSITOS DE ACUERDO A LA ESTRUCTURA POBLACIONAL

El uso de ectoparásitos y la inmunocompetencia del huésped dependió de la estructura social, aunque las predicciones se cumplieron o se rechazaron en diferentes casos de acuerdo a la especie estudiada, pues no hubo una regla general que se aplicara a todas las especies. Esta falta de consenso a que una estructura poblacional tuviera el mismo patrón de inmunocompetencia o abundancia de ectoparásitos para todas las especies, puede

depender de los diferentes mecanismos de compensación entre la inmunocompetencia y el crecimiento (Lehmann, 1993; Moller *et al.*, 2003 y Soler *et al.*, 2003), que de acuerdo a la especie y a las presiones ambientales bajo las cuales esté sujeto el huésped, se puede favorecer a un extremo u otro. Por ejemplo, Moller *et al.* (2003) y Tella, Scheuerlein y Ricklesf (2012) obtuvieron que en varias especies de aves los individuos juveniles presentaban respuestas inmunes más altas que los individuos adultos, mientras que Lozano y Lank, (2003) en las aves *Philomachus pugnax* y Hawlena *et al.* (2008) en los roedores *Meriones crassus*, encontraron que los individuos juveniles tenían respuestas inmune más bajas que en los adultos. Además, algunos estudios revelan un mayor grado de parasitismo en las hembras mientras que otros estudios muestran mayor grado de parasitismo en los machos. Por ejemplo, Presley y Willig (2008) encontraron más ectoparásitos en las hembras de 19 especies de murciélagos, mientras que Perez-Orella y Shulte-Hostedde (2005) encontraron que los machos de las ardillas voladoras *Glaucomys sabrinus* tienen más ectoparásitos que las hembras, y Zhang *et al.* (2010) encontraron mayores abundancias de ácaros en los machos de las especies de murciélagos *Tylonycteris pachypus* y *T. robustula*.

Edad

Se reconoce que los individuos juveniles suelen ser más afectados por los ectoparásitos, debido, tal vez a la mayor proporción de superficie: volumen accesible, y/o por que algunas protecciones conductuales aun son deficientes, como el comportamiento de acicalamiento (Lehmann, 1993; Lourenço y Palmerim, 2007). De acuerdo a esta idea, los individuos juveniles de *C. mexicana* y *A. jamaicensis* tuvieron abundancias de ectoparásitos mayores que la de los adultos, mientras que las demás especies no presentaron diferencias en sus abundancias de ectoparásitos por edad.

La respuesta inmune de los juveniles en *A. jamaicensis*, *C. mexicana* y *A. geoffroyi* fue baja en comparación a los adultos, probablemente debido al mecanismo de compensación que dirige la energía disponible para el crecimiento en lugar de para la inmunocompetencia (Lozano and Lank, 2003; Soler *et al.*, 2003). Lo contrario ocurrió en *S. ludovici* y *L. yerbabuena*, lo cual podría deberse a que los juveniles tienen una tasa más alta de encuentros con nuevos antígenos (de la saliva de los ectoparásitos) en su entorno que los

adultos, por lo que probablemente invierten más en la función inmunológica (Moller *et al.*, 2003) a costa de disminuir su tasa de crecimiento (Soler *et al.*, 2003).

Finalmente para todas las especies, los juveniles tuvieron condiciones físicas más bajas que los adultos.

Sexo

Las hembras de *C. mexicana* y *A. geoffroyi* tuvieron una abundancia de ectoparásitos menor a la de los machos. Esta diferencia en la abundancia de ectoparásitos puede estar relacionada a la hipótesis de que los machos estén más parasitados debido al efecto inmunosupresor que tiene la testosterona (Perez-Orella y Shulte-Hostedde, 2005; Schmid-Hempel, 2003), la cual se ha probado para individuos no reproductores en aves (Tschirren, Fitze y Richner, 2003). Sin embargo, en murciélagos sólo se ha comprobado para individuos reproductivos (Hosken y O'Shea, 2001; Zhang *et al.*, 2010), por lo que esta posible explicación debe tomarse con precaución.

En contraste, en *S. ludovici* y *A. jamaicensis* las hembras tuvieron una mayor abundancia de ectoparásitos que los machos, lo cual puede deberse al tipo de grupos sociales que presentan: pequeños y de estilo harén (Ceballos y Oliva, 2005), que promueve haya más sociabilidad entre hembras en contraste de los machos más solitarios por lo que se incrementa la probabilidad de una transmisión horizontal de ectoparásitos entre hembras (Christe *et al.*, 2007). Además, la mayor carga de parásitos en las hembras podría deberse a las mayores tasas de mortalidad de ácaros en huéspedes machos que en hembras (Christe *et al.*, 2007; McCoy, 2009; Pérez-Orella y Shulte-Hostedde, 2005). Las hembras *L. yerbabuena* tuvieron una abundancia de ectoparásitos (principalmente dípteros) mayor en comparación con los machos, lo cual coincide con lo reportado por Presley y Willig, (2008) y Patterson (2008) de que en muchas especies de dípteros tienden a ser más abundantes en hembras que en machos.

Lo anterior nos sugiere que no hay un patrón que se aplique a todas las especies de huésped y que la diferencia en la abundancia de ectoparásitos por sexo varía de especie a especie debido a factores específicos en sus historias de vida del huésped o del ectoparásito.

Estado reproductor

Para las relación de las variables de estudio en hembras reproductivas se tuvo un sólo caso de una hembra preñada de *S. ludovici* que presentó una abundancia de ectoparásitos alta y una inmunocompetencia baja, lo cual probablemente esté asociado a que durante los primeros estadios de gestación presenta bajos niveles de inmunocompetencia para evitar el rechazo del embrión (Christe *et al.*, 2000a). La inyección de PHA provocó el aborto en la hembra por lo que se decidió dejar de trabajar con hembras en gestación. En contraste, las hembras lactantes de las especies *S. ludovici*, *A. jamaicensis* y *A. geoffroyi* se caracterizaron por estados nutricionales entre alto-medio y respuesta inmune entre medio-bajo, lo cual concuerda con el reporte de mayor inmunocompetencia conforme aumenta la masa de las hembras lactantes (Christe *et al.*, 2000a).

La inmunocompetencia puede ser de especial importancia para especies longevas, donde los agentes infecciosos pueden tener efectos sobre la futura reproducción y sobrevivencia del huésped, de forma que la demanda de recursos para la inmunocompetencia puede reducir los recursos disponibles para la reproducción, por lo que se ha propuesto un mecanismo de compensación entre dichas funciones (Hanssen, Folstad y Erikstad, 2003). En la especie migratoria *L. yerbabuena* los machos reproductivos presentaron respuestas inmunes y abundancias de ectoparásitos más bajas y estados nutricional más altos que los machos no reproductivos. Esto sugiere que a pesar de tener estados nutricionales altos, los machos de esta especie invierten dichos recursos en la reproducción en lugar de la inmunocompetencia. En *S. ludovici* los machos reproductivos y no reproductivos no presentaron diferencias para ninguna de las variables, mientras que para el resto de las especies, sólo se recolectó un macho reproductivo por especie, por lo que sería necesario de más individuos para probar si en otras especies la inmunocompetencia es reducida durante la reproducción, y si a pesar de tener baja respuesta inmune su abundancia de ectoparásitos también es baja.

9.3- RELACIONES HUÉSPED-PARÁSITO

A nivel intraespecífico para casi todas las especies, no se encontró una relación lineal entre la abundancia de ectoparásitos, la condición física y la inmunocompetencia; en contraste, los individuos juveniles de *S. ludovici* que presentaron una relación inversa entre la abundancia de ectoparásitos y la condición física, lo cual apoya los trabajos que proponen que los ectoparásitos explotan con mayor medida a huéspedes en condiciones físicas bajas (Chirste *et al.*, 2000^a; Roberts, Buchanan y Evans; 2004; Krasnov *et al.* 2005). Puesto que esta relación inversa entre la abundancia de ectoparásitos y la condición física se encontró en para una sólo especie, en una sólo categoría de edad, es probable que la falta de relación entre las variables puede ser debido a que la mayoría de los datos no presentaron mucha variación en la condición física de los organismos, probablemente por que: i) en poblaciones naturales la condición física de un organismo no varía significativamente (e.g. un organismo con condición física críticamente bajo no sería capaz de sobrevivir o dejar descendencia), o ii) puede que el método de captura de organismos sólo incluya individuos con cierta condición física pero no a individuos débiles (que no puedan forrajear lejos del refugio), ó individuos en condiciones muy óptimas que puedan detectar las redes de niebla con mayor facilidad.

Otro punto importante a considerar es que, hasta donde se sabe, la gran mayoría de los trabajos que exploran la relación entre la condición (inmunocompetencia y estado físico) del huésped y la abundancia de ectoparásitos realizados en una sola especie de huésped se han enfocado en una sólo especie de ectoparásito en condiciones experimentales. Aunque los experimentos en laboratorio permiten un control riguroso de qué organismos están parasitados y la manipulación del estado nutricional del huésped para contar con un gradiente más marcado en la condición física del huésped (lo cual incrementa el poder de las inferencias estadísticas), no provee de los mismos desafíos ambientales con los que el organismo se encontraría en estado natural. Es decir, los animales en vida libre están generalmente parasitados por más de una especie de ectoparásito. Tener conocimiento sobre la diversidad de ectoparásitos puede ser de especial interés, puesto que los parásitos pueden interactuar entre ellos y cada uno puede actuar en diferentes componentes del

sistema inmune, resultando en el aumento o en la reducción de la virulencia hacia el huésped (Boughton, Joop y Armitage, 2011) .

Al probar si el estatus residencial del huésped influía en las relaciones huésped-parásito, se obtuvo que en Puebla se cumplió lo esperado para el índice de condición física: *C. mexicana* llegó en condiciones nutricionales bajas a la zona de estudio. Sin embargo, éste no fue el caso para la inmunocompetencia, ni para abundancia de ectoparásitos, que no presentaron diferencias estadísticamente significativas con respecto a los residentes. En Veracruz la condición física y la inmunocompetencia fueron diferentes entre el huésped migratorio y residente, pero resultó ser contrario a lo predicho: el huésped migratorio tuvo una condición física y una inmunocompetencia más alta que el residente, pero no hubo diferencias en la abundancia de ectoparásitos.

De esta manera el presente estudio aprovechó el escenario con especies de huéspedes en condiciones físicas contrastantes (migratorio vs residente), para probar el efecto de la condición (inmunocompetencia y condición física) de diferentes especies de huéspedes sobre sus ectoparásitos. Aunque las investigaciones sobre el tema se han centrado a nivel intraespecie, hay trabajos que han comenzado a comparar dichos parámetros entre especies para analizar su relación con algunos aspectos de historias de vida (Martin *et al.* 2001; Tella, Scheuerlein y Ricklesf, 2002; Moller, Erritzoe y Saino, 2003; Christe *et al.*, 2003; Christe *et al.*, 2007).

Se encontraron resultados en las comparaciones entre especies muy parecidos a los reportados dentro de una especie (Christe *et al.*, 2000^a; Roberts, Buchanan y Evans; 2004; Krasnov *et al.* 2005). Sin embargo, las relaciones huésped-parásito pueden ser ligeramente influenciadas por rasgos particulares de las historias de vida de cada especie. En general se encontró que de las tres variables monitoreadas, la que tuvo mayor influencia sobre las relaciones huésped-parásito fue la condición física del huésped, tal y como se había reportado en la literatura (Latshaw, 1991; Lindström *et al.*, 2004 y Bize *et al.*, 2008). La capacidad de generar una respuesta inmune aumentó con la condición física del huésped y existió una tendencia a que la abundancia de ectoparásitos disminuyera con la condición física, así las especies con estados nutricionales más altos fueron las que generaron las respuestas inmunes más altas y las que albergaron la menor cantidad de ectoparásitos.

Este patrón se ve reflejado para *A. jamaicensis*, quien presentó los valores de condición física y respuesta inmunes más altos y la abundancia de ectoparásitos más baja, por lo cual podría plantearse como un fenómeno general para todas las especies. Sin embargo, *L. yerbabuena* que también presentó una condición física alta y una respuesta inmune alta, su abundancia de ectoparásitos fue intermedia. ¿Por qué la diferencia en abundancia de ectoparásitos si ambos presentan respuestas inmunes parecidas? Este fenómeno se puede explicar por el hecho de que *L. yerbabuena* es una especie mucho más gregaria que *A. jamaicensis* (Ceballos y Oliva, 2005), lo cual facilitaría la transmisión horizontal de ectoparásitos (de individuo a individuo). Dichos parásitos suelen ser más virulentos (Laurenço y Palmeirim, 2007) y por lo tanto es más probable que su saliva posea una mayor variedad de moléculas inmunodulatorias (anti-coagulantes, anti-plaquetas, vasodilatadores y alérgenos) (Andrade, 2005). *A. jamaicensis* posee una respuesta inmune alta que lo defiende contra infestaciones altas de ectoparásitos, pero en el caso de *L. yerbabuena* al estar más parasitado, es muy probable que sus ectoparásitos (principalmente dípteros) se beneficien al modular la respuesta inmune alta de su huésped (Lehane, 2005).

Las mordidas de los ectoparásitos producen una reacción retardada de hipersensibilidad (DTH, por sus siglas en inglés). En huéspedes poco expuestos a ectoparásitos la reacción inflamatoria producida por la mordida del ectoparásito es poca y los leucocitos en el sitio de la herida son principalmente neutrófilos. En cambio huéspedes expuestos repetidamente a mordidas de ectoparásitos presentan mayor inflamación, y un mayor número de neutrófilos, eosinófilos, macrófagos, células dendríticas y linfocitos (característicos de una reacción DTH) (Kamhawi *et al.*, 2000). Si posteriormente, el ectoparásito se alimenta en el sitio donde se presentó la respuesta DTH, éstos pueden ingerir su alimento mucho más rápidamente que en un sitio con piel normal, debido al incremento del flujo sanguíneo en el sitio inflamado (Lehane, 2005). Por lo tanto, un huésped que presente una respuesta inmunológica alta, puede tener abundancia de ectoparásitos bajas o medias, según sea el caso.

De esta manera especies de huésped con una condición física media y respuesta inmune media, tienen una abundancia de ectoparásitos de categoría media y especies de

huéspedes en condiciones físicas bajas con respuestas inmunes bajas tienen una abundancia de ectoparásitos alta.

9.4- USO DE HUÉSPED POR ECTOPARÁSITOS: ANÁLISIS ISOTÓPICOS

El $\Delta^{13}\text{C}$ de los ectoparásitos provenientes de los huéspedes migratorios superó por mucho la diferencia de 1‰ reportado en literatura, lo cual podría sugerir un menor tiempo de residencia de los ectoparásitos en los huéspedes migratorios indicando que estos probablemente colonizaron recientemente a sus huéspedes, lo cual concuerda con algunos estudios que apoyan la hipótesis de que las especies migratorias se encuentran con un amplio rango de patógenos de diversos ambientes a lo largo de su ciclo anual, en comparación con especies residentes que están en la misma área todo el año. Esto promueve un fenómeno de pérdida y re-infestación de parásitos en los huéspedes migratorios; es decir, si el uso prolongado de un hábitat permite que parásitos con modalidad de transmisión ambiental (parásitos con fases infecciosas que pueden persistir fuera de los huéspedes, como muchos ectoparásitos, helmintos y patógenos microbianos con transmisión fecal-oral) se acumulen, la migración facilitará a los huéspedes escapar de los hábitats contaminados (Altizer *et al.*, 2011). Además, este patrón isotópico en los huéspedes migratorios sugiere la existencia de recambio de ectoparásitos entre los individuos de la población del murciélago.

En Puebla no hubo diferencia en el valor de $\Delta^{15}\text{N}$ entre ectoparásitos de huéspedes migratorios y residentes; en cambio, en Veracruz las $\Delta^{15}\text{N}$ difirieron entre ectoparásitos de huéspedes migratorios y residentes. Al igual que con carbono, se esperaba que el valor de $\Delta^{15}\text{N}$ entre huésped y parásitos fuera mayor en murciélagos migratorios, sin embargo el hecho de que *C. mexicana* no presentará diferencia en la $\Delta^{15}\text{N}$ con respecto a los murciélagos residentes, podría deberse a que a) las huellas isotópicas de nitrógeno del sitio de origen y del sitio arribado (Puebla) no sean lo suficientemente diferentes para ser distinguibles una de la otra, en comparación de la firma isotópica de nitrógeno del sitio de origen de *L. yerbabuena* y el sitio de arribo (Veracruz), quien si presentó diferencia en su $\Delta^{15}\text{N}$ en comparación al del murciélago residente del área, ó b) que el supuesto de que las

tasas de recambio de carbono y nitrógeno están estrechamente acopladas no se cumpla para estos organismos y que la tasa de recambio de nitrógeno en *C. mexicana* sea más lenta que la de carbono (Mirón *et al.*, 2006).

Es difícil explicar la variabilidad entre individuos cuando se analizan las huellas isotópicas de los ectoparásitos intra-huésped. No hubo variación en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las especies de ectoparásitos encontradas en distintos individuos de *C. mexicana* y *A. jamaicensis*, sugiriendo que las variabilidades en enriquecimiento y posición trófica observadas no representan diferencias en su fuente de alimento. Sin embargo, en *S. ludovici*, *L. yerbabuena* y *A. geoffroyi*, diferentes tipos de ectoparásitos provenientes de una misma especie de huésped presentaron diferencias significativas en sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, principalmente entre especies de dípteros y espinturnícidos. Se han reportado previamente diferencias intra-huesped en las huellas isotópicas entre taxones de parásitos. En estos casos, el nivel de enriquecimiento puede reflejar preferencias específicas de los parásitos hacia los recursos que consumen del huésped (Gómez-Díaz y González-Solís, 2010), sugiriendo que las diferencias reportadas en ectoparásitos (a nivel de familia) del mismo huésped, podrían estar dadas por que los dípteros se estuvieran comportando como hematófagos facultativos, lo que explicaría las diferencias isotópicas con los espinturnícidos. También se ha sugerido que las diferencias isotópicas entre ectoparásitos puede surgir de otras fuentes de variación aparte de la dieta (i.e. taxón, sexo, estado de desarrollo y tejidos) (Gómez-Díaz y González-Solís, 2010). En este estudio no se separaron hembras y machos de ectoparásitos en las muestras de isótopos, ni se registraron los diferentes estados de desarrollo, lo cual podría tener influencia en la variación que hay dentro de una misma especie de ectoparásito.

En cuanto a los tejidos de los ectoparásitos utilizados para el análisis de isótopos se utilizó el cuerpo completo del ectoparásito, y para poder obtener un mínimo de 0.1 mg de cada muestra encapsulada se usó más de un individuo por muestra. Por tanto, algunas muestras de dípteros presentaron un sólo individuo, en tanto otras se conformaron por cinco o más individuos. Puesto que los dípteros tienen una alta probabilidad de alimentarse de más de un sólo huésped (de la misma especie) es posible que utilizar más de un individuo por muestra resulte en la combinación de la firma isotópica de varios huéspedes de la misma especie. El mismo caso sucede con los espinturnícidos para *A. geoffroyi* pues

los espinturnícidos recolectados de un sólo huésped, en varios casos, no juntaban la masa necesaria por lo que tenían que unirse con espinturnícidos de otros individuos.

Finalmente, es probable que la variación isotópica entre ectoparásitos de distintas familias se deba a características intrínsecas que afectan el metabolismo de parásito y por ende la discriminación entre isótopos ligeros y pesados. En organismos tan poco estudiados como los ectoparásitos es difícil determinar si el fraccionamiento isotópico varía dependiendo de su afinidad taxonómica (Schoeller, 1999).

La hipótesis de que el tipo de movilidad del ectoparásito (es decir su oportunidad de alimentarse de más huéspedes) influiría en la diferencia neta isotópica entre el ectoparásito y su huésped se cumplió solo parcialmente. Se esperaba que los espinturnícidos, quienes mantienen una vida continua sobre su huésped (Dowling, 2006; Sheleer-Gordon y Owen, 1999), tuvieran huellas isotópicas más cercanas a su huésped que las especies de dípteros, que son quienes pueden tener la posibilidad de alimentarse de más de un sólo huésped gracias a su mayor movilidad (Dick y Patterson, 2006). Sin embargo, esto sólo se cumplió para la especie de murciélago residente *A. geoffroyi* donde los ácaros tuvieron distancias menores que los ectoparásitos alados y con alas atrofiadas. Por lo anterior, no se puede asegurar que el tipo de movilidad del ectoparásito es un factor que afecte sus diferencias isotópicas con el huésped, pero el presente trabajo muestra indicios en esa dirección.

10- Conclusiones

Se obtuvieron importantes indicios isotópicos en el sistema huésped-parásito estudiado que sugieren un posible recambio de ectoparásitos (especialmente dípteros) entre huéspedes de la misma especie, o una posible diferencia en tiempos de residencia de los ectoparásitos de huéspedes migratorios en comparación con los residentes. Sin embargo, la variabilidad que se encontró en el grado de fraccionamiento trófico en carbono y nitrógeno ($\Delta^{13}X_{C-D}$) entre el consumidor (C) y la dieta (D) ha resaltado la falta de conocimiento sobre los sustentos bioquímicos y fisiológicos de las tasas isotópicas en los tejidos de los ectoparásitos y sus huéspedes. Por lo tanto, aun hacen falta estudios más específicos sobre las tasas de fraccionamiento isotópico en estos organismos, lo que corroboraría los resultados obtenidos.

Dentro de cada una de las poblaciones de murciélagos, sólo en una especie se encontró que a menor condición física mayor a abundancia de ectoparásitos, por lo que es importante seguir realizando trabajos que incluyan la diversidad de ectoparásitos que se encuentren en el huésped en condiciones silvestres para determinar si realmente la inmunocompetencia y la condición física afectan la abundancia de ectoparásitos. Por su parte, la comparación entre huéspedes de diferentes especies revela una clara diferencia en la condición física y en la capacidad de generar una respuesta inmune, la cual probablemente está relacionada con las diferencias en aspectos propios de la historia de vida de cada especie de murciélago, pero que sin embargo también apunta a que entre mayor sea la condición física de la especie menor la abundancia de ectoparásitos.

Así también se observó que la distribución de parásitos en un huésped puede estar influenciada por el sexo, la edad y el estado reproductor del individuo, los cuales pueden tener diferentes efectos dependiendo de la especie de huésped que se este estudiando y deben ser tomadas en cuenta como factores importantes en las relaciones huésped-parásito.

Los sistemas huésped-parásito son sistemas dinámicos que están en constante cambio impulsados por fuerzas co-evolutivas paralelas. Por tanto, más estudios (experimentales y naturales) contribuirán a tener un mejor entendimiento de la susceptibilidad de los huéspedes ante parásitos y patógenos, especialmente cuando se ven enfrentados a condiciones de pérdida de hábitat y cambio en los climas locales.

11- Literatura Citada

- ALLEN, L. C., A.S. TURMELLE, M.T. MENDONÇA, K.J. NAVARA, T.H. KUNTZ AND G.F. MCCrackEN (2009). "Roosting ecology and variation in adaptive and innate immune system function in the Brazilian free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*)." Journal of Comparative Physiology B **179**: 315-323.
- ALTIZER, S., R. BARTEL AND B.A. HAN (2011). "Animal Migration and Infectious Disease Risk." Science **331**(6015): 296-302.
- ANDRADE, B. B., C.R. TEIXEIRA, A. BARRAL AND M. BARRAL-NETTO (2005). "Haematophagous arthropod saliva and host defense system: a tale of tear and blood." Anais da Academia Brasileira de Ciências **77**(4): 665-693.
- ARROYO-CABRALES, J., R.R. HOLLANDER AND J.K. JONES (1987). "Choeronycteris mexicana." Mammalian Species **291**(1-5).
- BIARD, C., C.HARDY, S. MOTRUIL AND J. MOREAU (2009). "Dynamics of PHA-induced immune response and plasma carotenoids in birds: should we have a closer look?" The Journal of Experimental Biology **212**: 1336-1343.
- BEDHOMME, S., P. AGNEW, C. SIDOBRE AND. MICHALAKIS (2004). "Virulence reaction norms across a food gradient". Proceedings of the Royal Society B **271**: 739-744.
- BIZE, P., C. JEANNERET, A. KLOPFENSTEIN AND A. ROULIN (2008). "What Makes a Host Profitable? Parasites Balance Host Nutritive Resources against Immunity". The American Naturalist **171**: 107-118.
- BOHONAK, A. J. AND K. VAN DER LINDE. (2004). RMA: Software for Reduced Major Axis regression for Java.
- BOUGHTON, R.K., A. JOOP AND S.A.O. ARMITAGE. (2011). "Outdoor immunology: methodological considerations for ecologists". Functional Ecology **25**: 81-100
- CEBALLOS, G., AND G. OLIVA (2005). Los Mamíferos Silvestres de México. México, FCE, CONABIO.
- COLE, F. R., AND D.E. WILSON (2006). "Leptonycteris yerbabuenae." Mammalian Species **792**: 1-7.
- CHRISTE, P., R. ARLETTAZ AND P. VOGEL (2000a). "Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myotis*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*)." Ecology Letters **3**: 207-212.
- CHRISTE, P., M.S. GIORGI, P. VOGEL AND R. ARLETTAZ (2003). "Differential Species-Specific Ectoparasitic Mite Intensities in Two Intimately Coexisting Sibling Bat Species:

Resource-Mediated Host Attractiveness or Parasite Specialization?" Journal of Animal Ecology **72**(5): 866-872.

CHRISTE, P., O.GLAIZOT, G. EVANNO, N. BRUYNDONCKX, G. DEVEVEY, G. YANNIC, P. PATTHEY, A. MAEDER, P. VOGEL, AND R. ARLETTAZ (2007). "Host sex and ectoparasites choice: preference for, and higher survival on female hosts." Journal of Animal Ecology **76**: 703-710.

DEMAS, G. E., D.A. ZYSLING, B.R. BEECHLER, M.P. MUEHLENBEIN, AND S.S. FRENCH (2011). "Beyond phytohaemagglutinin: assessing vertebrate immune function across ecological contexts." Journal of Animal Ecology **80**: 710-730.

DICK, C. W., AND B.D. PATTERSON (2006). Bat flies: Obligate ectoparasites of bats. Micromammals and Macroparasites. S. Morand, B.R. Krasnov and R. Poulin. New York: 179-194.

DOWDALL, J. T., FARMER, A., BUCHER, E.H. (2006). "Uso de Isótopos Estables para Determinar Conectividad Migratoria en Aves: Alcances y Limitaciones." Hornero **21**(2): 73-84.

DOWLING, A. P. G. (2006). Mesostigmatid mites as parasites of small mammals: Systematics, ecology, and the evolution of parasitic associations. Micromammals and Macroparasites. S. Morand, B.R. Krasnov and R. Poulin. New York: 103-117. 103-

FAIN, A. (1994). "Adaptation, Specificity and Host-parasite Coevolution in Mites (Acari)." International Journal for Parasitology **24**(8): 1273-1283.

FLEMING, T. H., A.R. NUÑEZ AND S.L. STENBERG (1993). "Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis." Oecologia **94**: 72-75.

REID, F. A. (1997). A Field Guide to: The Mammals of Central America & Southeast Mexico. Oxford, Oxford University Press.

FRY, B. (2006). Stable isotope ecology. New York, New York: Springer.

GALINDO, C. G., A. SANCHEZ, R.H. QUIJANO AND L.G. HERRERA (2004). "Population Dynamics of a Resident Colony of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Central México." Biotropica **36**(3): 382-391.

GÓMEZ-DÍAZ, E. Y J. GONZÁLEZ-SOLÍS (2010). "Trophic Structure in a Seabird Host-Parasite Food Web: Insights from Stable Isotope Analyses". PLoS ONE **5**(5):1-7.

GOÛY DE BELLOCQ, J., B.R. KRASNOV, I.S. KHOKHLOVA, L. GHAZARYAN AND B. PINSHOW (2006). "Immunocompetence and flea parasitism of a desert rodent". Functional Ecology **20**: 637-646.

HANSEN, S. A., I. FOLSTAD AND K.E. ERIKSTAD (2003). "Reduced immunocompetence and cost of reproduction in common eiders." Oecologia **136**: 457-464.

- HAWLENA, H., B.R. KRASNOV, Z. ABRAMSKY, I.S. KHOKHLOVA, J. GOÛY DE BELLOCQ, AND B. PINSHOW (2008). "Effects of food abundance, age, and flea infestation on the body condition and immunological variables of a rodent host, and their consequences for flea survival." Comparative Biochemistry and Physiology, Part A **150**(66-74).
- HERRERA-MONTALVO, L. G. (1997). "Evidence of Altitudinal Movements of *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Central Mexico." Revista Mexicana de Mastozoología **2**: 116-118.
- HERRERA-MONTALVO, L. G., M. RODRÍGUEZ-GALINDO Y M.P. IBARRA-LÓPEZ (2013). "Asymmetric Contribution of Isotopically Contrasting Food Sources to Vertebrate Consumers in a Subtropical Semi-arid Ecosystem." Biotropica **0**(0): 1-8.
- HOBSON, K. A. (1999). "Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review." Oecologia **120**: 314-326.
- HOBSON, K. A., AND R.G. CLARK (1992). "Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes II: Factors Influencing Diet-Tissue Fractionation." The Condor **94**(1): 189-197.
- HOSKEN, D. J., AND J.E. O'SHEA (2001). "Sperm production and immune function in two Australian bats, *Chalinolobus morio* and *Nyctophilus geoffroyi*." Ethology Ecology & Evolution **13**: 173-180.
- HUYGHE, K., A.V. OYSTAEYEN, F. PASMANS, Z. TADIC, B. VANHOOYDONCK AND R.V. DAMME (2010). "Seasonal changes in parasite load and a cellular immune response in a colour polymorphic lizard." Oecologia **163**: 867-874.
- KAMHAWI, S., Y. BELKAID, G. MODI, E. ROWTON AND D. SACKS (2000). "Protection Against Cutaneous Leishmaniasis Resulting from Bites of Uninfected Sand Flies." SCIENCE **290**(17): 1351- 1354.
- KENNEDY, W. M. AND R.G. NAGER (2006). "The perils and prospects of using phytohaemagglutinin in evolutionary ecology." TRENDS in Ecology and Evolution **xxx**(x): 1-3.
- KRANTZ, G. W. (1970). A Manual of Acarology. Corvallis, Oregon State Univeristy.
- KRASNOV, B. R., I.S. KHOKHLOVA, M.S. ARAKELIAN AND A.A. DEGEN (2005). "Is a starving host tastier? Reproduction in fleas parasitizing food-limited rodents." Functional Ecology **19**: 625-631.
- KUNZ, T. H., Ed. (1982). Ecology of bats. New York, Plenum.
- LAMBRECHTS, L., J-M. CHAVATTE, G. SNOUNOU AND J.C. KOELLA (2006). "Environmental influence on the genetic basis of mosquito resistance to malaria parasites." Proceedings of The royal Socoety **273**.

- LATSHAW, J. D. (1991). "Nutrition - mechanisms of immunosuppression." Veterinary Immunology and Immunopathology **30**: 111-120.
- LEHANE, M. (2005). The Biology of Blood-Sucking in Insects. Cambridge, Cambridge University Press.
- LEHMANN, T. (1993). "Ectoparasites: Direct Impact on Host Fitness." Parasitology Today **9**(1): 8-13.
- LINDSTRÖM, K. M., J. FOUFOPOULOS, H. PÄRN, M. WIKELSKI (2004). "Immunological Investments Reflect Parasite Abundance in Island Populations of Darwin's Finches." Proceedings: Biological Sciences **271**(1547): 1513-1519.
- LOURENÇO, S. I., AND, J.M. PALMEIRIM (2007). "Can mite parasitism affect the condition of bat hosts? Implications for the social structure of colonial bats." Journal of Zoology **273**: 161-168.
- LOCHMILLER, R. L. AND C. DEERENBERG (2000). "Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity?" Oikos **88**: 87-98.
- LOZANO, G. A., AND D.B. LANK (2003). "Seasonal trade-offs in cell-mediated immunosenescence in ruffs (*Philomachus pugnax*)." Proc. R. Soc. Lond. B **270**: 1203-1208.
- MARSHALL, J. D., J.R. BROOKS AND K. LAJTHA (2007). Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. Stable Isotopes in Ecology and environmental Science. R. a. K. L. Michener. Oxford, Blackwell Publishing: 22-60.
- MARTIN II, L.B., P. HAN, J. LEWITTES, J.R. KUHLMAN, K.C. KLASING AND M. WIKELSKI (2006). "Phytohemagglutinin-induced skin swelling in birds: histological support for a classic immunoeological technique". Functional Ecology **20**: 290-229.
- McCOY, K. D. (2009). "Host-parasite determinants of parasite population structure: lessons from bats and mites on the importance of time." Molecular Ecology **18**: 3545-3547.
- MEDELLIN, R. A., H.T. ARITA AND O.H. SANCHÉZ (2008). Identificación de los Murciélagos de México: Clave de campo. Mexico, Instituto de Ecología, UNAM.
- MIRÓN, M. L. L., L.G. HERRERA-MONTALVO, N.P. RAMÍREZ, AND K.A. HOBSON (2006). "Effect of diet quality on carbon and nitrogen turnover and isoto." The Journal of Experimental Biology **209**: 541-548.
- MORALES-MALACARA, J.B. (1998). "Acaros Mesostigmata parásitos de murciélagos de México". Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, 299 pp.
- MORALES-MALACARA, J. B., AND G. LÓPEZ-ORTEGA (2001). "A new species of the genus *periglischrus* (Acari: Mesostigmata: Spinturnicidae) on *Choeronycteris mexicana* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Central Mexico." Journal of medical entomology **38**(2): 153-160.

- MORALES-MALACARA, J. B., R. GUERRERO (2007). "A New Species of Parichoronyssus (Acari: Dermanyssoidae: Macronyssidae) from Bats of the Genus Phyllostomus (Chiroptera: Phyllostomidae) in Peru and Venezuela with keys to species of Parichoronyssus." Journal of Entomology **44**(1): 8-13.
- MOLLER, A. P., J. ERRITZOE AND N. SAINO (2003). "Seasonal Changes in Immune Response and Parasite Impact on Host." The American Naturalist **161**(4): 657-671.
- OGDEN, L. J., K.A. HOBSON AND D.B. LANK (2004). "Blood Isotopic ($\Delta^{13}C$ And $\Delta^{15}N$) Turnover And Diet-Tissue Fractionation Factors In Captive Dunlin (*Calidris Alpina Pacifica*)." The Auk **127**(1): 170-1777.
- O'GRADY, S. P., AND M.D. DEARING (2006). "Isotopic insight into host-endosymbiont relationships in Liolaemid lizards." Oecologia **150**: 355-361.
- ORTEGA, J., AND I. ALARCÓN-D (2008). "Anoura geoffroyi (Chiroptera: Phyllostomidae)." Mammalian Species **818**: 1-7.
- ORTEGA, J., AND I. CASTRO-ARELLANO (2001). "Artibeus jamaicensis." Mammalian Species **662**: 1-9.
- PATTERSON, B. D., C.W. DICK. AND K. DITTMAR (2008). "Sex biases in parasitism of neotropical bats by bat flies (Diptera: Streblidae)." Journal of Tropical Ecology **24**(4): 387-396.
- PEIG, J., AND A. J. GREEN (2009). "New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method." Oikos **118**:1883-1891.
- PEREZ-ORELLA, C., AND A.I. SHULTE-HOSTEDDE (2005). "Effects of sex and body size on ectoparasite loads in the northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*)." Canadian Journal of Zoology **83**: 1381-1385.
- PRESLEY, S. J. (2010). "Interspecific aggregation of ectoparasites on bats: importance of hosts as habitats supersedes interspecific interactions." Oikos **000**: 001-010.
- PRESLEY, S., AND M.R. WILLIG (2008). "Intraspecific patterns of ectoparasite abundances on Paraguayan bats: effects of host sex and body size." Journal of Tropical Ecology **24**(1): 75-83.
- RADOVSKY, F. J. (1967). The Macronyssidae and Laelapidae (Acarina: Mesostigmata) Parasitic on Bats. Berkley and Los Angeles, The University of California Press.
- RADOVSKY, F. J., J.K. JONES JR AND C.J. PHILIPS (1971). "Three new species of Rafordella (Acarina:Macronyssidae) Parasitic in the mouth of Phyllostomatid bats." Journal of Medical Entomology **8**(6): 737-746.
- REID, F. A. (1997). A Field Guide to: The Mammals of Central America & Southeast Mexico. Oxford, Oxford University Press.

- ROBERTS, M. L., K.L. BUCHANAN AND M.R. EVANS (2004). "Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence." Animal Behaviour **68**: 227-239.
- ROJAS-MARTÍNEZ, A., A. VALIENTE-BANUET, M. ARIZMENDI, A. ALCANTARA-EGUREN AND H.T. ARITA (1999). "Seasonal Distribution of the Long-Nosed Bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: Does a Generalized Migration Pattern Really Exist?" Journal of Biogeography **26**(5): 1065-1077.
- ROULIN, A., M.W.G. BRINKHOF, P. BIZE, H. RICHNER, T.W. JUNGI, C. BAVOUX, N. BOILEAU AND G. BURNELEAU (2003). Which Chick Is Tasty to Parasites? The Importance of Host Immunology vs. Parasite Life History. Journal of Animal Ecology **72**: 75-81.
- ROUNICK, J.S. AND WINTERBOURN (1986). "Stable Carbon Isotopes and Carbon Flow in Ecosystems." BioScience **36**: 171-177.
- SCHMID-HEMPEL, P. (2003). "Variation in immune defense as a question of evolutionary ecology." Proceedings of the Royal Society B **270**: 357-366.
- SCHOLLER, D. A. (1999). "Isotope Fractionation: Why Aren't We What We Eat?" Journal of Archaeological Science **26**: 667-673.
- SHELEER-GORDON, L. L., AND R.D. OWEN (1999). "Host tracking or resource tracking? The case of *Periclischrus* wing mites (Acarina: Spinturnicidae) of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomatidae) from Michoacan, Mexico." Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) **76**: 85-102.
- SOLER, J. J., L. NEVE, T. PÉREZ-CONTRERAS, M. SOLER AND G. SORCI (2003). "Trade-off between immunocompetence and growth in magpies: an experimental study." Proc. R. Soc. Lond. B **270**: 241-248.
- TELLA, J. L., A. SCHEUERLEIN, AND R.E. RICKLESF (2002). "Is cell-mediated immunity related to the evolution of life-history strategies in birds?" Proc. R. Soc. Lond. B **269**(1495): 1059-1066.
- TELLO, J. S., R.D. STEVENS AND C.W. DICK (2008). "Patterns of species co-occurrence and density compensation: a test for interspecific competition in bat ectoparasite infracommunities." Oikos **117**: 693-702.
- THOMPSON, S. N., AND M. KAVALIERS (1994). "Physiological bases for parasite-induced alterations of host behaviour." Parasitology **109**: 119-138.
- TSCHIRREN, B., P.S. FITZE AND H. RICHNER (2003). "Sexual Dimorphism in Susceptibility to Parasites and Cell-Mediated Immunity in Great Tit Nestlings." Journal of Animal Ecology **72**(5): 839-845.
- TSCHIRREN, B., L.L. BISCHOFF, V. SALADIN AND H. RICHNER (2007). "Host condition

and host immunity affect parasite fitness in a bird–ectoparasite system”. Functional Ecology 21: 372-378.

TURMELL, A.S., J.A. ELLISON, M.T. MENDONÇA AND G.F. MCCRACKEN (2010). “Histological assessment of cellular immune response to the phytohemagglutinin skin test in Brazilian free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*)”. Journal of Comparative Physiology B 180: 1155-1164.

VOIGT, C.C. AND D.H. KELM (2006). “Host preferences of bat flies: following the Bloody path of stable isotopes in a host–parasite food chain”. Canadian Journal of Zoology 84: 397-403.

WENZEL, R.L., TIPTON, V.J. AND KIEWLICZ, A. (1966). The streblid batflies of Panama (Diptera Calyptrerae: Streblidae). In: Ectoparasites of Panama (R.L. Wenzel y V.J. Tipton, eds.) Pp. 405-675. Field museum of Natural History, Chicago, Illinois, USA,

WENZEL, R.L. (1976). “The Streblidae batflies of Venezuela (Diptera:Streblidae). *Brigh. Young Uni. Sci. Bull. Ser.* 20(4):1-177.

WHITAKER, J. O., AND J.B. MORALES-MALACARA (2005). Ectoparasites and other Associates (Ectodytes) of Mammals of Mexico. CONTRIBUCIONES MASTOZOOLÓGICAS EN HOMENAJE A BERNARDO VILLA. V. SÁNCHEZ-CORDERO, and R.A. MEDELLÍN. México, Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM; CONABIO: 535-666.

WILLIAMS, C.T., C.L. BUCK, J. SEARS AND A.S. KITAYSKY (2007). “Effects of nutritional restriction on nitrogen and carbon stable isotopes in growing seabirds”. Oecologia 153: 11-18.

ZHANG, L., S. PARSON, P. DASZAK, L. WEI, G. ZHU, AND S. ZHANG (2010). "Variation in the abundance of ectoparasitic mites of flat-headed bats." Journal of Mammalogy **91**(1): 1336-1143.