



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

**DIVERSIDAD Y COMPOSICIÓN DE
COMUNIDADES DE ECTOPARÁSITOS ASOCIADOS
A MURCIÉLAGOS (MAMMALIA: CHIROPTERA)
EN PAISAJES AGROPECUARIOS DE VERACRUZ,
MÉXICO.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE MÉDICO VETERINARIO

ZOOTECNISTA

PRESENTA

GUILLERMO ORTA PINEDA

Asesores:

Dr. Rafael Ojeda Flores

Dr. Ángel Rodríguez Moreno

Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia Instituto de Biología

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

A mi madre, hermanas y novia.

AGRADECIMIENTOS

A mis asesores, ya que sin ellos no habría sido posible concluir este trabajo, pero especialmente al Dr. Rafael Ojeda Flores, por su intenso apoyo y confianza durante el desarrollo del proyecto.

Al Dr. Oscar Rico Chávez por las horas de apoyo en el análisis de los datos.

Al Dr. Antonio Abella Medrano por su apoyo incondicional en relación con el estudio y diagnóstico de los dípteros.

Al Instituto de Biología de la UNAM, específicamente al Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, al Laboratorio de Acarología y a la MC. Griselda Montiel Parra, por su ayuda en la confirmación de especies de ácaros.

A la Dra. Yolanda Vera, por el apoyo y acceso a su laboratorio.

Esta tesis es producto de los proyectos DGAPA-PAPIIT UNAM IV200715 y DGAPA-PAPIME UNAM PE209417.

A todos los involucrados, desde el trabajo de campo, hasta el procesamiento de las muestras.

Por último, pero no menos importante, al Laboratorio de Ecología de Enfermedades y Una Salud y la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, por los años de aprendizaje y a la Universidad Nacional Autónoma de México por esta bella experiencia.

CONTENIDO

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
IMPACTO DE LA GANADERÍA EN EL TRÓPICO	2
IMPORTANCIA DE LOS MURCIÉLAGOS EN EL TRÓPICO	6
ECTOPARÁSITOS ASOCIADOS A MURCIÉLAGOS	7
Vectores potenciales.....	8
Spinturnicidae y Spelaerhynchidae: Ácaros obligados de los murciélagos	9
Dípteros específicos de los murciélagos (Streblidae y Nycteribiidae).....	15
JUSTIFICACIÓN	20
HIPÓTESIS	21
OBJETIVO GENERAL.....	21
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	21
MATERIAL Y MÉTODOS.....	22
Descripción del área de estudio.....	22
Sitios de estudio	24
Captura de murciélagos.....	30
Registro y captura de ectoparásitos.....	31
Identificación de ectoparásitos	31
Análisis de datos	32
RESULTADOS	34
DISCUSIÓN	52
CONCLUSIONES	61
ANEXOS	62
REFERENCIAS.....	85

FIGURAS

Fig. 1. Ejemplos de ácaros de los diferentes órdenes	10
Fig. 2. Clasificación de artejos en ácaros mesostigmata.....	11
Fig. 3. Vista dorsal y ventral de ejemplares de ácaros <i>Spelaeorhynchus precursor</i>	14
Fig. 4. Micrografías de estréblidos.....	16
Fig. 5. Micrografía de nictéribidos.....	16
Fig. 6. Géneros de dípteros de la familia Streblidae del Nuevo Mundo.....	17
Fig. 7. Ubicación de los diferentes sitios de muestreo.....	25
Fig. 8. Sitios pertenecientes a los municipios de Tlapacoyan y Martínez de la Torre.....	27
Fig. 9. Ubicación geográfica y tipo de vegetación de Puente Nacional y Úrsulo Galván.....	28
Fig. 10. Ubicación geográfica y tipo de vegetación de los sitios de los Tuxtlas.....	30
Fig. 11. Composición de las comunidades de murciélagos por sitio de muestreo.....	35
Fig. 12. Curva de acumulación y extrapolación de especies de ectoparásitos.....	36
Fig. 13. Correlación entre la diversidad de hospederos y ectoparásitos.....	38
Fig. 14. Curvas de rango-abundancia de ectoparásitos en pastizal.....	39
Fig. 15. Curvas de rango abundancia de ectoparásitos en silvopastoril.....	40
Fig. 16. Curvas de rango-abundancia de ectoparásitos en acahual.....	41
Fig. 17. Composición de las comunidades de ectoparásitos en hospederos comunes.....	44
Fig. 18. Curvas de rango-abundancia de los ectoparásitos de <i>Artibeus jamaicensis</i>	46
Fig. 19. Curvas de rango-abundancia de los ectoparásitos de <i>Artibeus jamaicensis</i>	47
Fig. 20. Dendograma de similitud de las comunidades de ectoparásitos.....	48
Fig. 21. Correlación entre <i>Trichobius assimilis</i> y <i>Periglischrus iheringi</i>	49
Fig. 22. Correlación entre <i>Trichobius assimilis</i> y <i>Megistopoda aranea</i>	49
Fig. 23. Correlación entre <i>Paratrichobius longicrus</i> y <i>Periglischrus iheringi</i>	50
Fig. 24. Correlación entre <i>Periglischrus ojastti</i> y <i>Megistopoda proxima</i>	50
Fig. 25. Correlación entre <i>Megistopoda aranea</i> y <i>Megistopoda proxima</i>	51

CUADROS

Cuadro 1. Resultados del análisis de la diversidad de ectoparásitos.....	37
Cuadro 2. Riqueza y diversidad de ectoparásitos en las especies hospederas generalistas.....	42
Cuadro 3. Resumen del análisis de covarianza y valores de disimilitud.....	45

RESUMEN

ORTA PINEDA GUILLERMO. **Diversidad y composición de comunidades de ectoparásitos asociados a murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en paisajes agropecuarios de Veracruz, México.** (Bajo la dirección del Dr. Rafael Ojeda Flores y el Dr. Ángel Rodríguez Moreno.

Los inventarios faunísticos de artrópodos son necesarios para conocer la riqueza, abundancia y diversidad de especies, entender la distribución y profundizar en el estudio de la relación vector-hospedero-parásito, así como para el entendimiento de sus relaciones filogenéticas, evolutivas y ambientales. El objetivo general del trabajo fue evaluar la diversidad y composición de comunidades de ectoparásitos asociadas a murciélagos en tres tipos de paisajes agropecuarios de Veracruz. La diversidad de especies se calculó a través del índice de Shannon y el análisis de la composición de especies se realizó a través de curvas de rango-abundancia. Se capturaron 944 murciélagos, de los cuales 428 fueron portadores de al menos un ectoparásito; es decir, una prevalencia de ectoparasitismo del 45.34%. Las especies de hospederos más abundantes fueron *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus* y *Sturnira hondurensis*. Se realizó la identificación taxonómica de 1433 ectoparásitos, 995 dípteros de la familia Streblidae, 432 ácaros de la familia Spinturnicidae y 6 ácaros de la familia Spelaeorhynchidae. De las tres familias de ectoparásitos obtenidas, se identificaron 35 especies, de las cuales resultaron las más abundantes *Trichobius costalimai* (Streblidae) y *Periglischrus iheringi* (Spinturnicidae). La composición de las comunidades de ectoparásitos asociadas a murciélagos no parece responder a la caracterización de los paisajes modificados por actividades agropecuarias. Sin embargo, el acahual, que es el paisaje con menor transformación antropogénica, presentó los valores más altos de diversidad de especies de murciélagos y de ectoparásitos.

INTRODUCCIÓN

IMPACTO DE LA GANADERÍA EN EL TRÓPICO

Dentro del sector agropecuario, la producción de carne de bovino es la actividad más distribuida en el medio rural. La producción de bovinos de carne es de gran importancia en el contexto socioeconómico de México, ya que es fuente de proteína de origen animal, materias primas, divisas y empleos, pues se realiza sin excepción en todas las regiones ecológicas del país (Ramirez Tinoco *et al.*, 2011). Durante 2005 los principales estados productores de carne de bovino fueron Veracruz, con un aporte del 13.4% de la producción nacional, seguido por Jalisco con 11.4% y Chiapas con 5.5% (Gallardo, Luna y Albarrán, 2006). Los últimos informes demuestran que los principales estados productores de carne de bovino son Veracruz con 249 mil toneladas y Jalisco con 209 mil toneladas al año, siguiendo se encuentran estados como Chiapas, Sinaloa y Baja California (SAGARPA, 2015).

La actividad agropecuaria trae consigo una serie de transformaciones ligadas al cambio de uso de suelo que afectan intensamente procesos ecológicos a diferentes niveles, desde el comportamiento de los individuos, la dinámica de las poblaciones, la composición y estructura de las comunidades y los flujos de materia y energía (Dale y Polasky, 2007; Trilleras, Jaramillo, Vega y Balvanera, 2015).

El crecimiento de la ganadería regularmente se encuentra ligado a la destrucción parcial o total de la vegetación nativa y la desaparición de diferentes especies vegetales y animales. Durante las últimas cinco décadas, a consecuencia del desarrollo de las actividades agropecuarias, en algunos estados del país se han registrado pérdidas de hasta el 90% de la vegetación original, principalmente selva alta perennifolia (Flores y Gerez, 1994). Esto ha

generado diversos efectos adversos para el ambiente, entre ellos la disminución de la materia orgánica y nutrientes del suelo (Maldonado *et al.*, 2008).

El estudio y conservación de la biodiversidad ha sido un asunto de interés mundial y nacional en la última década (CONABIO, 2016). Los bosques tropicales, por las características complejas que los definen, albergan aproximadamente el 70% de la biodiversidad mundial. Sin embargo, se estima que en la región tropical se pierden aproximadamente 15 millones de hectáreas de bosque primario por año, de las cuales el 60% es debido a la fragmentación asociada a las prácticas agrícolas, pecuarias y forestales, la urbanización, la minería, la tala furtiva, los incendios y el pastoreo mal organizado (Cristóbal *et al.*, 2014; Dirzo, Aguirre y López, 2009). La fragmentación del paisaje genera parches de vegetación remanente, altera la geometría espacial de los bosques, la conectividad, el aislamiento, así como diversos efectos sobre las comunidades de especies de flora y fauna (Dirzo *et al.*, 2009).

En tal sentido, la implantación de agroecosistemas y la intensificación del uso del suelo se encuentran entre las principales fuentes de cambio global y de impacto sobre la biodiversidad (Sala *et al.*, 2000).

Por otro lado, el cambio en el uso de la tierra, a través de influencias antropogénicas, como la silvicultura, la minería, la agricultura y el desarrollo urbano e industrial, se asocia frecuentemente con el surgimiento de enfermedades infecciosas (Patz *et al.*, 2004).

Dentro de los factores asociados a la propagación e incremento de eventos zoonóticos se encuentran el cambio climático, el turismo, el comercio, la fragmentación y la deforestación de selvas y bosques tropicales (Allan y Ostfeld, 2003; Suzán *et al.*, 2008). Las principales causas ligadas a estos eventos son: la ganadería, la contaminación y el aumento del contacto

entre animales domésticos, silvestres y humanos (Daszak, Cunningham y Hyatt, 2000; Jensen, K *et al.*, 2002; Kruse, Kirkemo y Handeland, 2004).

La ecoepidemiología general de las zoonosis se sustenta en la relación que tiene lugar entre animales domésticos, silvestres o sinantrópicos, reservorios de diferentes agentes infecciosos y las poblaciones humanas (WHO, 2006). La transmisión de enfermedades de origen zoonótico se clasifica en aquellas transmitidas por contacto directo, contacto indirecto y a través de artrópodos vectores, éste último grupo permite al agente infeccioso llegar a las personas sin contacto directo con el animal reservorio (Reyes-Novelo *et al.*, 2011).

La transmisión de zoonosis se da principalmente en dos tipos de ambiente: el sinantrópico, considerado como el ámbito doméstico y peridoméstico del ser humano y que puede involucrar sitios urbanos, suburbanos o rurales. Por otra parte, se encuentra el ambiente exoantrópico, el cual se localiza fuera del alcance del ser humano y tiene lugar en sitios donde la estructura de la vegetación permanece con niveles mínimos de perturbación y fragmentación (Hubálek, 2003). Algunas zoonosis pueden circular en ambos ambientes y de manera adicional se encuentra un tercer ambiente, el ecotono, definido como un sistema dinámico que compone los límites entre dos sistemas ecológicos adyacentes; es decir, la zona de transición que existe entre diferentes ambientes y que juega un papel importante en los ciclos de transmisión de un gran número de enfermedades zoonóticas (Despommier, Ellis y Wilcox, 2007).

Los ecotonos importantes en la epidemiología de las zoonosis son aquellos originados por la actividad antropogénica y que usualmente rodean los espacios habitados o manejados por

personas, entre los que se encuentran campos de cultivo, potreros, áreas abiertas para actividades extractivas y asentamientos urbanos o rurales (Reyes-Novelo *et al.*, 2011).

Ante perturbaciones ambientales como la presencia o introducción de actividades e infraestructura de origen antrópico los organismos silvestres (reservorios y/o vectores) migran o se dispersan (Leishman *et al.*, 2004; Norris, 2004; Rabinowitz *et al.*, 2005). Esto genera cambios en la estructura de las comunidades y, en consecuencia, en la red de interacciones dada entre las diferentes especies que las componen. Por tal motivo también modifica la dinámica de los ciclos de transmisión de agentes infecciosos (Rabinowitz, Odofin y Dein, 2008; Ruedas *et al.*, 2004; Suzán *et al.*, 2008). De tal modo, la actividad antropogénica actúa como una potente fuerza que moldea la dinámica ecológica y la diversidad, tanto de hospederos como de parásitos (Hosseini *et al.*, 2017).

Aproximadamente el 75% de las enfermedades emergentes y reemergentes que han surgido en los últimos 25 años son de origen animal y casi todas ellas son potencialmente zoonóticas (Chomel, Belotto y Meslin, 2007). Las enfermedades transmitidas por vectores artrópodos son responsables de más de mil millones de casos y 1 millón de muertes al año, esto corresponde aproximadamente al 17% de todas las enfermedades infecciosas en la población humana (WHO, 2016). Entre ellas se encuentran la malaria, la leishmaniasis, la oncocercosis, la filariasis, la Enfermedad de Chagas y las tripanosomiasis africanas, así como varias enfermedades arbovirales (virus transmitidos por artrópodos) como el Dengue y el Zika (WHO, 2014).

Se ha demostrado la notable sensibilidad con que diferentes grupos de especies de vertebrados e invertebrados responden a las transformaciones antropogénicas en el ambiente.

Aquí se destacan importantes grupos taxonómicos como aves y mamíferos, y entre estos últimos los murciélagos y roedores (Chiroptera y Rodentia). Son grupos taxonómicos que destacan por su papel como bioindicadores del estado de conservación de los ecosistemas. Los cambios en la cobertura vegetal como el tipo y la altura de la vegetación afectan dos aspectos importantes de la vida de los mamíferos pequeños: alimento y refugio. Además, la vegetación puede ser importante para la construcción de nidos por encima o por debajo del suelo y proporciona protección térmica para los roedores (Jacob, 2008). Por otra parte, el aumento en el uso de plaguicidas disminuye las comunidades de plantas e invertebrados. Esto tiene consecuencias para las especies más altas de la red alimenticia, como algunos insectos depredadores, mamíferos y aves que son afectados negativamente por la reducción de los recursos alimenticios (Robinson, 2002).

IMPORTANCIA DE LOS MURCIÉLAGOS EN EL TRÓPICO

Los murciélagos son los únicos mamíferos con las adaptaciones evolutivas necesarias para poder volar. Son el segundo orden de mamíferos con mayor diversidad, pues comprende más de 1300 especies existentes (Voigt y Kingston, 2016). Debido a su hábito de vuelo, preferencia de alimentación y alto nivel de adaptabilidad, los murciélagos están ampliamente distribuidos en todos los continentes, excepto en la Antártida (Dietz, von Helversen y Nill, 2009). Los murciélagos tienen una gran variedad de hábitos alimenticios, con base en lo que consumen, se pueden clasificar en seis categorías tróficas: insectívoros, nectarívoros, frugívoros, carnívoros, ictiófagos y hematófagos. En México este orden está conformado por un total de 139 especies, de las cuales 16 son endémicas (Ceballos y Arroyo-Cabrales, 2012; Ramírez-Pulido *et al.*, 2014). Habitan en diferentes tipos de ecosistemas, en donde tienden a utilizar refugios como cuevas, hojas de las palmas, huecos de árboles, puentes, edificios

viejos, entre otros. Bajo este contexto, la perturbación antropogénica en los hábitats de los murciélagos y su adaptación a las zonas urbanas aumenta la posibilidad de contacto entre murciélagos, humanos y animales domésticos (Szöke y Hornok, 2016), lo que incrementa la probabilidad de transmisión de parásitos.

Es importante señalar que los quirópteros generalmente representan alrededor de 45% de las especies presentes en áreas tropicales (Villa, 1966) y son considerados bioindicadores del estado de conservación de los ecosistemas (Medellín, Equihua y Amin, 2000).

La importancia de este grupo de mamíferos se debe entre otros factores, a la diversidad de procesos ecológicos en los que intervienen, como la polinización de plantas, dispersión de semillas importantes para la regeneración de selvas y bosques tropicales, además de realizar un control biológico de poblaciones de insectos que podrían representar un problema para los cultivos o para la salud pública (Kunz, de Torrez, Bauer, Lobo y Fleming, 2011).

ECTOPARÁSITOS ASOCIADOS A MURCIÉLAGOS

El interés por el estudio del papel de los murciélagos como hospederos de una gran diversidad de parásitos ha aumentado considerablemente en los últimos años, por lo que en la actualidad podemos encontrar trabajos sobre diferentes grupos como endoparásitos y ectoparásitos. Entre los ectoparásitos que se encuentran asociados a los murciélagos en América se han registrado principalmente a las familias Nycteribiidae, Streblidae, Spinturnicidae, Spelaeorhynchidae Ixodidae y Argasidae (Caldas *et al.*, 2013; Cuxim-Koyoc *et al.*, 2015; Morales-Malacara, 1998).

Vectores potenciales

En la actualidad, garrapatas (Acarina), pulgas (Siphonaptera) y otros artrópodos hematófagos son reconocidos como vectores, reservorios y amplificadores de agentes infecciosos (Parola *et al.*, 2005). Algunos ejemplos de zoonosis transmitidas por vectores artrópodos son, Borreliosis o Enfermedad de Lyme que se transmite a través de garrapatas del género *Ixodes* y además participan reservorios como venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), ratones del género *Peromyscus*, ardillas grises y zarigüeyas (Killilea, Swei, Lane, Briggs y Ostfeld, 2008; Ostfeld y Keesing, 2000) Rickettsiosis, transmitidas por garrapatas de los géneros *Dermacentor*, *Rhipicephalus*, *Amblyomma* y pulgas del género *Ctenocephalides* (Poo-Muñoz *et al.*, 2016), Ehrlickiosis, donde garrapatas del género *Amblyoma* e *Ixodes* participan como vectores (Parola *et al.*, 2005) y zarigüeyas (*Didelphidae*), ratones del género *Peromyscus*, coyote (*Canis latrans*) y mapaches (*Procyon sp.*) como reservorios naturales del agente etiológico (Castillo *et al.*, 2015; Paras, Little, Reichard y Reiskind, 2012; Rojero-Vázquez, Gordillo-Pérez y Weber, 2017; Sashika, Abe, Matsumoto y Inokuma, 2011).

Los ectoparásitos hematófagos en los murciélagos ocupan el papel de vectores potenciales de una amplia gama de parásitos. Tal es el caso de la garrapata de los murciélagos *Carios kelleyi*, que se ha reconocido como vector potencial de bacterias patógenas como *Rickettsia*, *Borrelia* y *Bartonella* (Loftis *et al.*, 2005). Además, se ha detectado la presencia de agentes infecciosos como Rabdovirus y Dengue en dípteros de la familia Streblidae (Abundes-Gallegos *et al.*, 2018; Almazán Marín, 2017), *Bartonella tamiae*, *Coxiella burnetii*, *Rickettsia felis* en especies de la familia Nycteribiidae (Leulmi *et al.*, 2016) y recientemente, *Pseudogymnoascus destructans*, en ácaros de la familia Spinturnicidae (Lučan *et al.*, 2016). Además, algunas especies de murciélagos se alimentan de artrópodos, lo que facilita el

contacto con agentes infecciosos transmitidos por vectores no sólo de sus ectoparásitos, sino también de aquellos invertebrados que forman parte de su alimentación (Hornok *et al.*, 2015).

Debido a la especificidad de hospederos, los ectoparásitos de los murciélagos pueden estar involucrados en los ciclos de transmisión y en el mantenimiento de agentes infecciosos. Existen especies de nictéridos y estréblidos que parasitan a *Hypsignathus monstrosus*, *Epomops franqueti* y *Myonycteris torquata*, tres especies de murciélagos frugívoros del Viejo Mundo (Pteropodidae) que se reconocen como los principales reservorios del virus del Ébola (Leroy *et al.*, 2005). Dentro de una población de hospederos, las moscas se desplazan fácilmente de murciélago a murciélago, alimentándose de múltiples individuos durante el transcurso del día (Overal, 1980). Se ha propuesto que, si las moscas realmente pueden mantener agentes infecciosos y estos siguen siendo viables dentro de ellas, es posible que éstas transmitan dichos virus entre los murciélagos de una población (Dick y Miller, 2010).

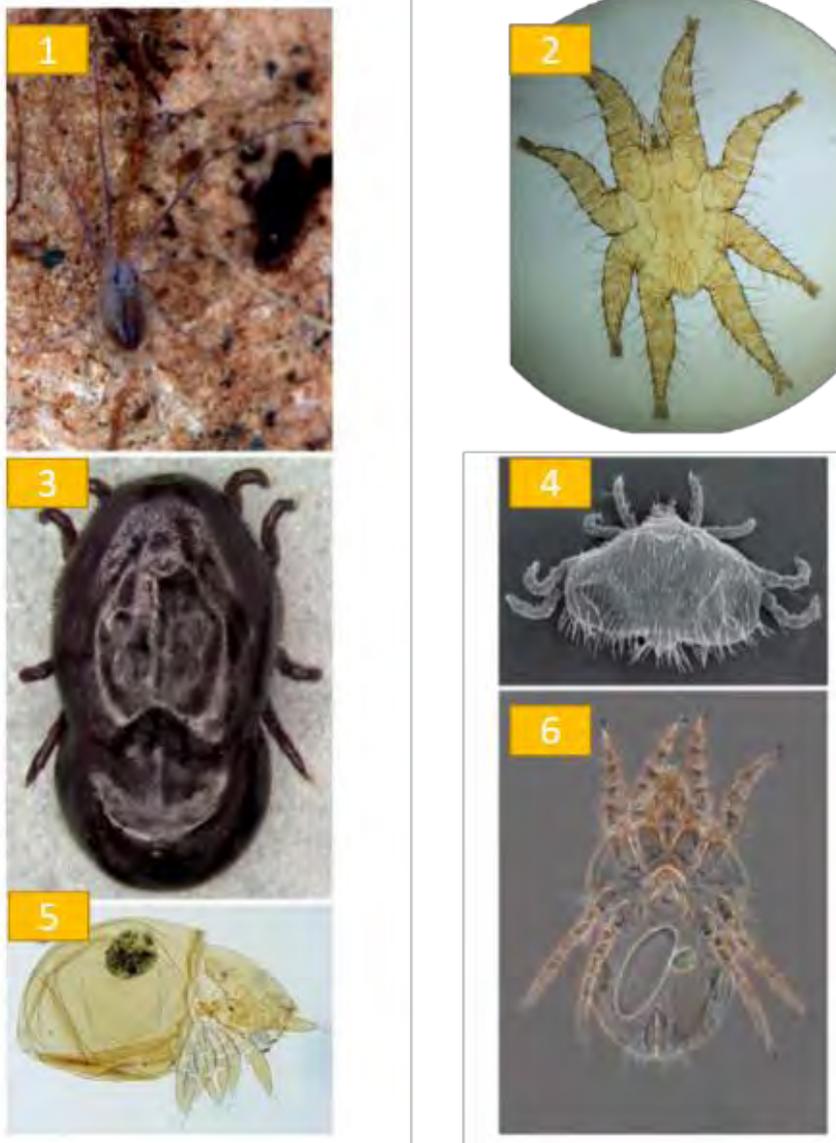
Dick y Miller señalan que existe la probabilidad de que las moscas de los murciélagos no solo transmitan tales virus entre los murciélagos, ya que de manera accidental pueden alimentarse de los humanos y es teóricamente posible que los nictéridos y estréblidos puedan transmitir Ébola y otros agentes infecciosos con potencial zoonótico (Dick y Miller, 2010).

Spinturnicidae y Spelaeorhynchidae: Ácaros obligados de los murciélagos

En cuanto a los arácnidos, los ácaros representan el grupo con mayor diversidad de especies, actualmente se subdividen en dos superórdenes: Acariformes (en el cual se incluyen los órdenes, Trombidiformes y Sarcoptiformes) y Parasitiformes, que incluye a los órdenes: Opilioacarida, Holothyrida, Ixodida y Mesostigmata (Figura 1). Casi todos los ácaros,

parásitos de vertebrados, del orden Mesostigmata pertenecen a la superfamilia Dermanyssoidea (Morand, Krasnov y Poulin, 2006). Los ácaros presentan características como un reducido tamaño, que dependerá sobre todo de la especie, pero en promedio son menores a 1 mm. Presentan distribución cosmopolita; es decir, pueden ocupar ambientes terrestres y acuáticos: marinos, salobres y dulceacuícolas (Pérez *et al.*, 2014).

Figura 1. Ejemplos de especies de los diferentes órdenes. 1, *Neocarus sp.* (Opilioacarida: Opilioacaridae). 2, *Periglischrus iheringi* (Mesostigmata: Spinturnicidae). 3, *Otobius megnini* (Ixodida: Argasidae). 4, *Geckobia leonilae* (Trombidiformes: Pterygosomatidae). 5, *Euphthiracarus sp.* (Sarcoptiformes: Euphthiracaridae). 6, *Dermatophagoides aureliani* (Sarcoptiformes: Pyroglyphidae). Modificado de (Pérez *et al.*, 2014).



Los ácaros han evolucionado de tal forma, que han fusionado su cuerpo en una sola estructura, la cual se conoce como idiosoma. Adultos y estadios ninfales presentan 4 pares de apéndices, a diferencia de las larvas, las cuales únicamente tienen 3; dichos miembros cuentan con 6 artejos (coxa, trocánter, fémur, genua, tibia y tarso) en la mayoría de las especies (Figura 2). Las coxas de los pedipalpos se encuentran fusionadas para conformar la base del gnatosoma, que contiene también a los quelíceros cuya forma es muy variable y que va correlacionada con las funciones de cortar, triturar, aserrar, succionar o picar (Pérez *et al.*, 2014).

Figura 2. Clasificación de artejos en ácaros Mesostigmata. 1, garra. 2, Pretarso. 3, Tarso. 4, Tibia. 5, Genua. 6, Fémur. 7, Trocánter. 8, Coxa (*Periglyphus iheringi*).



El orden Mesostigmata agrupa especies de ácaros con diversas historias de vida y preferencias de microhábitat. Su tamaño va desde los 200 hasta 4500 μm . La mayoría son depredadores de vida libre, mientras que otros son parásitos o simbioses de mamíferos, aves,

reptiles o artrópodos. En la actualidad se cuenta con un registro de 109 familias, 878 géneros y 11424 especies a nivel mundial (Zhang, 2011).

En México se encuentran registradas 50 familias, 158 géneros y 507 especies, lo que se traduce al 4.4% de la riqueza mundial (Pérez *et al.*, 2014). Algunas familias de ácaros Mesostigmata (Chirorhynchobiidae, Spelaeorhynchidae y Spinturnicidae) se asocian exclusivamente a especies de murciélagos (Hoffmann y López-Campos, 2000).

Los ácaros pertenecientes a la familia Spinturnicidae están modificados morfológicamente y cuentan con mejores adaptaciones acorde a un estilo de vida ectoparasitario que cualquier otro grupo. Los espinturnícidos son ectoparásitos hematófagos específicos de los murciélagos y se localizan regularmente en las membranas de las alas y la cola, desde el propatagio hasta el uropatagio (Dick y Patterson, 2006). Hoy en día se tiene registro de aproximadamente 120 especies de espinturnícidos en el mundo, de las cuales 24 se han descrito en Norte América y México (Whitaker y Morales-Malacara, 2005).

En algunos géneros, como *Periglischrus*, *Ancystropus* y *Meristaspis*, las hembras adultas desarrollan un opistosoma muy agrandado y se llegan a encontrar adheridos a la cara, las orejas y lo largo del antebrazo. Las hembras adultas de *Paraspinturnix* solo se han encontrado en la región anal de los murciélagos (Rudnick, 1960). Para facilitar su estancia en las membranas del ala de los murciélagos, los espinturnícidos poseen apéndices largos, gruesos y robustos, además de poseer grandes garras afiladas en forma de gancho, considerando su pequeño cuerpo en forma de diamante (Colín-Martínez y García-Estrada, 2016). Estos ácaros pueden adherirse a las alas de manera muy efectiva, pero al mismo tiempo pueden liberarse de la membrana y correr rápidamente a través de ella. Los espinturnícidos son ninfíparos, por

lo tanto, las etapas de huevo y larva se desarrollan de forma intrauterina, de esta manera las etapas más vulnerables (huevo y larva) se liberan de las presiones asociadas con la estadía permanente en las membranas de las alas, asegurando su éxito parasitario (Colín-Martínez y García-Estrada, 2016). Las hembras depositan a las protoninfas, que posterior a una muda, se convierten en deutoninfas machos o hembras, y que a su vez mudan a adultos. Se desconoce el tiempo necesario para completar el ciclo de vida (Rudnick, 1960).

La familia Spinturnicidae se encuentra en asociación con todos los grupos de murciélagos en el mundo. Los géneros *Meristaspis* y *Ancystropus*, se encuentran exclusivamente en murciélagos del grupo Megachiroptera, mientras que todas las demás especies se encuentran en Microchiroptera (Dick y Patterson, 2006).

Los ácaros que pertenecen a la familia Spelaerhynchidae parecen a simple vista garrapatas, cuentan con un cuerpo blando expandible y una pequeña placa dorsal y ventral. Las placas dorsal y ventral son pequeñas, pero muy esclerosadas, forman parte de un anillo gnatosomal fuertemente esclerosado (Dantas-Torres *et al.*, 2009). Los quelíceros son de quelatos dentados (a diferencia de las garrapatas), son cortos y robustos con dientes muy grandes (Figura 3). Usan sus quelíceros para unirse al tejido del hospedero y, a menudo, el borde anterior del anillo gnathosomal y el primer par de apéndices están incrustados en el tejido (Fain, Anastos, Camin y Johnston, 1967).

Debido a que el extremo anterior de la hembra adulta está típicamente incrustado en el hospedero, la ubicación de la abertura genital se posiciona de forma única cerca del ano, contrario a la posición anterior más estándar de la mayoría de los ácaros Mesostigmata. Al

igual que los espinturnícidos, también son ninfíparos, pasando las etapas de huevo y larva dentro de la hembra (Fain *et al.*, 1967).

Figura 3. Vista dorsal y ventral de ejemplares hembra de ácaros *Spelaeorhynchus precursor*, encontrados en *Artibeus jamaicensis*.



Actualmente no se cuenta con registros de ejemplares machos. Se les puede encontrar fuertemente adheridos al trago de la oreja de los murciélagos. Se conocen 7 especies de esta familia a nivel mundial, para el caso de México solo se han registrado dos especies (Whitaker y Morales-Malacara, 2005).

Para definir el grado de especificidad parasitaria Herrin y Tipton (1967) desarrollaron una nomenclatura que explica como son las relaciones parásito-hospedero y los diferentes grados de especificidad que representan:

Monoxena: Especie parásita que se asocia a una sola especie de hospedero.

Estenoxena: Especie parásita asociada a dos o más especies de hospederos de un mismo género.

Oligoxena: Especie parásita que se asocia a dos o más especies de la misma familia de hospederos.

Polixena: Especie parásita que se encuentra en más de dos especies del mismo orden.

Sinoxena: Dos o más especies parásitas que pertenecen a un mismo género y se encuentran en la misma especie de hospedero al mismo tiempo.

Eurixena: Especie parásita que se asocia a dos o más especies de hospederos de diferente orden.

Dípteros específicos de los murciélagos (Streblidae y Nycteribiidae)

Dependiendo del grupo taxonómico, los ectoparásitos que presentan los murciélagos pueden ser específicos de los diferentes hospederos, esto sucede con los estréblidos, por otro lado, se encuentran ectoparásitos menos especializados, como las garrapatas, excepcionalmente ambos pueden establecerse en otros mamíferos, incluso en seres humanos (Estrada y Sánchez-Acedo, 1998; Szőke y Hornok, 2016).

Los dípteros de las familias Nycteribiidae y Streblidae son por mucho, los ectoparásitos más abundantes y mejor adaptados de los murciélagos (Dittmar, Porter, Murray y Whiting, 2006) revisar figura 4 y 5.

Figura 4. Micrografías de estréblidos. A, *Aspidoptera phyllostomatis*. B, *Nycterophilia* sp. C, *Megastrebla gigantea*. D, *Megistopoda aranea*. Modificado de (Dick y Dittmar, 2014).

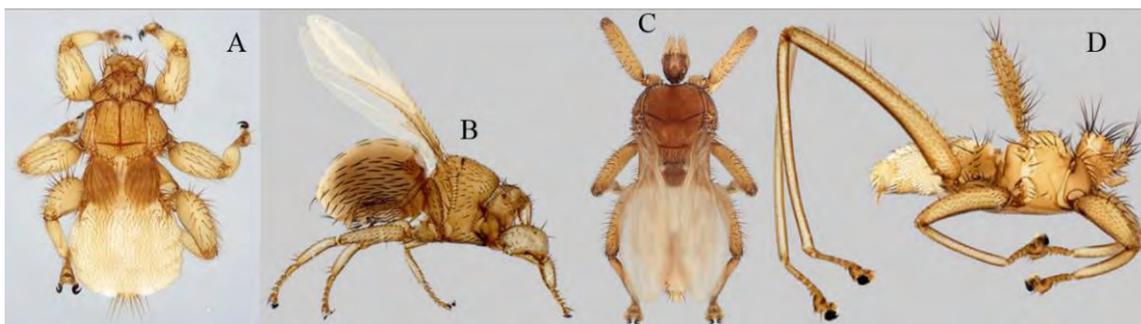


Figura 5. Micrografías de nycterfbidos. A, *Basilia carteri*. B, *Archinycteribia octophthalma*. Modificado de (Dick y Dittmar, 2014).

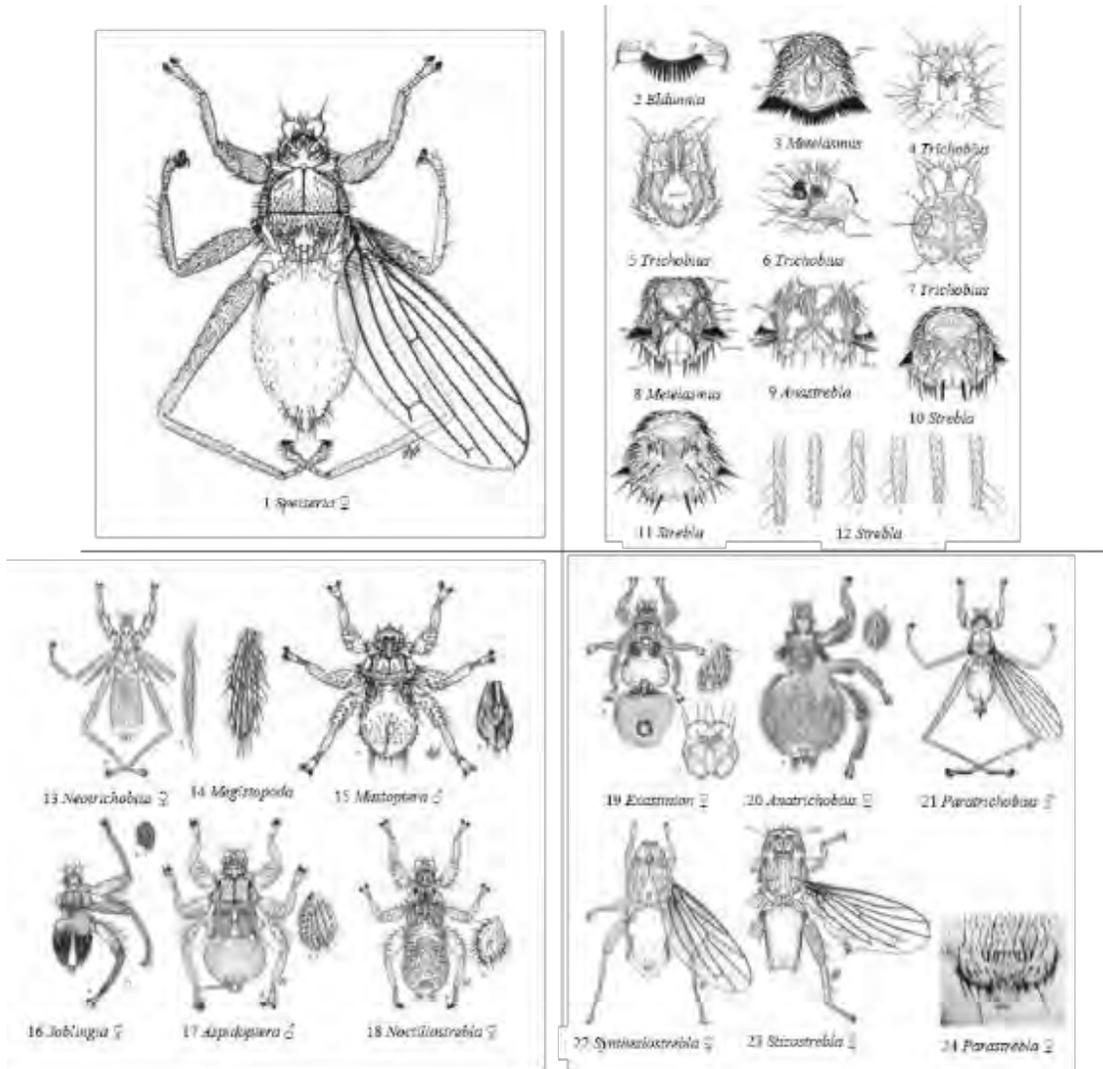


Algunas especies pertenecientes a la familia Streblidae muestran una tendencia hacia el mesoparasitismo (Linhares y Komeno, 2000). Los registros fósiles más antiguos que se tienen de la familia Streblidae datan de hace más de 15 millones de años (Poinar y Brown, 2012). La posición taxonómica de las familias hermanas Nycteribiidae y Streblidae es controvertida y se acepta la clasificación en la que las ubican en la superfamilia Hippoboscoidea, anteriormente conocida como Pupipara (Yeates y Wiegmann, 1999).

Además, se han reconocido 5 subfamilias, cada una con un rango geográfico claramente delimitado: Nycterophiliinae (2 géneros, 6 especies), Streblinae (4 géneros, 35 especies) y Trichobiinae (20 géneros, 115 especies) están restringidas al Nuevo Mundo, revisar figura 6

(Dick y Miller 2010), mientras que los Brachytarsininae (4 géneros, 52 especies) y Ascodipterinae (3 géneros, 21 especies) solo se encuentran en el Viejo Mundo (Dick y Dittmar, 2014).

Figura 6. Géneros de dípteros de la familia Streblidae del Nuevo Mundo. Modificado de (Brown *et al.*, 2009).



Son moscas de hábitos hematófagos, pequeñas, de color café claro, con una longitud corporal aproximadamente de 1.5-2.5 mm, aunque algunas especies de estreblidos como *Mastoptera minuta* pueden ser extremadamente pequeñas (0.73 mm) o tan grandes como *Joblingia schmidti* de aproximadamente 5.5 mm (Dick y Miller, 2010; Wenzel, 1976).

Las hembras generalmente son un poco más grandes que los machos. En ambos sexos la cabeza, tórax, abdomen y apéndices se encuentran recubiertos por una gran cantidad de sedas de importancia taxonómica, que varían en cuanto a tamaño y forma (Wenzel, 1976).

Estos dípteros, presentan un cuerpo aplanado dorsoventralmente (Streblinae), aunque puede variar de acuerdo con la especie, desde aplanados lateralmente (Nycterophiliinae) (Reeves, Loftis y Beck, 2013) hasta no comprimidos (Trichobiinae). Los ojos generalmente están reducidos en tamaño y pueden ser de facetas simples o compuestas, la cabeza de algunas especies (Streblinae) cuentan con un característico ctenidium ventral. El tórax varía en formas, en general presentan una sutura mediana longitudinal y una sutura transversal del escutelo. Los apéndices varían en longitud, grosor y forma, se pueden observar desde cortos y fuertes, hasta delgados y alargados. La tibia no cuenta con espolones apicales y las garras son grandes y afiladas. Presentan un abdomen extensamente membranoso, que corresponde a una reducción o pérdida de escleritos (Dick y Miller, 2010). Con base en el desarrollo de las alas se pueden clasificar en: Macrópteros, estenópteros, braquípteros y ápteros (Dick y Miller, 2010; Dick y Dittmar, 2014).

Se conoce muy poco acerca de los ciclos de vida de las moscas de los murciélagos. El conocimiento se limita solo a algunas especies y se generaliza para el resto de las especies. En general, todas las moscas de murciélago se reproducen a través de la viviparidad (Dick y Patterson, 2006), en la cual los huevos se fecundan internamente y todas las etapas larvales se desarrollan dentro de la hembra, y se alimentan a través de glándulas internas especializadas. Las larvas mudan dos veces dentro de la hembra, y las hembras grávidas depositan una única larva terminal (Larva III) en el suelo del refugio de los hospederos. Una vez depositada, la larva (denominada prepupa) comienza la formación de la pupa. Después

de una etapa de pupa que dura aproximadamente 4 semanas (Ching y Marshall, 1968), una mosca adulta eclosiona y debe localizar y parasitar a un hospedero potencial.

El estudio más detallado sobre ciclo de vida es el de *Megistopoda aranea* (Streblidae). En esta especie, las prepupas se depositan en el refugio, cerca de los murciélagos. Después de 23 días, eclosiona el adulto y localiza a su hospedero para alimentarse de sangre y en seguida reproducirse. Además, minutos después de que las hembras depositan las prepupas, buscan al macho para reproducirse. El intervalo de tiempo entre deposiciones sucesivas de prepupas es de aproximadamente 10 días (Overal, 1980). El ciclo de vida de estos dípteros fortalece la asociación obligada con los murciélagos, ya que las etapas vulnerables inmaduras se desarrollan sobre el hospedero, sin que este se percate de ello.

Como tal, el hospedero a menudo se considera el "hábitat" del parásito. El propio cuerpo del hospedero proporciona una amplia gama de estímulos ambientales y recursos para el parásito y juega un papel importante en la configuración de la historia de vida, la ecología y el comportamiento del parásito. Además, el hábitat afecta la dinámica de poblaciones de parásitos, ensambles o interacciones a nivel de la comunidad entre múltiples especies de parásitos (Patterson, Dick y Dittmar, 2007, 2008). En consecuencia, la distribución geográfica de las especies de estréblidos es similar a la de sus especies hospederas. Actualmente no existen registros verificados de la presencia de especies de estréblidos asociados a una especie de hospedero fuera del rango de distribución de esta (Dick y Miller, 2010).

Los ectoparásitos también son reconocidos como importantes bioindicadores, ya que muchos son sensibles al tipo de hábitat del hospedero (Mackenzie y Hemmingsen, 2014). Los

murciélagos hospederos pueden infestarse a diferentes intensidades por un parásito particular dependiendo no sólo de las características del hospedero, sino también del hábitat y del tipo de refugio (Krasnov *et al.*, 1997; Mackenzie y Hemmingsen, 2014).

Los ectoparásitos están influenciados por el ambiente en el que se encuentran. Aunque la diversidad de parásitos es muy alta y su distribución es a nivel mundial, nuestra comprensión de los efectos ambientales implicados en las dinámicas parásito-hospedero se limita a los hábitats acuáticos (King *et al.*, 2007; Valtonen, Holmes, Aronen y Rautalahti, 2003). Recientes trabajos han estudiado el efecto de la perturbación antropogénica en ecosistemas terrestres, sin embargo, el conocimiento actual se basa en el estudio de endoparásitos (Cottontail, Wellinghausen y Kalko, 2009; Mbora y McPeck, 2009), dejando un gran hueco en cuanto a lo que se conoce respecto a los ectoparásitos. Es imperativo investigar los efectos del ambiente (clima y perturbación antropogénica) en las comunidades de ectoparásitos en hábitats terrestres, ya que los ectoparásitos ejercen presiones selectivas importantes sobre la evolución de sus hospederos (Lehmann, 1993; Stanko, Krasnov y Morand, 2006).

JUSTIFICACIÓN

Los inventarios faunísticos de artrópodos son necesarios para conocer la riqueza, abundancia y diversidad de especies, entender la distribución y profundizar en el estudio de la relación vector-hospedero-parásito, así como para el entendimiento de sus relaciones filogenéticas, evolutivas y ambientales. Esto permite establecer un marco teórico y metodológico para investigaciones multidisciplinarias que tengan como objetivo generar programas de vigilancia epidemiológica y consecuentemente, medidas que permitan prevenir y controlar enfermedades transmitidas por artrópodos vectores, potencialmente zoonóticas, acordes a los sistemas biológicos, sociales y económicos de cada región.

HIPÓTESIS

La composición de las comunidades de ectoparásitos asociadas a murciélagos se modifica acorde a la transformación del paisaje ligada a actividades agropecuarias.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar la diversidad y composición de comunidades de ectoparásitos asociados a murciélagos en diferentes tipos de paisajes agropecuarios del estado de Veracruz.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Realizar la captura de murciélagos en sitios con diferentes grados de transformación agropecuaria del paisaje en Tlapacoyan, Martínez de la Torre, Úrsulo Galván, Puente Nacional y San Andrés Tuxtla.
- Capturar a los ectoparásitos presentes en los murciélagos.
- Identificar taxonómicamente los ejemplares de ectoparásitos capturados.
- Calcular la diversidad y composición de comunidades de ectoparásitos asociados a murciélagos en los diferentes paisajes agropecuarios.
- Determinar las especies hospederas mejor representadas en la comunidad de murciélagos capturados.
- Calcular la diversidad y composición de las comunidades de ectoparásitos asociadas a las especies hospederas mejor representadas en los diferentes paisajes agropecuarios.

MATERIAL Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

El trabajo se desarrolló en el centro y sur del estado de Veracruz, la ubicación geográfica del estado ofrece un entorno de características tropicales, que se modifican en gran parte por la influencia de las cadenas montañosas, principalmente en el oeste. Por lo tanto, los climas varían de muy calientes a muy fríos. La precipitación oscila entre 500 mm por año en algunos lugares del norte y alrededor de 4000 mm en el sur (Estrada, Equihua, Castillo y Rojas, 2015). Se distinguen dos épocas: Época seca, que va de marzo a mayo con una precipitación menor a 100 mm por mes. Una época de lluvias, de junio a febrero con precipitaciones superiores a 200 mm por mes. Esta variación ambiental hace que Veracruz sea uno de los estados biológicamente más diversos del país. Casi todos los tipos de vegetación descritos para México se encuentran aquí (Rzedowski, 2006).

Las localidades de trabajo estuvieron conformadas por los municipios de Tlapacoyan, Martínez de la Torre, Úrsulo Galván, Puente Nacional y San Andrés Tuxtla.

Martínez de la Torre se encuentra localizado en la zona centro-norte ($20^{\circ} 03' 58''$ N, $97^{\circ} 02' 36''$ O). Está limitado al suroeste por los municipios de Nautla y Misantla, al sur por el municipio de Atzalan, al sureste por el municipio de Tlapacoyan, al este por una parte del estado de Puebla y al norte por el municipio de Tecolutla. Cuenta con una superficie de 746 km² y su altitud sobre el nivel del mar, dependiendo el sitio, va de 64.76 a 152 m s.n.m. Se encuentra registrado en AF; es decir, con un clima tropical húmedo (García, 2004). La temperatura máxima es de 36°C, la media de 24.4°C y la mínima es de 15.3°C, con un promedio de precipitación pluvial anual de 2086.3 mm (Rzedowski, 2006).

De acuerdo con su conformación topográfica, se aprecian en mayor parte, terrenos planos, con ligeros declives y prominencias, aunque también existen propiedades sumamente bajas, cercanas a la zona costera, los esteros y los ríos; hay algunos sitios con lomas y terrenos pedregosos aledaños al municipio de Tlapacoyan, Misantla, y hacia los límites con el estado de Puebla.

Puente Nacional es la cabecera del municipio homónimo, ubicado en el centro del estado de Veracruz, $19^{\circ} 17''$ N y $96^{\circ} 26''$ O, a una altitud aproximada de 40 m s.n.m. El municipio limita con los de Actopan, La Antigua, Paso de Ovejas, Úrsulo Galván y el Puerto de Veracruz. Esta jurisdicción tiene una superficie de 133,13 km², cifra que representa un 0,46% total del estado y se comunica por las carreteras federales 140 Veracruz-Puebla vía Xalapa y 180 Veracruz-Tampico, además de la carretera federal secundaria Huatusco-Conejos, que conecta con la zona centro-montañosa del estado, interaccionando con varias brechas de terracería que comunican al interior del municipio con la cabecera municipal.

Es una zona tropical semiárida, presenta un clima cálido-subhúmedo (Aw) en la mayor parte del año (García, 2004), con una precipitación pluvial media anual de 1,200 mm, con lluvias de junio a septiembre, lo que propicia el desarrollo de la ganadería y la agricultura, cuyo principal producto regional es la caña de azúcar (Tablada, Elena, López, Albarado y Cruz, 2008). La vegetación que coexiste en la región son la selva baja caducifolia y vegetación secundaria.

Los Tuxtlas es un macizo de origen volcánico, localizado al sur del estado de Veracruz. Es una sierra aislada de otros sistemas montañosos en la planicie costera del Golfo de México, con un área aproximada de 3,299 km² (Geissert, 2004). La precipitación total anual en la

vertiente atlántica del Volcán San Martín Tuxtla es de unos 4,000 mm. El clima es cálido y húmedo, las temperaturas anuales oscilan entre un mínimo de 18.3 °C y un máximo de 25.1 °C (Lira-Noriega, Guevara, Laborde y Sánchez-Ríos, 2007).

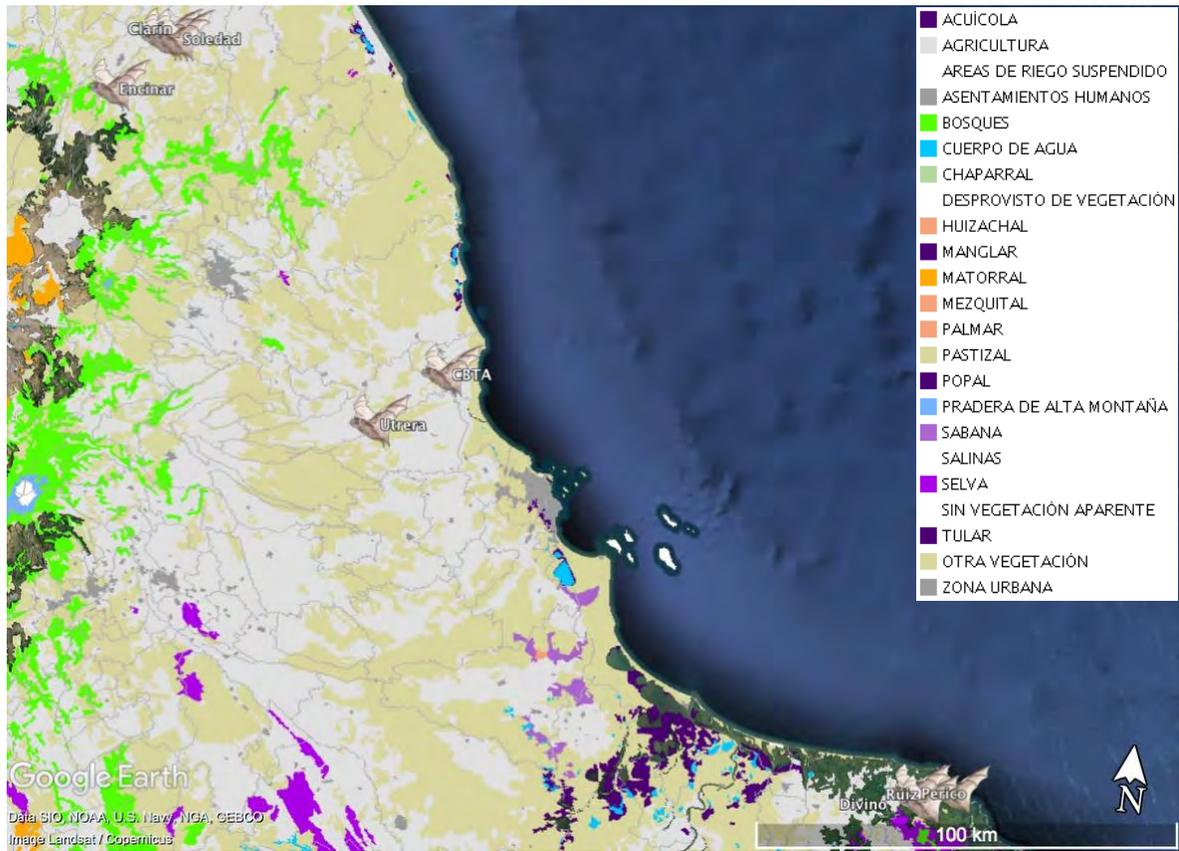
La región de Los Tuxtlas, que comprende los municipios de Santiago Tuxtla, San Andrés Tuxtla, Catemaco, Soteapan, Mecayapan, Tatahuicapan de Juárez, Pajapan y Ángel R. Cabada contaba con aproximadamente 250,000 ha de selva en la década de los 50's, sin embargo, en el periodo entre 1960 y 1980 se redujo a 40,000 ha, debido al establecimiento de asentamientos humanos y las actividades agropecuarias (Dirzo, 1991). La extensión de los potreros en la sierra de Los Tuxtlas en 1991 era de 160,507 ha (Lira-Noriega *et al.*, 2007), aproximadamente 48% de la superficie total de la sierra.

Sitios de estudio

Los sitios de muestreo se ubican en los municipios de Tlapacoyan, Martínez de la Torre, Úrsulo Galván, Puente Nacional y San Andrés Tuxtla. Consta de ocho unidades de producción pecuaria con ganado de doble propósito y producción de carne en pastoreo (Figura 7).

Las unidades de producción presentan un gradiente de transformación en cuanto al tipo de paisaje, en general, se encuentran establecidos bajo un sistema ganadero de pastoreo: monocultivo o pastizal inducido, silvopastoril y acahual. Se cuenta con tres sitios de tipo pastizal, dos de tipo silvopastoril y tres establecidos en acahuales con vegetación secundaria.

Figura 7. Ubicación de los diferentes sitios de muestreo, utilizando la capa de uso de suelo y vegetación serie V 1:250000 (INEGI, 2013).



Clarín (Pastizal 1)

El primer sitio se ubica en el Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Ganadería Tropical (CEIEGT). Localizado a $20^{\circ} 02' 03''$ N, $97^{\circ} 06' 14''$ O, el cual forma parte del municipio de Tlapacoyan (Figura 8). En el centro destacan los potreros establecidos por pastizales introducidos, lo que lo ubicó en la categoría de “pastizal” en la capa de uso de suelo y vegetación (INEGI, 2013). El CEIEGT, conocido como El Clarín, contribuye a la enseñanza, investigación y difusión de la producción ganadera tropical a través de un modelo práctico de producción de bovinos en un sistema de doble propósito, vaquillas F1 para la

producción de leche, ovinos de pelo y especies acuícolas, con base en el aprovechamiento de los recursos tropicales, principalmente los forrajes.

Soledad (Silvopastoril 1)

El rancho La Soledad está ubicado a 20° 02' 08'' N, 97° 04' 39'' O, se localiza en el municipio de Martínez de la Torre y según la capa de uso de suelo y vegetación, se ubica dentro de una zona de "agricultura" (Figura 8). La Soledad es una unidad de producción de bovinos de carne, bajo la dirección del CEIEGT. Cuenta con diferentes sistemas de pastoreo, uno de ellos de tipo silvopastoril, en el que se establece un pastoreo a base de leguminosas arbustivas y gramíneas nativas e introducidas.

Encinar (Acahual 1)

Este sitio se ubica geográficamente 19° 54' 43'' N, 97° 12' 10'' O, consiste en un terreno irregular, compuesto por lomeríos, en el que predomina la vegetación secundaria, junto con áreas de pastizal introducido. Además, presenta parches de bosque tropical conservado. Debido a sus características se clasifica de manera general como un acahual. La categoría que le otorga la capa de uso de suelo y vegetación a la zona que lo rodea es de "pastizal". En el sitio se mantienen algunos bovinos, con los que, recientemente se han comenzado actividades ganaderas, para la producción de bovinos de doble propósito (Figura 8).

Figura 8. Sitios pertenecientes a los municipios de Tlapacoyan y Martínez de la Torre y el tipo de vegetación al que se encuentran asociados (INEGI, 2013).



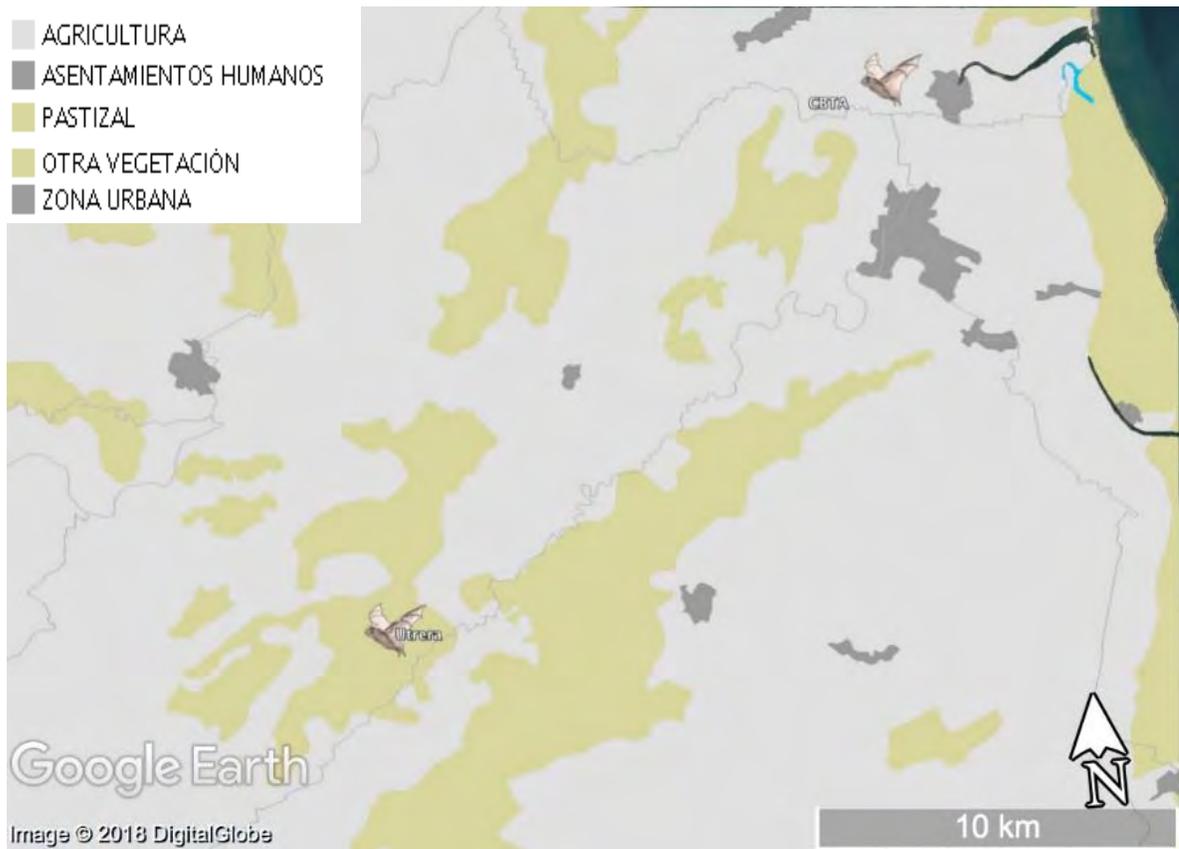
CBTA (Silvopastoril 2)

La principal actividad que se lleva a cabo en el sitio es el pastoreo de tipo silvopastoril, las leguminosas arbóreas que dominan la vegetación presente pertenecen al género *Leucaena*. La capa de uso de suelo y vegetación lo coloca en una zona de “agricultura”. Se localiza a $19^{\circ} 24' 34''$ N, $96^{\circ} 22' 33''$ O, en el municipio de Úrsulo Galván. El predio pertenece al Centro de Bachillerato Tecnológico Agropecuario # 17, se utiliza para alimentar a los bovinos de enseñanza práctica y para el desarrollo de proyectos relacionados con Agronomía (Figura 9).

Utrera (Acahual 2)

Se encuentra en el municipio de Puente Nacional. El sitio se ubica geográficamente a $19^{\circ} 17' 06''$ N, $96^{\circ} 31' 11''$ O. Es un acahual en el que se estableció un hato de 30 bovinos de producción de carne. El terreno es plano y la vegetación está constituida por árboles, arbustos, cactáceas y pastos. Con base en la capa de uso de suelo y vegetación, se sitúa en una zona de “pastizal” (Figura 9).

Figura 9. Ubicación geográfica y tipo de vegetación (INEGI, 2013) de los sitios de muestreo en los municipios de Puente Nacional y Úrsulo Galván.



Perico (Pastizal 2)

Se ubica a $18^{\circ} 39' 42''$ N, $95^{\circ} 12' 55''$ O, en el municipio de San Andrés Tuxtla. El terreno cuenta con grandes extensiones de pastizales establecidos, los alrededores presentan una serie de lomeríos con parches de selva. Se observa rodeado de una zona de “selva” (Figura 10).

Divino (Pastizal 3)

Ubicado en el municipio de San Andrés Tuxtla. Consta de una extensión grande de potreros con praderas establecidas, localizado a $18^{\circ} 38' 32''$ N, $95^{\circ} 11' 36''$ O (Figura 10). Se encuentra rodeado de zonas de selva, tal y como lo indica la capa de uso de suelo y vegetación.

Ruiz (Acahual 3)

La capa de uso de suelo y vegetación de INEGI no cuenta con registros de uso de suelo y vegetación para la zona en la cual se encuentra ubicado el sitio. Se localiza a $18^{\circ} 40' 13''$ N, $95^{\circ} 07' 34''$ O, a 63 m s.n.m. Paisajísticamente está conformado por lomeríos con árboles, arbustos y pastos (Figura 10).

Figura 10. Ubicación geográfica y tipo de vegetación (INEGI, 2013) de los sitios de muestreo dentro de la región de Los Tuxtlas.



Captura de murciélagos

El trabajo de campo se realizó de septiembre a noviembre del 2016, meses que corresponden a la época de lluvia y de marzo a mayo del 2017, correspondiente a la época de secas, en el marco de un proyecto DGAPA – PAPIIT UNAM IV200715 “Sustentabilidad pecuaria: la relación entre la prestación de servicios ecosistémicos (i.e. mitigación de cambio climático, biodiversidad, bienestar animal) y la producción ganadera en el trópico” a cargo del Dr. Francisco Aurelio Galindo Maldonado y el Dr. Gerardo Suzán Azpiri.

Para capturar a los murciélagos se utilizaron ocho redes de niebla de 12 metros de largo por 2.5 metros de altura en cada sitio por noche de muestreo. El esfuerzo de muestreo fue de 4

noches por sitio de muestreo dando un total de 28 horas/red considerando ambas temporadas. La colocación de las redes fue pareada y la distancia mínima entre cada grupo de redes fue de 50 metros para evitar competencia entre ellas. Una vez capturado el individuo se trasladó dentro de un saco de tela de manera individual para posteriormente obtener valores morfométricos y fisiológicos. La identificación hasta nivel de especie se realizó con la guía de campo de Medellín, Arita y Sánchez (2008).

La captura y manejo de los organismos se realizó cumpliendo las directrices de la Sociedad Americana de Mastozoología para el uso de mamíferos silvestres en investigación (Sikes y Gannon, 2011).

Registro y captura de ectoparásitos

Los murciélagos capturados fueron sometidos sistemáticamente a una inspección visual general, con mayor énfasis en regiones como: orejas, propatagio, plagiopatagio, uropatagio para localizar a los ectoparásitos. La captura de los ectoparásitos se llevó a cabo con la ayuda de pinzas entomológicas con los murciélagos *in vivo*. Una vez obtenida la muestra se liberó a cada individuo. Las muestras se colocaron en microtubos de 2 ml con aproximadamente 1.5 ml de alcohol al 70% para fijarlos y conservarlos a temperatura ambiente (Bezerra, de Vasconcelos y Bocchiglieri, 2016).

Identificación de ectoparásitos

En el caso de los dípteros, se mantuvieron en los microtubos con alcohol al 70%. Se seleccionaron los ácaros presentes en las muestras y se sometieron a un proceso de aclarado, separándolos en microtubos con lactofenol a temperatura ambiente, conservando la identificación original de los respectivos hospederos (de Almeida, Gomes y Owen, 2017). El tratamiento con lactofenol duró aproximadamente 45 días. Los ácaros aclarados, se retiraron

de los microtubos y de manera directa se realizó el montaje de estos, el cual consistió en colocar una gota de medio CMC-10 en un portaobjetos, sumergir un ejemplar y cubrirlo con un cubreobjetos. Todas las muestras montadas se colocaron en charolas de metal y se realizó la desecación del medio con ayuda de una incubadora a 50°C durante una semana (Kazak, Döker y Karut, 2017; Neuhaus, Schmid y Riedel, 2017; Taylor, 2014).

Para una mejor conservación de los montajes se realizó el sellado de los cubreobjetos con un anticorrosivo formulado a base de resinas alquidálicas y cromato de Zinc (Neuhaus, Schmid y Riedel, 2017).

La determinación de ectoparásitos se realizó con ayuda de un microscopio estereoscópico y un microscopio óptico, haciendo uso de claves taxonómicas, artículos científicos y tesis para cada grupo de ectoparásitos (Dick y Miller, 2010; Cuxim-Koyoc, Reyes-Novelo, Macswiney y Aguilar-Rodríguez, 2016; Morales-Malacara, 1998; Morales-Malacara *et al.*, 2017; Morales-Malacara, López-Ortega, 2001; Reeves, Loftis y Beck, 2013; Wenzel, 1976). Además, se contó con la asistencia del personal del Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y la colección del Laboratorio de Acarología del Instituto de Biología de la UNAM para la corroboración de la diagnosis de especies.

Análisis de datos

Se estimó la prevalencia, el tamaño de muestra considerado fue el total de individuos de una especie hospedera específica, con un nivel de confianza del 95%. La prevalencia es una medida sencilla de presencia/ausencia de especies de ectoparásitos en una muestra de hospederos clasificados en 2 grupos: parasitados y no parasitados. Además de calcular el número, frecuencia por sexo, y abundancia relativa de los ectoparásitos (Bush, Lafferty, Lotz y Shostak, 1997).

Se consideró a la abundancia relativa como la proporción de individuos de una especie de ectoparásito en particular presente en una población de hospederos, la diversidad como la variabilidad de los individuos presentes en una comunidad y la frecuencia como el número de muestras en las que aparece una especie determinada (Bush *et al.*, 1997).

La descripción de la diversidad de especies se realizó a través del índice de entropía de Shannon con ayuda de la paquetería BiodiversityR en R v. 3.4.3. Los valores más altos suelen estar cerca del valor “5”, lo cual indicaría una alta diversidad de especies (Moreno, Barragán, Pineda y Pavón, 2011).

Con los valores de la diversidad de hospederos y la diversidad de ectoparásitos se calculó el coeficiente de correlación de Pearson, con ayuda de la paquetería Stats en R v. 3.4.3.

Se generaron curvas de rango-abundancia para describir la riqueza y abundancias relativas de las especies de ectoparásitos por sitio de muestreo y por hospederos. A través del cálculo de la pendiente de las curvas de rango-abundancia se obtuvo el grado de uniformidad de las abundancias relativas de las especies de ectoparásitos por tipo de paisaje. Para esto se realizó un análisis de la covarianza o ANCOVA utilizando las paqueterías Stats y BiodiversityR en R v. 3.4.3 (Abella-Medrano, Ibáñez-Bernal, Macgregor-Fors y Santiago-Alarcon, 2015).

Para llevar a cabo el ANCOVA se usó un modelo lineal, para esto se realizó previamente la prueba de Shapiro-Wilk para conocer el tipo de distribución de los datos de abundancia. Debido a que la distribución no fue de tipo normal, se normalizaron los datos transformándolos a logaritmo decimal con ayuda de las paqueterías Stats y BiodiversityR en R v. 3.4.3 (Abella-Medrano *et al.*, 2015).

Se evaluaron las diferencias significativas de las pendientes entre las curvas de rango-abundancia, comparando los sitios por tipo de paisaje a través de la paquetería Stats en R v. 3.4.3 (Abella-Medrano *et al.*, 2015).

La beta diversidad entre las comunidades de ectoparásitos y hospederos de los ocho sitios se cuantificó con el índice de Morisita-Horn, a través de la paquetería Vegan en R v. 3.4.3. Este método cuantitativo expresa la semejanza entre dos muestras considerando la composición de especies y sus abundancias. Se clasifica como un método de similitud/disimilitud (Abella-Medrano *et al.*, 2015; Morisita, 1959).

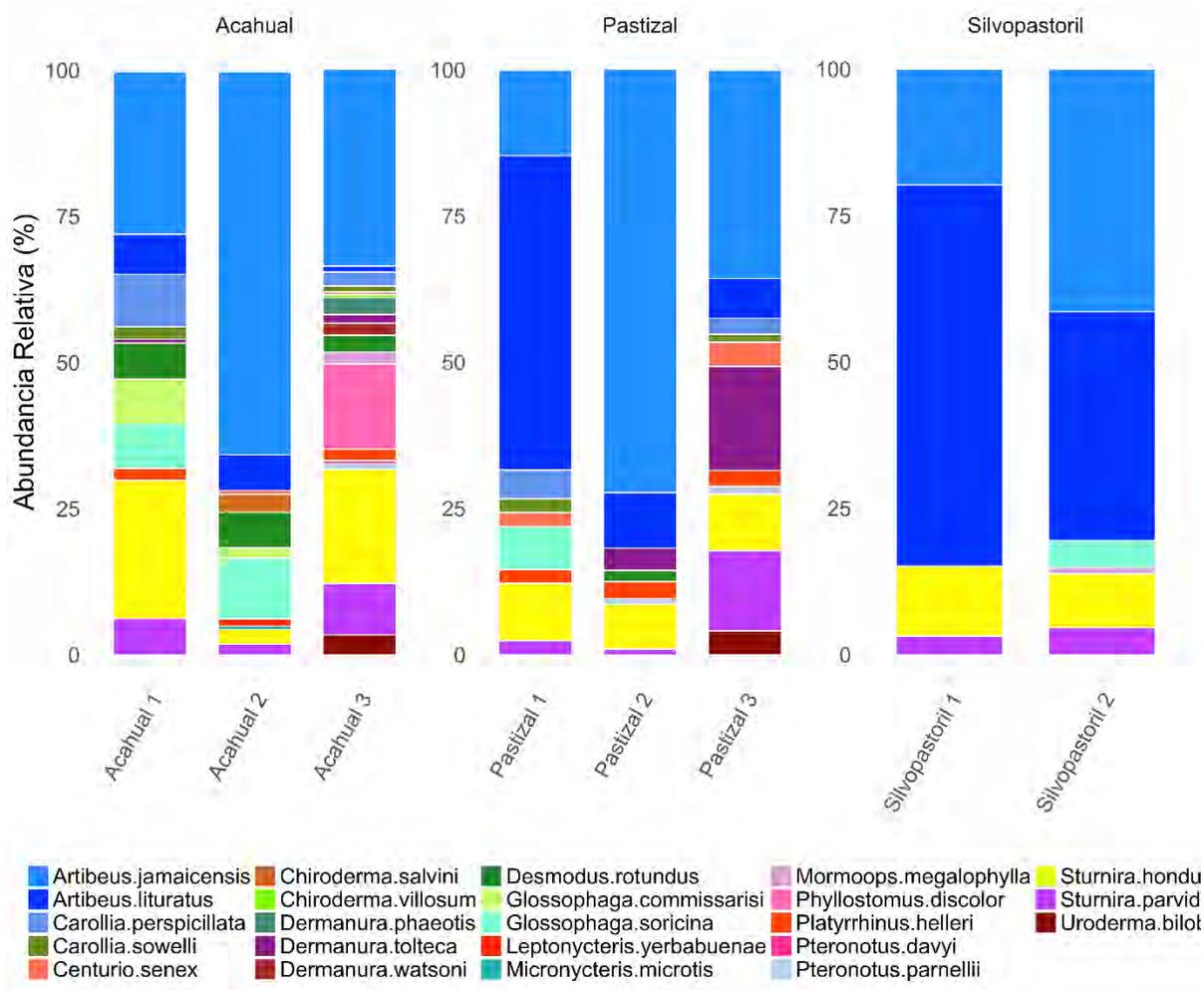
Finalmente, se tomaron los datos de las especies de ectoparásitos más abundantes por especie hospedera, para calcular el coeficiente de correlación de Pearson entre ellas (López-Pérez, 2017)

RESULTADOS

Los murciélagos de este estudio están representados por dos familias, Phyllostomidae y Mormoopidae, con un total de 23 especies, de las cuales las más abundantes fueron *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus* y *Sturnira hondurensis*, además de estar presentes en todos los sitios con los diferentes tipos de paisaje (Figura 11). Se capturaron 944 murciélagos, de los cuales 428 fueron portadores de al menos un ectoparásito; es decir, una prevalencia de murciélagos parasitados del 45.34% (IC 42.16% - 48.51%), revisar anexo 1.

Se realizó la identificación taxonómica de 1433 ectoparásitos, 995 dípteros de la familia Streblidae, 432 ácaros de la familia Spinturnicidae y 6 ácaros de la familia Spelaeorhynchidae. De las tres familias de ectoparásitos obtenidas, se identificaron 35 especies y se generó una fototeca de ejemplares por especie, revisar anexo 4. Las especies más abundantes fueron *Trichobius costalimai* (Streblidae) y *Periglischrus iheringi* (Spinturnicidae). Cabe señalar, que, para el caso de los estréblidos, se registraron especies de las tres subfamilias registradas para el Nuevo Mundo (Anexo 2).

Figura 11. Composición de las comunidades de murciélagos por sitio de muestreo.

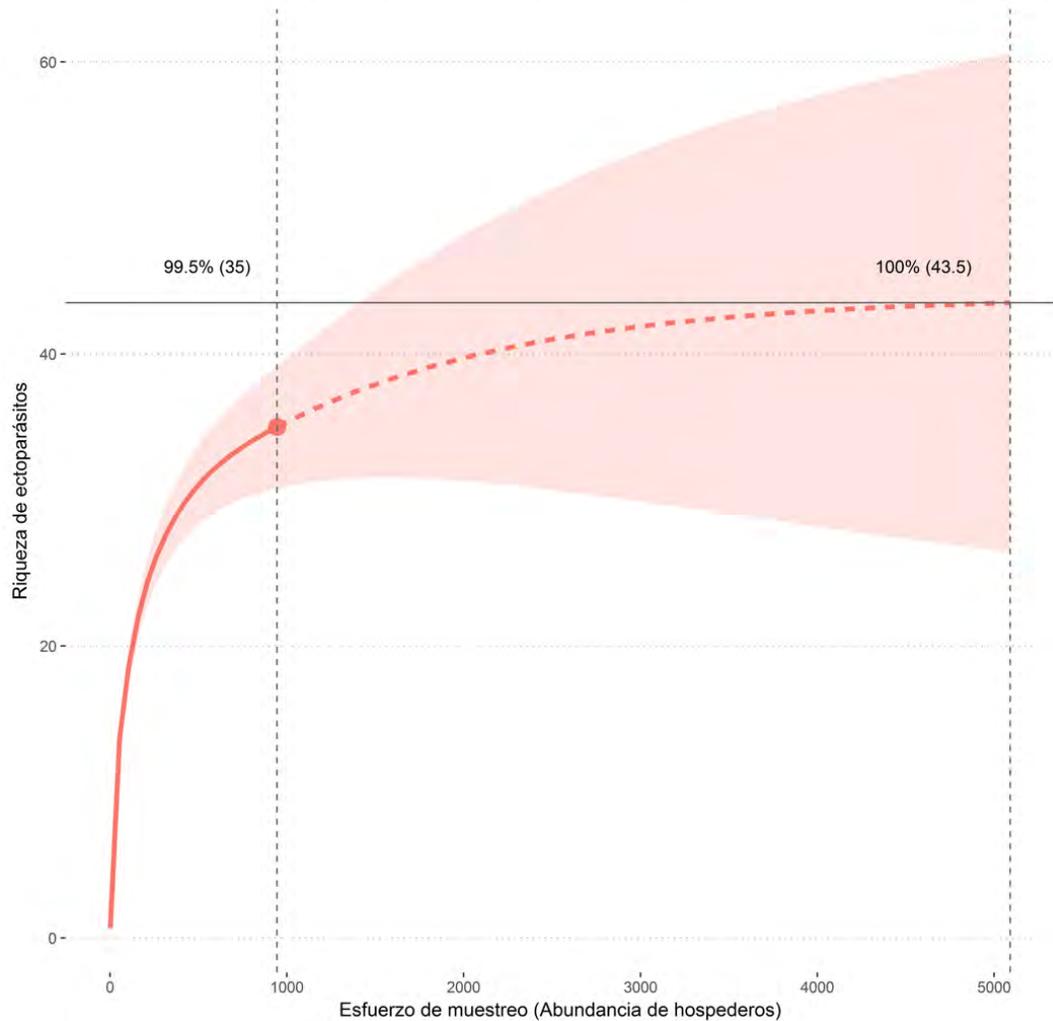


La riqueza de ectoparásitos para la familia Phyllostomidae fue de 32 especies, mientras que para la familia Mormoopidae fue de 4 especies. Las especies hospederas con más asociaciones de ectoparásitos fueron *Artibeus jamaicensis* (13 especies), *Artibeus litiratus* (7 especies) y *Sturnira hondurensis* (8 especies), revisar anexo 2.

El esfuerzo de muestreo de las 35 especies de ectoparásitos representa una cobertura de la riqueza estimada de 99.5% (Figura 12). El análisis por tipo de paisaje mostró coberturas similares, 99% en acahual con una riqueza de 31 especies, seguido por los sitios de tipo silvopastoril (96.5%) que corresponde a 15 especies y los de tipo pastizal (94.8%) con 17

especies de ectoparásitos. Tanto la curva de acumulación de especies de ectoparásitos general como las curvas de los diferentes paisajes tienden a alcanzar la asíntota (Anexo 5).

Figura 12. Curva de acumulación y extrapolación de especies de ectoparásitos basada en los 1433 ejemplares.



El esfuerzo de muestreo está dado por la abundancia de los murciélagos (944 capturados). La línea roja representa la curva de acumulación de especies de ectoparásitos, el punto rojo la riqueza = 35 especies en 944 murciélagos capturados. Se presentan los números de tamaño de muestra necesarios para obtener una cobertura del 100%, dando una riqueza estimada de 43 especies de ectoparásitos con más de 5000 murciélagos.

En cuanto a la riqueza, tanto de especies de murciélagos, como de ectoparásitos, el sitio con los valores más altos fue el rancho llamado “Ruiz” (Acahual 3), ubicado en la región de Los Tuxtlas, además de ser el sitio con mayor diversidad de hospederos (Cuadro 1).

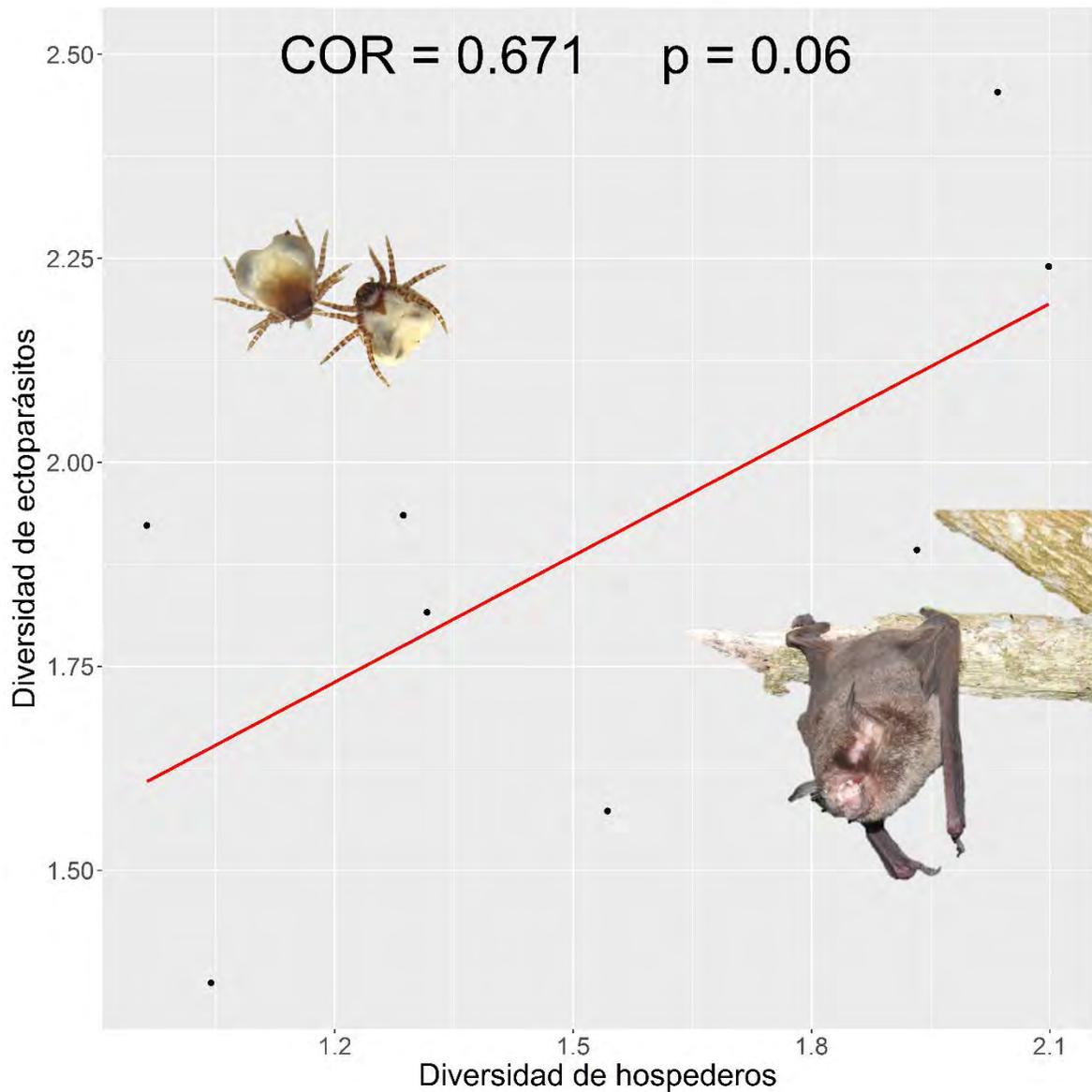
El sitio con el valor más alto para la diversidad de especies de ectoparásitos fue la unidad de producción Acahual 1 (Cuadro 1).

Cuadro 1. Resultados del análisis de la diversidad de ectoparásitos por tipo de paisaje. Se indican los valores de riqueza y diversidad a través del índice de Shannon.

Sitio	Riqueza de especies		Diversidad de especies (Shannon)	
	Murciélagos	Ectoparásitos	Murciélagos	Ectoparásitos
Pastizal 1	9	7	1.54	1.57
Pastizal 2	8	10	1.04	1.36
Pastizal 3	11	12	1.93	1.89
Silvopastoril 1	4	10	0.96	1.92
Silvopastoril 2	6	11	1.28	1.93
Acahual 1	11	20	2.03	2.45
Acahual 2	11	16	1.31	1.81
Acahual 3	18	23	2.09	2.24

A través del cálculo del coeficiente de correlación de Pearson, se obtuvo una relación positiva, con un valor de 0.67 y un nivel de significancia de 0.06 ($t = 2.21$ y $df = 6$) entre los valores de diversidad de especies de hospederos y los valores de diversidad de especies de ectoparásitos por sitio de muestreo (Figura 13).

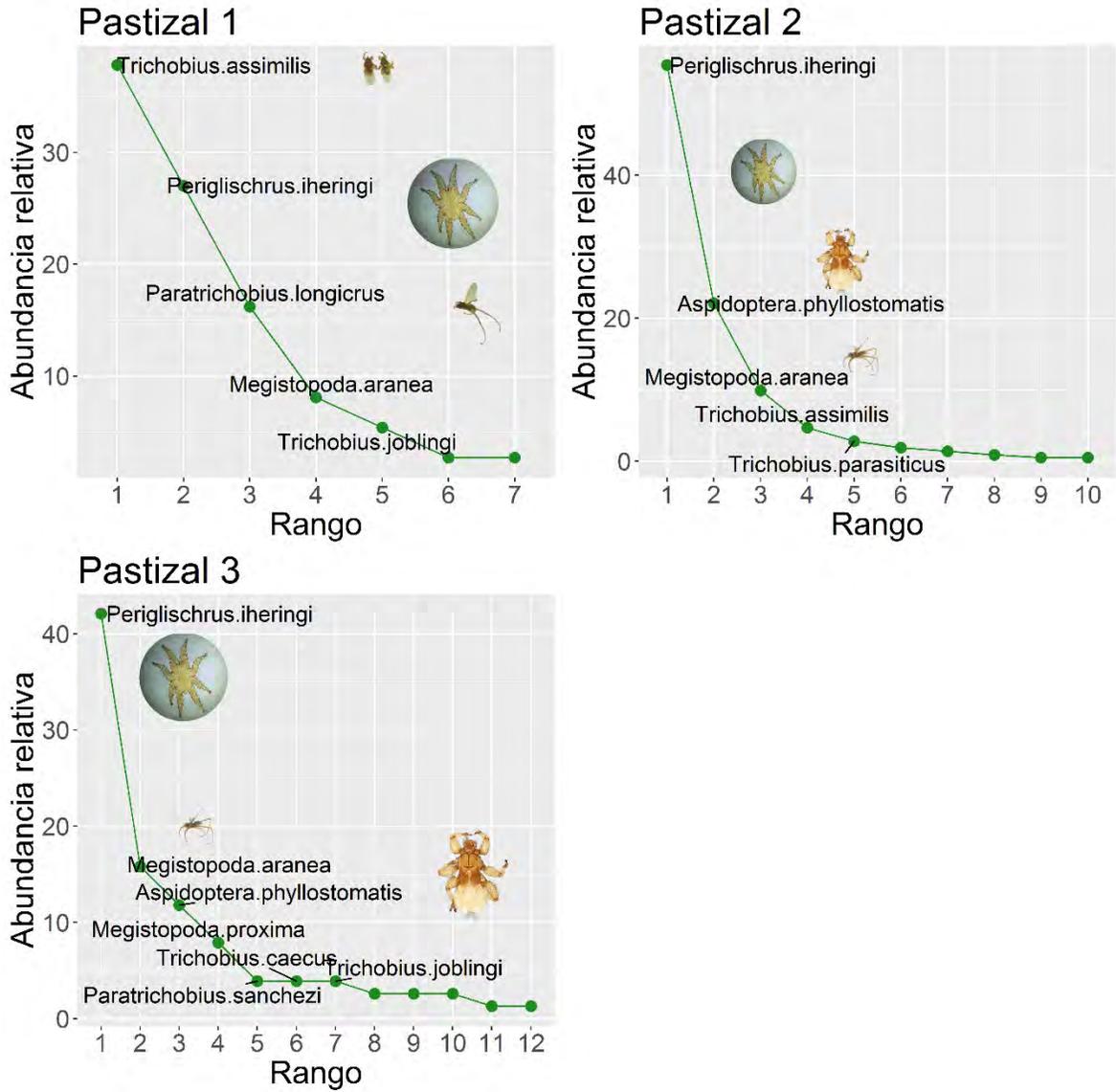
Figura 13. Correlación entre la diversidad de especies de hospederos y la diversidad de especies ectoparásitas.



La línea roja representa el patrón de dirección de la relación entre las variables, en este caso se observa una relación positiva (COR = Coeficiente de correlación, p = Nivel de significancia).

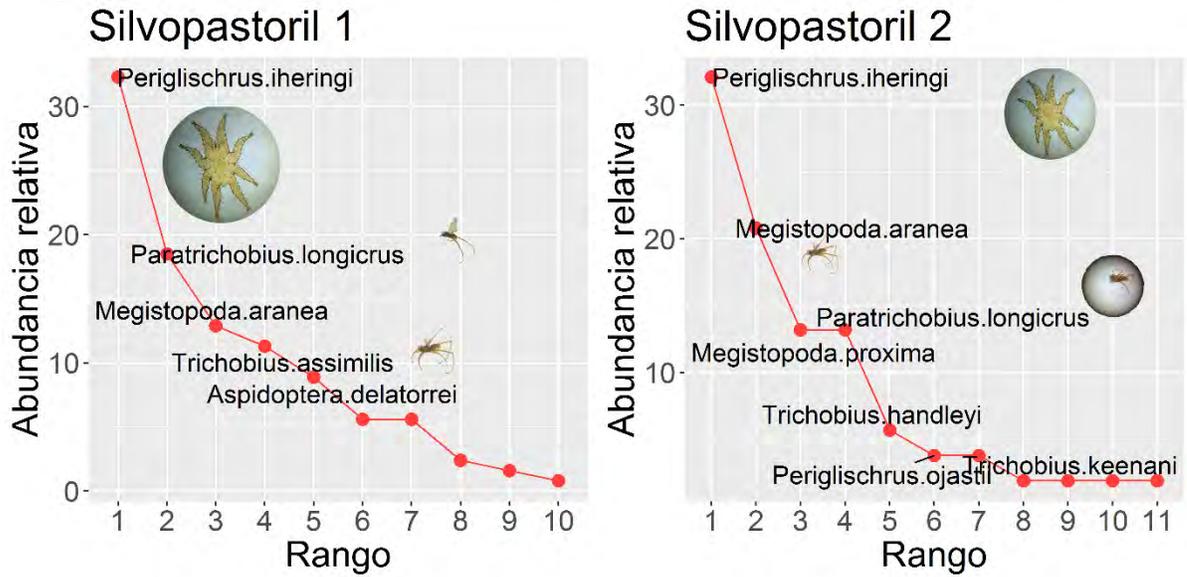
Los sitios con un paisaje de tipo pastizal presentaron un total de 17 especies de ectoparásitos, con una especie exclusiva para este tipo de paisaje, *Paratrichobius dunni* (Figura 14).

Figura 14. Curvas de rango-abundancia de las especies de ectoparásitos en pastizales.



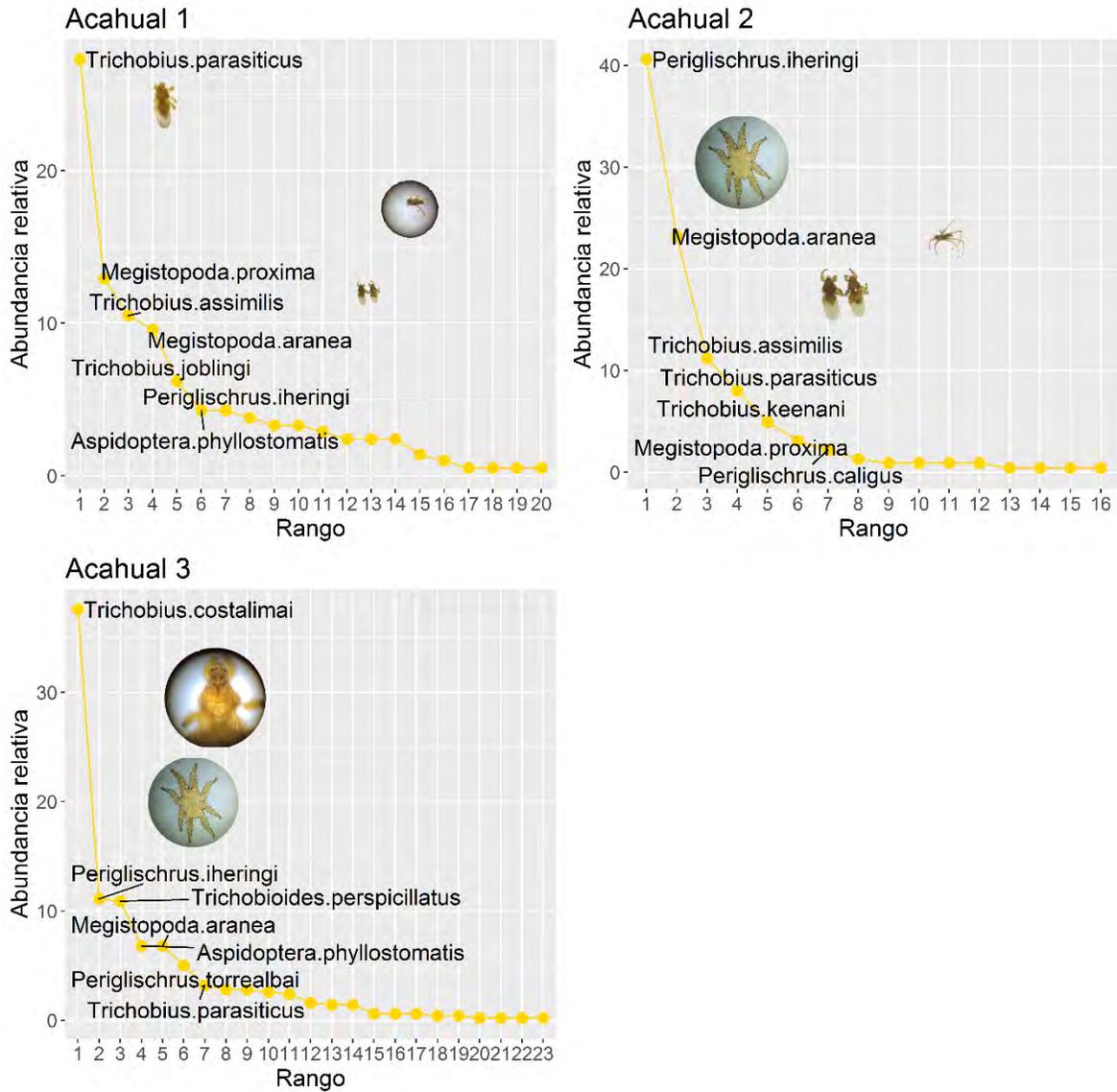
Los sitios con paisajes de tipo silvopastoril presentaron 15 especies. Para estos sitios se registraron dos especies exclusivas, *Nycterophilia mormoopsis* y *Paratrachobius lowei* (Figura 15).

Figura 15. Curvas de rango-abundancia de las especies de ectoparásitos en paisajes de tipo silvopastoril.



Para los sitios conformados por un paisaje dominado por acahual se obtuvo un total de 31 especies y dentro de estas, se encuentran *Anastrebla mattadeni*, *Nycterophilia coxata*, *Trichobius costalimai*, *Trichobius galei*, *Trichobius sphaeronotus*, *Strebla hertigi*, *Strebla harderi*, *Speiseria ambigua*, *Trichobioides perspicillatus*, *Periglischrus caligus*, *Periglischrus torrealbai* y *Spelaeorhynchus precursor*, siendo el tipo de paisaje con mayor número de especies exclusivas y con el valor más alto de riqueza de especies ectoparásitas (Figura 16).

Figura 16. Curvas de rango-abundancia de las comunidades de ectoparásitos en paisajes de tipo Acahual.



De todas las especies hospederas únicamente *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus*, *Sturnira hondurensis* y *Sturnira parvidens* estuvieron presentes en todos los sitios de muestreo. Con base en los valores de abundancia relativa, se consideró a las tres primeras como las mejor representadas en el muestreo. La especie hospedera *Artibeus jamaicensis*

obtuvo los valores más altos en cuanto a la diversidad de especies de ectoparásitos, seguido por *Sturnira hondurensis* y en tercer lugar *Artibeus lituratus* (Cuadro 2).

Cuadro 2. Valores de riqueza y diversidad (Shannon) de especies de ectoparásitos identificados en las especies de murciélagos mejor representadas por sitio y tipo de paisaje.

Sitio	Riqueza de especies			Diversidad de especies (Shannon)		
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Sturnira hondurensis</i>	<i>Artibeus jamaicensis</i>	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Sturnira hondurensis</i>
Pastizal 1	4	3	2	1.16	1.08	0.63
Pastizal 2	5	2	2	1.08	0.67	0.56
Pastizal 3	4	2	3	1.11	0.69	1.09
Silvopastoril 1	5	6	3	1.45	1.21	1.01
Silvopastoril 2	3	4	4	0.85	1.03	1.15
Acahual 1	7	3	6	1.59	0.86	1.29
Acahual 2	7	2	1	1.18	0.33	0
Acahual 3	10	1	4	1.59	0	1.14

Con base en la composición de las comunidades de ectoparásitos de los hospederos mejor representados u hospederos generalistas de hábitat, se obtuvieron especies estenoxenas como *Periglischrus iheringi* (Spinturnicidae) para el caso de los hospederos del género *Artibeus*. Así como especies oligoxenas, como *Megistopoda aranea* (Streblidae), *Megistopoda proxima* (Streblidae), *Aspidoptera phyllostomatis* (Streblidae), y *Trichobius assimilis* (Streblidae). Además de especies sinoxenas del género *Aspidoptera* (Streblidae) para el caso de *Sturnira hondurensis* (Figura 17). La única especie monoxena fue *Spelaeorhynchus precursor* (Spelaeorhynchidae) que únicamente estuvo presente en *Artibeus jamaicensis* (Anexo 3).

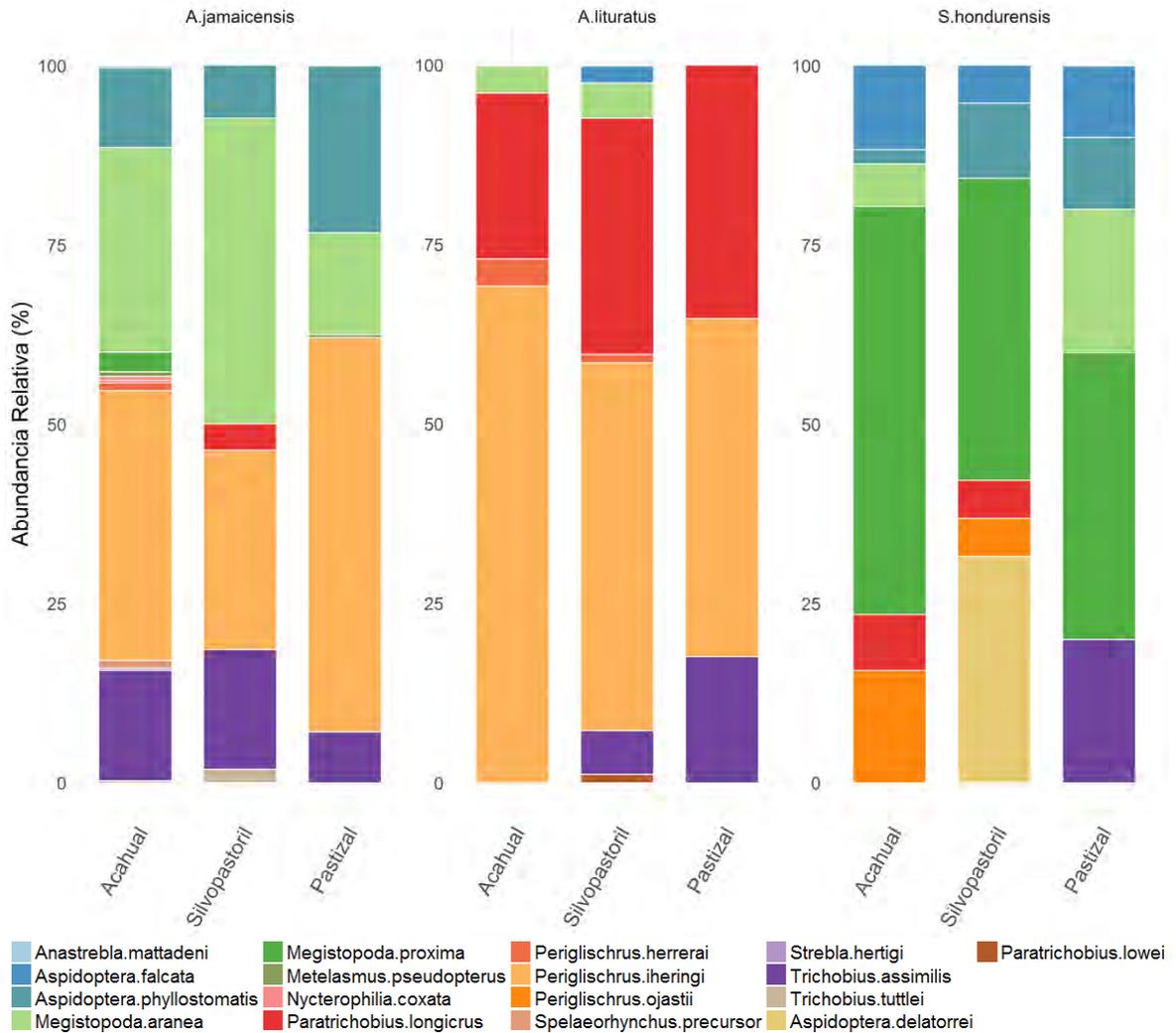
La composición de la comunidad de ectoparásitos para los 209 hospederos de la especie *Artibeus jamaicensis* estuvo integrada por un total de 645 ectoparásitos, que abarcaron tres familias: Streblidae (10 especies), Spinturnicidae (2 especies), Spelaeorhynchidae (1 especie), teniendo la mayor riqueza de ectoparásitos asociados. Las especies más abundantes en los tres tipos de paisaje son *Periglischrus iheringi*, que dominó en acahual y pastizal

(Spinturnicidae), *Trichobius assimilis* (Streblidae) y *Megistopoda aranea* (Streblidae), siendo esta última la más abundante en silvopastoril (Figura 17).

En el caso de la composición de la comunidad de ectoparásitos asociados con la especie hospedera *Artibeus lituratus*, de los 66 hospederos parasitados se obtuvieron 142 ejemplares pertenecientes a dos familias: Streblidae (5 especies) y Spinturnicidae (2 especies). Las más abundantes para los tres tipos de paisaje son *Periglischrus iheringi* (Spinturnicidae), seguida por *Megistopoda aranea* (Streblidae) (Figura 17).

La comunidad de ectoparásitos de los 39 hospederos de la especie *Sturnira hondurensis* estuvo compuesta por 80 ectoparásitos. Abarcaron dos familias: Streblidae (7 especies) y Spinturnicidae (1 especie). *Megistopoda proxima* (Streblidae) fue la más abundante en los tres tipos de paisaje (Figura 17).

Figura 17. Composición de las comunidades de ectoparásitos asociados con *Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus* y *Sturnira hondurensis*.



Para los análisis de covarianza de las curvas de rango-abundancia sólo se consideró a *Artibeus jamaicensis* como especie hospedera, debido a que fue la única que presentó más de una especie de ectoparásito en cada sitio de muestreo.

A través del análisis de covarianza y el modelo lineal construido para las diferentes curvas de rango-abundancia se obtuvieron los valores del estimador de variación (F) y el nivel de significancia (P), los cuales no presentaron diferencias significativas entre los diferentes tipos

de paisaje. Los resultados de la beta diversidad (Morisita-Horn) de las comunidades de ectoparásitos de *Artibeus jamaicensis* muestran una baja disimilitud entre los diferentes sitios y tipos de hábitat (Cuadro 3).

Cuadro 3. Resumen del análisis de covarianza (F = Estimador de variación, P = Nivel de significancia) y valores de disimilitud (Morisita-Horn y Sorensen) de las comunidades de ectoparásitos asociados con *Artibeus jamaicensis* por tipo de hábitat.

Hábitat	Sitio	Diferencia		Beta diversidad
		F	P	Morisita-Horn
Acahual-Silvopastoril	Encinar-Soledad	0.35	0.56	0
Acahual-Pastizal	Encinar-Clarín	0.09	0.76	0
Silvopastoril-Pastizal	Soledad-Clarín	0.49	0.51	0.07
Acahual-Silvopastoril	Ruiz-CBTA	3.42	0.09	0.16
Acahual-Pastizal	Ruiz-Divino	3.6	0.08	0
Silvopastoril-Pastizal	CBTA-Divino	0.17	0.70	0.08

La similitud entre las comunidades resulta más evidente al comparar las curvas de rango-abundancia de los diferentes sitios por tipo de paisaje. Es notorio que las comunidades están conformadas por las mismas especies y en algunos casos, se modifican las abundancias relativas (Figura 18). Podemos observar que para los casos Acahual 3-Silvopastoril 2 y Acahual 3-Pastizal 3, el valor del estimador de variación (F) es relativamente alto, aunque el nivel de significancia no fue <0.05 (Figura 19).

Al comparar la composición de las comunidades de ectoparásitos por tipo de paisaje entre los hospederos generalistas, las comunidades de ectoparásitos de *Sturnira hondurensis* tuvieron valores bajos de disimilitud, agrupándose en el mismo clado (Figura 20). Se obtuvo un patrón similar para el caso de las comunidades de ectoparásitos entre acahual y silvopastoril de *Artibeus jamaicensis* y entre pastizal y silvopastoril de *Artibeus lituratus*. Así mismo, se obtuvo una similitud entre las comunidades de ectoparásitos de *Artibeus lituratus* en acahual y de *Artibeus jamaicensis* en pastizal (Figura 20).

Figura 18. Se observa la comparación de las curvas de rango-abundancia de las comunidades de ectoparásitos en *Artibeus jamaicensis* por tipo de paisaje.

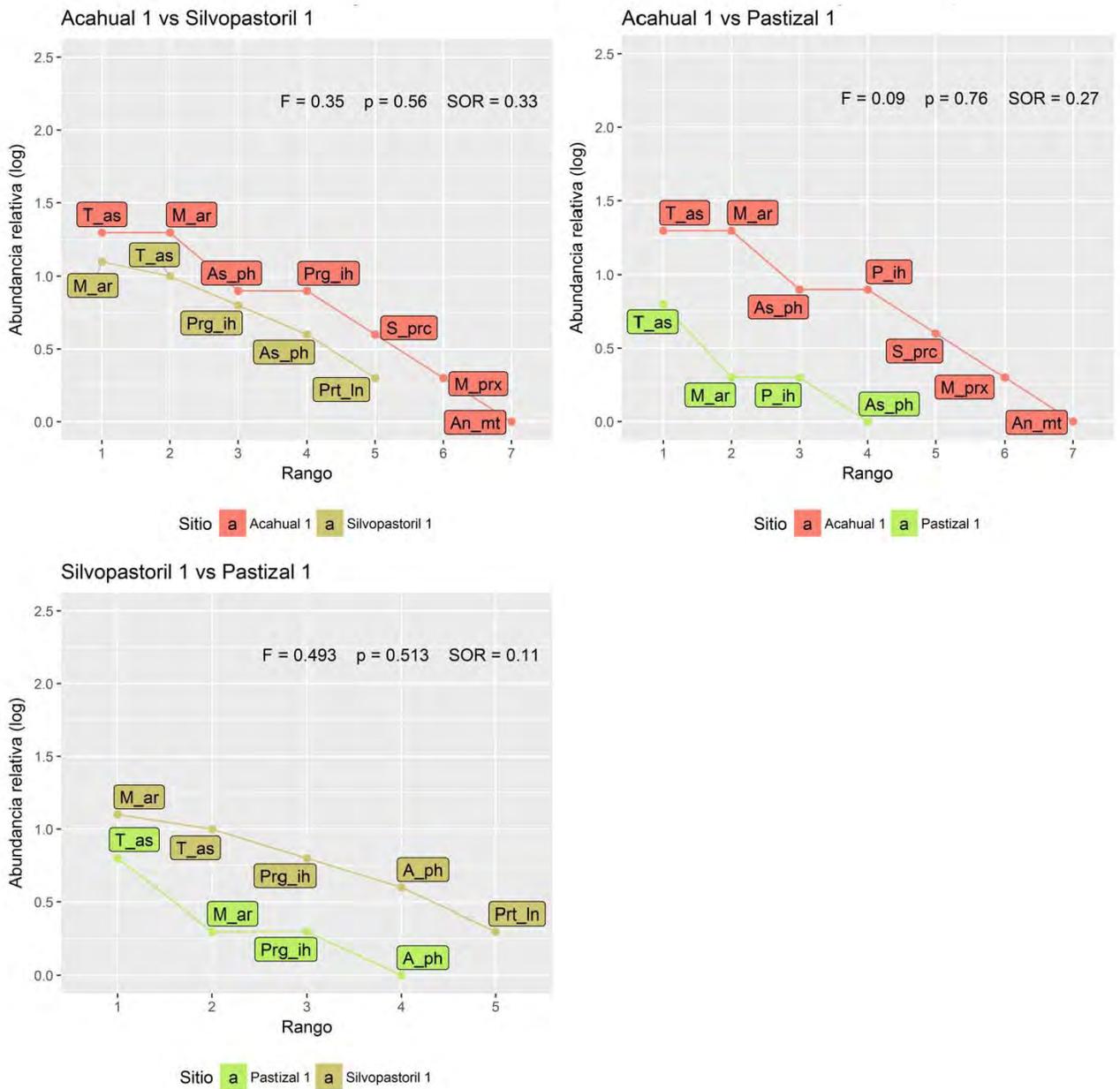


Figura 19. Se muestra la comparación de las curvas de rango-abundancia de las comunidades de ectoparásitos en *Artibeus jamaicensis* de los sitios Acahual 3, Silvopastoril 2 y Pastizal 3.

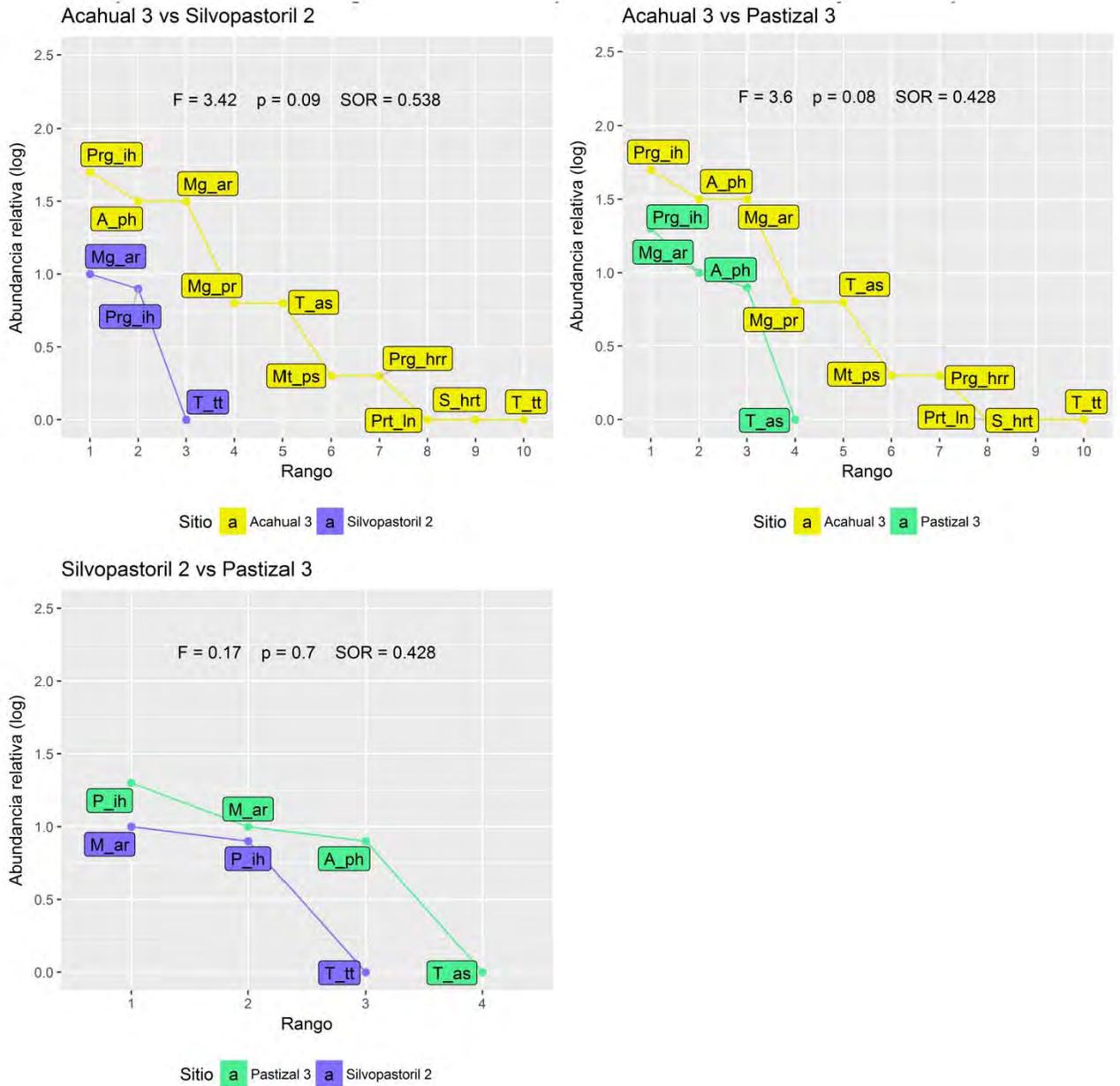
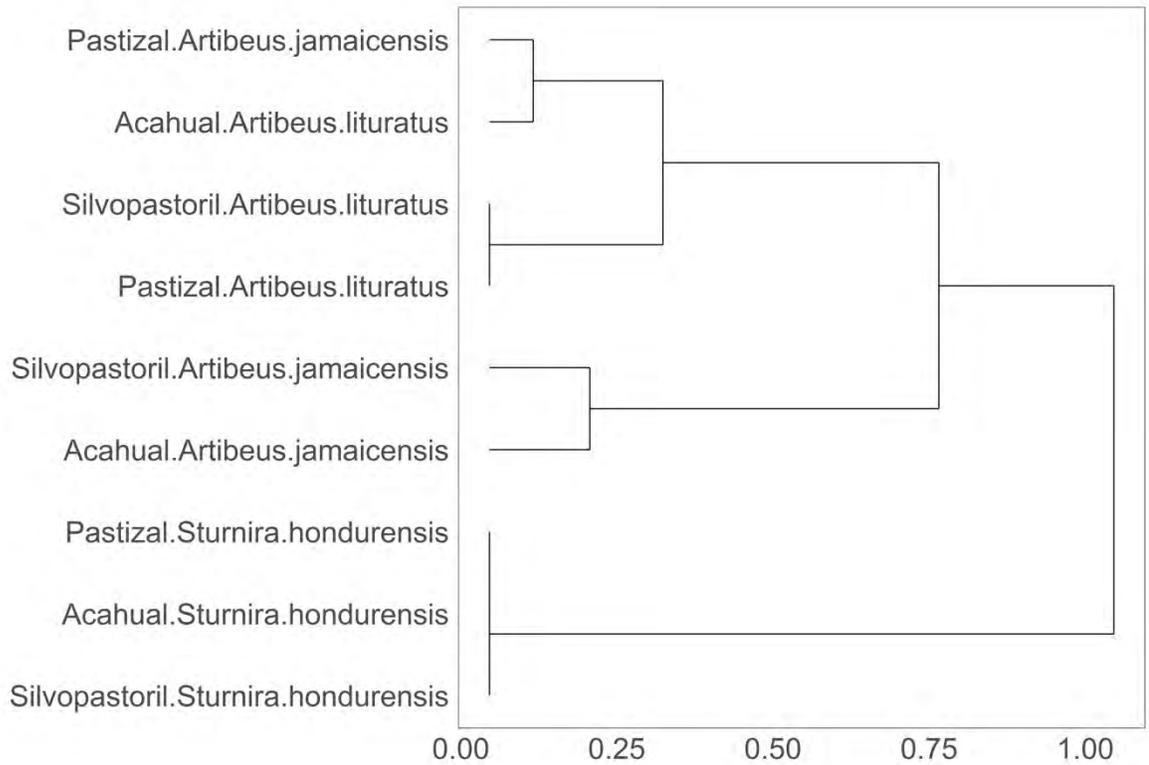


Figura 20. Dendrograma de similitud de Morisita-Horn de las comunidades de ectoparásitos por tipo de paisaje de los tres hospederos generalistas (*Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus* y *Sturnira hondurensis*).



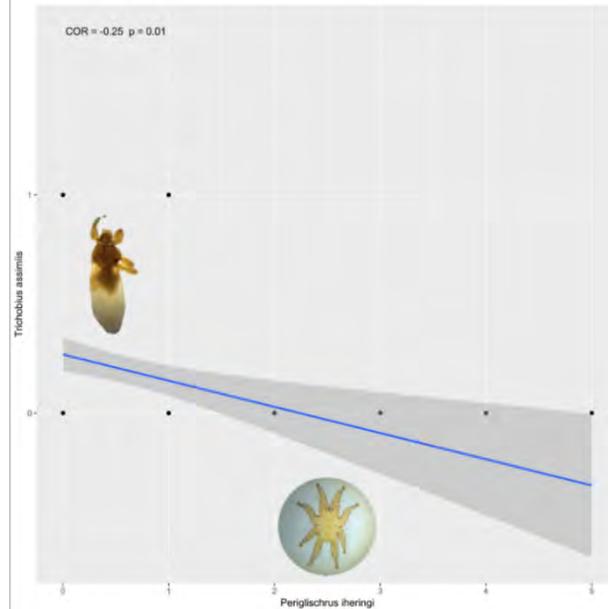
Los valores de disimilitud son bajos entre las comunidades de ectoparásitos por paisaje, por lo tanto, la similitud es alta, resulta evidente para el caso de la especie hospedera *Sturnira hondurensis*.

De los cálculos referentes al coeficiente de correlación de Pearson para las especies más abundantes en la especie hospedera *Artibeus jamaicensis*, se obtuvo una relación negativa estadísticamente significativa entre *Trichobius assimilis* - *Periglischrus iheringi*, con un valor del coeficiente (COR) de -0.25 y un nivel de significancia (P) igual a 0.01 (Figura 21). De igual forma entre *Trichobius assimilis* - *Megistopoda aranea*, se obtuvo un valor de COR = -0.17 y P = 0.02, por lo tanto, fue estadísticamente significativa (Figura 22).

Para la especie hospedera *Artibeus lituratus* se obtuvo una relación negativa significativa entre *Paratrachobius longicrus* - *Periglischrus iheringi*, con un valor de COR = -0.64 y P < 0.01 (Figura 23).

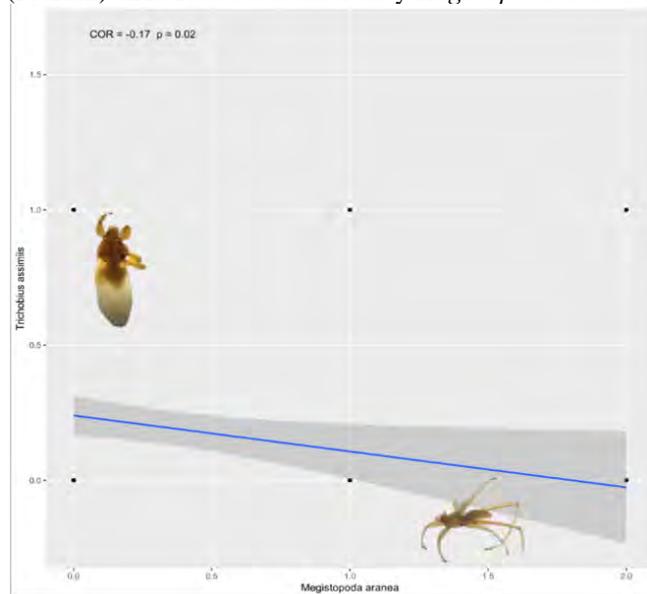
En el caso de *Sturnira hondurensis* resultó una relación negativa significativa entre *Periglischrus ojasii*-*Megistopoda aranea* con un valor de $COR = -0.63$ y $p < 0.01$ (Figura 24) y *Megistopoda aranea*-*Megistopoda próxima* con un valor de $COR = -0.42$ y $P = 0.03$, considerada estadísticamente significativa (Figura 25).

Figura 21. Correlación (Pearson) entre *Trichobius assimilis* y *Periglischrus iheringi* en *Artibeus jamaicensis*.



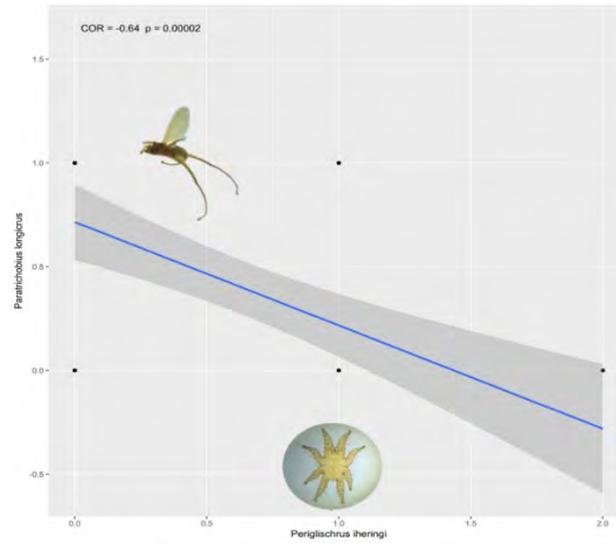
La línea azul representa la relación negativa entre las variables.

Figura 22. Correlación (Pearson) entre *Trichobius assimilis* y *Megistopoda aranea* en *Artibeus jamaicensis*.



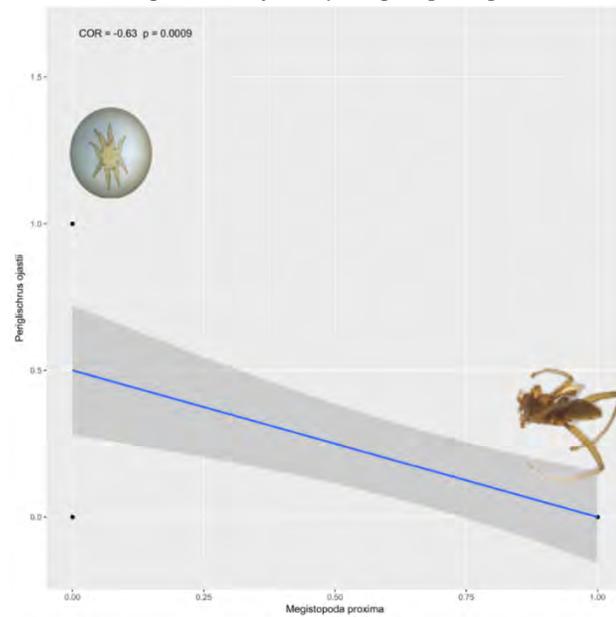
La línea azul señala la relación negativa entre las variables.

Figura 23. Correlación (Pearson) entre *Paratrichobius longicrus* y *Periglischrus iheringi* en *Artibeus lituratus*.



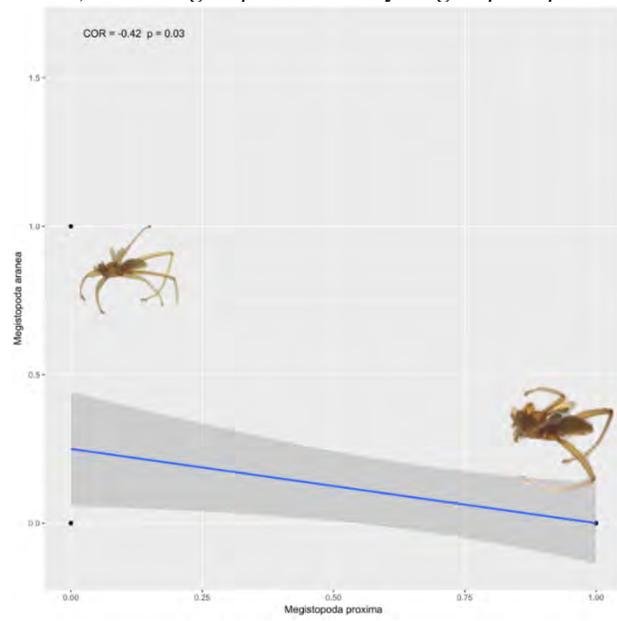
La línea azul representa la relación negativa entre las variables.

Figura 24. Correlación entre *Periglischrus ojasiti* y *Megistopoda proxima* en *Sturnira hondurensis*.



La línea azul representa la relación negativa entre las variables.

Figura 25. Correlación (Pearson) entre *Megistopoda aranea* y *Megistopoda próxima* en *Sturnira hondurensis*.



La línea azul demuestra una relación negativa entre las variables.

DISCUSIÓN

En las últimas cuatro décadas, los ecosistemas del estado de Veracruz han sido modificados sustancialmente debido a distintas actividades antropogénicas que han propiciado cambios importantes en el uso de suelo, entre estas actividades destaca la ganadería por su amplia distribución. Las prácticas agropecuarias generan una alta transformación de los paisajes naturales, principalmente de bosques y selvas tropicales, a través de la fragmentación de los hábitats con el establecimiento de potreros y zonas de cultivo. Estas modificaciones en la estructura del paisaje no solo impactan la conformación de la vegetación, sino que además alteran las dinámicas de las comunidades de fauna, tanto de vertebrados como de invertebrados. Los cambios en la composición de especies reflejan el efecto que tiene la modificación de la estructura del paisaje en regiones con alta actividad pecuaria (Alvarado, Escobar, Williams, Arroyo-Rodríguez y Escobar-Hernández, 2018; Eldridge, Poore, Ruiz-Colmenero, Letnic y Soliveres, 2016; Gonçalves, Fischer y Dirzo, 2017; Hempson, Archibald y Bond, 2017; Ma *et al.*, 2017; Newbold *et al.*, 2015; Trilleras, Jaramillo, Vega y Balvanera, 2015). El papel de las interacciones específicas en la configuración de los patrones de distribución y composición de las especies ha sido ampliamente investigado y se ha trabajado mucho en comunidades de murciélagos, sin embargo, existen pocos trabajos que presten atención a la composición y patrones de organización de sus comunidades de parásitos, especialmente las de ectoparásitos (Anthony *et al.*, 2013; Carrillo-Araujo *et al.*, 2015; Rico-Chávez *et al.*, 2015; Tello, Stevens y Dick, 2008; Winter *et al.*, 2017).

Los parásitos están estrechamente relacionados con sus hospederos y el entorno que los rodea, de tal forma, las comunidades de hospederos y parásitos son sensibles a las condiciones ambientales, incluida la perturbación antropogénica (Pilosof, Dick, Korine,

Patterson y Krasnov, 2012). Bajo este contexto se espera que además del esfuerzo de muestreo, el tamaño de las colonias y la masa corporal del hospedero, los factores asociados a la fragmentación del hábitat modifiquen la abundancia, riqueza, diversidad y el grado de infestación de los parásitos. Sin embargo, solo se ha demostrado el efecto de la fragmentación del hábitat en la riqueza de especies de helmintos y virus asociados a murciélagos (Gay *et al.*, 2014). Froeschke y colaboradores (2013) concluyen que las inferencias precisas sobre el efecto de las transformaciones del hábitat en las abundancias de los parásitos solo serán posibles cuando las historias de vida del hospedero y parásito se estudien e involucren a fondo en el análisis.

Los análisis de la diversidad y riqueza de las comunidades de ectoparásitos en el presente estudio demuestran que los valores más altos se registraron en los sitios que presentan paisajes heterogéneos conformados principalmente por acahuales. Froeschke y colaboradores (2013) analizaron los efectos de la fragmentación del hábitat en las comunidades de parásitos de roedores y encontraron que la riqueza de especies de ectoparásitos fue más alta en sitios fragmentados que en sitios conservados, esto tal vez se deba a la alta heterogeneidad que presenta el paisaje. Las comunidades de ectoparásitos en nuestro trabajo están compuestas en gran medida por las mismas especies sin importar las características del paisaje. Frank y colaboradores (2016), reportan que los ensambles de ectoparásitos en las comunidades de murciélagos de su estudio fueron muy similares en cuanto a su composición entre los sitios que muestrearon, los cuales presentaban diferente grado de deforestación. Por otro lado, sugieren que las especies de parásitos presentes en un área determinada y la carga parasitaria pueden ser alteradas de manera específica por el sexo del hospedero debido a las actividades antropogénicas.

El uso de ecosistemas con paisajes fragmentados está dado principalmente por especies de murciélagos con hábitos generalistas de hábitat, lo cual se refleja en la comunidad de ectoparásitos asociados con estos. Las especies *Periglischrus iheringi*, *Trichobius assimilis*, *Trichobius tuttlei*, *Aspidoptera phyllostomatis* y *Megistopoda aranea* son las especies ectoparásitas que se comparten entre los tres diferentes tipos de paisaje agropecuario del presente estudio (Anexo 3). Las comunidades de ectoparásitos de las tres especies de murciélagos generalistas de hábitat no mostraron diferencias significativas en cuanto a su composición por tipo de paisaje y únicamente se observó una variabilidad en cuanto a las abundancias relativas de las especies ectoparásitas. Frank y colaboradores (2016) determinaron que la cobertura forestal no es un predictor significativo para el análisis de la abundancia y la composición de las especies ectoparásitas asociadas a murciélagos.

Pilosof y colaboradores (2012) determinaron el efecto de la perturbación antropogénica sobre la abundancia de ectoparásitos en murciélagos generalistas de hábitat a través de correlaciones entre la densidad de población humana y la abundancia de estréblidos, en la cual observaron una relación positiva para el caso de murciélagos de la especie *Carollia perspicillata*. En el presente trabajo, tres especies hospederas (*Artibeus jamaicensis*, *Artibeus lituratus* y *Sturnira hondurensis*) representaron el 72% de los murciélagos capturados. Estudios similares en otras áreas neotropicales de América con paisajes transformados por actividades de origen antropogénico, también registraron a estas especies como las más abundantes, esto probablemente se deba a la presencia de recursos alimenticios preferidos, tales como *Piper sp.* o *Solanum sp.* (Bolívar-Cimé, Laborde, Macswiney G. y Sosa, 2014; Parolin, Bianconi y Mikich, 2016; Ramírez Lucho, Coates y González-Christen, 2017).

Estudios realizados en Chiapas y Yucatán presentan valores de prevalencia de ectoparásitos que van del 11% al 74% (Tlapaya-Romero, Horváth, Gallina-Tessaro, Naranjo y Gómez, 2015; Cuxim-Koyoc *et al.*, 2015). La prevalencia de murciélagos parasitados en el presente trabajo fue del 45.34%. En nuestro estudio se encontró que *Artibeus jamaicensis* fue la especie de murciélago más abundante y tuvo una prevalencia de ectoparasitismo del 54%, algo muy similar a lo registrado por Overal (1980) donde encuentran un valor del 60%. Estas diferencias pueden estar relacionadas con las condiciones ambientales en las que se realizó el muestreo (temperatura, humedad, altitud y precipitación), el esfuerzo de muestreo, específicamente la cantidad de murciélagos capturados y las variaciones en las comunidades de hospederos (Lourenço, Almeida y Famadas, 2016).

Se ha demostrado que el tamaño de la población de los hospederos afecta de manera directa el aumento de la prevalencia y la intensidad de infestación por estréblidos (Dick y Patterson, 2006; Ter Hofstede y Fenton, 2005); es decir, en poblaciones abundantes de murciélagos se puede esperar mayor prevalencia de los parásitos. Esser y colaboradores (2016) encontraron en su estudio una relación positiva entre la talla del cuerpo de los hospederos y la riqueza y diversidad de ectoparásitos adultos. Sin embargo, Patterson y colaboradores (2008) señalan que, para el caso de los murciélagos neotropicales, la abundancia de estréblidos no se ve afectada por la talla corporal, pero si se ve influenciada por los hábitos de percha de la especie hospedera. Ambas conclusiones podrían sugerir una explicación multifactorial para el caso la especie *Artibeus jamaicensis* que en el presente trabajo obtuvo los valores más altos de riqueza y abundancia de ectoparásitos. Se considera un murciélago de talla corporal grande, además, se debe distinguir la capacidad que tiene para seleccionar refugios húmedos como

cuevas, especialmente aquellas que contienen alguna fuente de agua y la tendencia de formar colonias con una gran cantidad de individuos (Ortega y Arita, 2004).

Patterson y colaboradores (2007) sugieren que los hábitos de refugio pueden impactar significativamente en los niveles de parasitismo, dado que los hábitos de percha favorecen la carga parasitaria, lo que da como resultado valores elevados de prevalencia, abundancia y riqueza de especies de ectoparásitos en los hospederos. En el presente estudio las especies de murciélagos *Centurio senex*, *Chiroderma salvini*, *Chiroderma villosum*, *Dermanura phaeotis* y *Micronycteris microtis* no presentaron ectoparásitos (Anexo 1). Estos casos, en los que no existen registros de ectoparasitismo pueden deberse a los hábitos de cada especie. Un constante recambio del refugio por parte de las especies de murciélagos o simplemente la baja cantidad de murciélagos capturados explicaría estos resultados.

Debido a los hábitos de los hospederos, donde las colonias de murciélagos suelen estar constituidas por especies de diferentes familias en estrecho contacto físico, además, considerando que se encuentran en constante movimiento, recorriendo grandes distancias en sus periodos de forrajeo y dado que el comportamiento de los ectoparásitos presenta características similares, se esperaría una baja especificidad de los parásitos. Al contrario de esto, encontramos en nuestro estudio, especies de ectoparásitos específicas de una sola especie de hospedero (monoxena) como *Nycterophilia mormoopsis* (Streblidae) en la especie hospedera *Mormoops megalophylla* y *Trichobius parasiticus* (Streblidae) que solo estuvo registrado en individuos de la especie de murciélago *Desmodus rotundus*, tal y como se ha registrado en diversos trabajos (Bolívar-Cimé *et al.*, 2018; Del Pilar Tarquino-Carbonell *et al.*, 2015; Patterson, Dick y Dittmar, 2009). En un estudio experimental se demostró que algunas especies de dípteros mostraron fuertes preferencias de hospedero cuando las especies

de murciélagos se perchaban juntas, mientras que se evidenció una menor especificidad en las especies de murciélagos que perchaban solos (Seneviratne, Fernando y Udagama-Randeniya, 2009). Esto podría explicar la especificidad de estos estréblidos, ya que *Mormoops megallophyla* y *Desmodus rotundus* utilizan cuevas como refugio y sus colonias están conformadas por muchos individuos que no son solo de su especie (Taylor *et al.*, 1999).

Existen trabajos realizados en Latinoamérica sobre la familia Streblidae que demuestran que los factores de estructura social, la selección del refugio y el comportamiento de acicalamiento de los murciélagos, afectan directamente la densidad de estréblidos (Dick y Patterson, 2006; Ter Hofstede y Fenton, 2005). Tal selección puede ser impulsada por la competencia entre las especies de parásitos o por las propiedades nutritivas de la sangre del hospedero. Incluso, se ha demostrado que las especies de estréblidos que son oligoxenas, tienen preferencia a una especie de hospedero (Dick, 2007). En algunos estudios se ha visto que la abundancia de los ectoparásitos depende de la época reproductiva de los hospederos. Lourenço y Palmeirim (2008) demostraron que la actividad reproductiva de los ectoparásitos incrementa durante la gestación y la lactancia de los murciélagos.

Una explicación para el desarrollo de especies de ectoparásitos monoxenas, se basa en la adaptación inmunológica. Esta adaptación entre hospederos y sus parásitos radica en la baja respuesta inflamatoria del hospedero, por lo tanto, las probabilidades de defensa ante la presencia de ectoparásitos, por parte de los murciélagos se ven reducidas (Dick y Patterson, 2007). En el presente trabajo, el registro de un ácaro de la especie *Periglischrus ojustti* encontrado en un murciélago de la especie *Pteronotus parnellii* (Mormoopidae) podría tratarse de un hallazgo accidental, debido a que la mayoría de los géneros de espinturnícidos son específicos de la familia de murciélagos que parasitan. Por ejemplo, *Periglischrus* sólo

se encuentra en murciélagos de la familia Phyllostomidae, *Spinturnix* en murciélagos de las familias Natalidae y Vespertilionidae, y *Paraspinturnix* únicamente en murciélagos vespertiliónidos, revisar anexo 6 (Dick y Patterson, 2006). De igual forma, los registros de *Periglischrus herrerae* en el presente estudio en hospederos que no pertenecen a la especie *Desmodus rotundus* se consideran hallazgos accidentales, ya que esta especie de ácaro es específica de hospedero (Morales-Malacara *et al.*, 2017)

La relación entre la diversidad de hospederos y la diversidad de ectoparásitos es bastante congruente si tomamos en cuenta que conforme se aumenta la captura de murciélagos, se incrementa la probabilidad de acumular más especies de hospederos y por ende mayor cantidad de especies ectoparásitas. De tal forma se podría explicar la relación positiva obtenida en el presente estudio entre la diversidad de hospederos y la diversidad de ectoparásitos. Johnson y colaboradores (2016) concluyen que únicamente se puede observar el incremento en la diversidad de parásitos a nivel de comunidad de hospederos.

Diversos estudios en murciélagos han descrito relaciones negativas entre diferentes especies de ectoparásitos a través del análisis de la correlación entre las densidades de estas especies ectoparásitas (Linhares y Komeno, 2000; Tello *et al.*, 2008). En el presente estudio encontramos relaciones negativas fuertemente significativas dentro de los ensambles de ectoparásitos de las especies hospederas *Artibeus jamaicensis*: entre *Trichobius assimilis* (Streblidae) y *Periglischrus iheringi* (Spinturnicidae), *Artibeus lituratus*: entre *Paratrachobius longicrus* y *Periglischrus iheringi* y *Sturnira hondurensis*: entre *Periglischrus ojashti* y *Megistopoda proxima*. A medida que la abundancia relativa de una especie aumenta, la abundancia relativa de la otra disminuye. Además de presentar estos patrones de organización, fueron las especies de ectoparásitos más abundantes. Se ha

documentado que las especies de la subfamilia Streblinae tienen preferencia por microhábitats compuestos por superficies del cuerpo cubiertas de pelo, mientras que las especies que pertenecen a la subfamilia Trichobiinae tienden a ubicarse con mayor frecuencia en las membranas de las alas al igual que las especies de ácaros de la familia Spinturnicidae (Morales-Malacara, 1998; Ter Hofstede y Fenton, 2005). Estas preferencias de microhábitats podrían explicar el escenario observado en las interacciones más fuertes entre *Periglischrus iheringi* y *Paratrachobius longicrus*, así como, *Periglischrus ojastti* y *Megistopoda proxima* en los murciélagos de este estudio.

Los ectoparásitos de los murciélagos son considerados vectores potenciales de agentes infecciosos. Existen estudios en los que se han encontrado ácaros del género *Spelaeorhynchus* en muestras de polvo de diferentes partes de viviendas, como pisos, camas y sofás (Kaur y Kaur, 2014). La especie *Spelaeorhynchus precursor* ha sido asociada, mediante técnicas moleculares con la presencia de bacterias del género *Rickettsia*, además de la detección de rabdovirus y Dengue en estréblidos de las especies *Trichobius parasiticus* y *Strebla wiedemanni* (Abundes-Gallegos *et al.*, 2018; Almazán Marín, 2017; Reeves, Dowling y Dasch, 2006). Estas especies de ectoparásitos se registraron en nuestro trabajo, sin duda esto representa un riesgo potencial, ya que, aunque sean ectoparásitos específicos de los murciélagos podrían llegar a alimentarse de manera accidental de las personas, sobre todo en asentamientos humanos íntimamente relacionados con la fauna silvestre.

Conocer los efectos de la transformación ambiental en las comunidades de ectoparásitos es de suma importancia para el análisis y comprensión del impacto que generan las actividades antropogénicas en los ecosistemas conformados por paisajes agropecuarios. En consecuencia, la consideración de factores ambientales que afecten la riqueza, abundancia y

diversidad de los ectoparásitos es esencial para profundizar en el estudio de la relación hospedero-parásito. Este trabajo es pionero en la incorporación de características generales de los paisajes fragmentados por la actividad pecuaria en el análisis de la composición de comunidades de ectoparásitos en especies de vertebrados de suma importancia ecológica como lo son los murciélagos.

CONCLUSIONES

El presente trabajo sugiere que el tipo de paisaje puede proporcionar información importante sobre las relaciones entre murciélagos y ectoparásitos en sitios perturbados por la actividad pecuaria, un ecosistema que anteriormente se había estudiado con poca frecuencia.

La composición de las comunidades de ectoparásitos asociadas a murciélagos no parece responder a la caracterización de los paisajes modificados por actividades agropecuarias. Sin embargo, el acahual, que es el paisaje con menor transformación antropogénica, presentó los valores más altos de diversidad de especies de murciélagos y de ectoparásitos.

Con base en la distribución geográfica, asociaciones parásito-hospedero y grupos de hospederos conocidos actualmente, los espiurnícidos y estréblidos parecen tener una larga historia coevolutiva con los murciélagos.

Los patrones de especificidad de hospedero parecen responder en mayor medida a estas asociaciones. Por lo tanto, la composición de las comunidades de ectoparásitos dependerá en mayor parte de las especies hospederas presentes en la región de estudio y de las características de los refugios de los murciélagos.

Se necesitan estudios que incluyan aproximaciones filogenéticas entre el hospedero y el parásito para comprender y analizar de mejor manera las composiciones de las comunidades de ectoparásitos. Así como profundizar en la categorización cuantitativa de paisajes fragmentados debido a la actividad pecuaria, a fin de no depender de un sitio conservado de referencia, esto para facilitar las comparaciones entre sitios con paisajes transformados y así evidenciar que la condición del hábitat de los murciélagos afecta la composición de las comunidades de ectoparásitos.

ANEXOS

Anexo 1. Especies capturadas y valores de la prevalencia de murciélagos parasitados por especie, con intervalos de confianza al 95% (IC 95%).

Familia	Especie	NC	HP	P (IC 95%)
Phyllostomidae	<i>Artibeus jamaicensis</i>	385	209	54.29 (49.31-59.26)
	<i>Artibeus lituratus</i>	175	66	37.71 (30.53-44.9)
	<i>Carollia perspicillata</i>	22	10	45.45 (24.65-66.26)
	<i>Carollia sowelli</i>	7	3	42.86 (6.2-79.52)
	<i>Centurio senex</i>	6	0	-
	<i>Chiroderma salvini</i>	5	0	-
	<i>Chiroderma villosum</i>	1	0	-
	<i>Dermanura phaeotis</i>	6	0	-
	<i>Dermanura tolteca</i>	21	5	23.81 (5.59-42.03)
	<i>Dermanura watsoni</i>	4	1	25 (0, 67.44)
	<i>Desmodus rotundus</i>	27	19	70.37 (53.15-87.59)
	<i>Glossophaga commissarisi</i>	14	10	71.43 (47.76-95.09)
	<i>Glossophaga soricina</i>	35	14	40 (23.77-56.23)
	<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	2	1	50 (0-100)
	<i>Micronycteris microtis</i>	1	0	-
	<i>Phyllostomus discolor</i>	30	22	73.33 (57.51-89.16)
	<i>Platyrrhinus helleri</i>	13	7	53.85 (26.75-80.95)
	<i>Sturnira hondurensis</i>	120	39	32.5 (24.12-40.88)
	<i>Sturnira parvidens</i>	50	15	30 (17.3-42.7)
	<i>Uroderma bilobatum</i>	10	2	20 (0-44.79)
Mormoopidae	<i>Mormoops megalophylla</i>	5	1	20 (0-55.06)
	<i>Pteronotus davyi</i>	1	1	100(100)
	<i>Pteronotus parnelli</i>	4	3	75 (32.56-100)
Total		944	428	

Número de murciélagos capturados (**NC**). Hospederos parasitados (**HP**). Prevalencia estimada (**P**).

Anexo 2. Listado de especies de ectoparásitos capturados. Hospederos parasitados (HP), Frecuencia de ectoparásitos (FE) y la proporción del sexo de los ectoparásitos (♂/♀).

Especie	HP	Familia ectoparásito	Subfamilia de ectoparásito	Especie de ectoparásito	FE	♂ / ♀	
<i>Artibeus jamaicensis</i>	209	Streblidae	Streblinae	<i>Anastrebla mattadeni</i>	1	0/1	
			Trichobiinae	<i>Aspidoptera phyllostomatis</i>	99	33/66	
			Trichobiinae	<i>Megistopoda aranea</i>	157	69/88	
			Trichobiinae	<i>Megistopoda próxima</i>	10	4/6	
			Streblinae	<i>Metelasmus pseudopterus</i>	3	0/3	
			Nycterophiliinae	<i>Nycterophilia coxata</i>	2	2/0	
			Trichobiinae	<i>Paratrichobius longicrus</i>	3	2/1	
			Streblinae	<i>Strebla hertigi</i>	1	0/1	
			Trichobiinae	<i>Trichobius assimilis</i>	80	28/52	
			Trichobiinae	<i>Trichobius tuttlei</i>	2	1/1	
			Spinturnicidae	-	<i>Periglischrus iheringi</i>	279	179/100
	-	<i>Periglischrus herrerae</i>	4	4/0			
Spelaeorhynchidae	-	<i>Spelaeorhynchus precursor</i>	4	0/4			
<i>Artibeus lituratus</i>	66	Streblidae	Trichobiinae	<i>Aspidoptera falcata</i>	2	1/1	
			Trichobiinae	<i>Megistopoda aranea</i>	5	3/2	
			Trichobiinae	<i>Paratrichobius longicrus</i>	45	20/25	
			Trichobiinae	<i>Paratrichobius lowei</i>	1	1/0	
			Trichobiinae	<i>Trichobius assimilis</i>	11	8/3	
			Spinturnicidae	-	<i>Periglischrus iheringi</i>	76	63/13
				-	<i>Periglischrus herrerae</i>	2	2/0
<i>Carollia perspicillata</i>	10	Streblidae	Streblinae	<i>Anastrebla mattadeni</i>	1	0/1	
			Trichobiinae	<i>Speiseria ambigua</i>	4	2/2	
			Streblinae	<i>Strebla harderi</i>	1	1/0	
			Trichobiinae	<i>Trichobius joblingi</i>	23	14/9	
			Spelaeorhynchidae	-	<i>Spelaeorhynchus precursor</i>	2	0/2
<i>Carollia sowellii</i>	3	Streblidae	Trichobiinae	<i>Speiseria ambigua</i>	1	0/1	
			Streblinae	<i>Strebla hertigi</i>	2	1/1	
			Trichobiinae	<i>Trichobius joblingi</i>	9	2/7	
<i>Dermanura tolteca</i>	5	Streblidae	Trichobiinae	<i>Paratrichobius dunnii</i>	2	1/1	
			Spinturnicidae	-	<i>Periglischrus iheringi</i>	7	2/5

<i>Dermanura watsoni</i>	1	Spinturnicidae	-	<i>Periglichrus iheringi</i>	1	0/1
<i>Desmodus rotundus</i>	19	Streblidae	Streblinae	<i>Strebla wiedemanni</i>	15	6/9
			Trichobiinae	<i>Trichobius parasiticus</i>	97	59/38
<i>Glossophaga commissarisi</i>	10	Streblidae	Trichobiinae	<i>Megistopoda próxima</i>	1	0/1
			Trichobiinae	<i>Trichobius handleyi</i>	6	1/5
			Trichobiinae	<i>Trichobius keenani</i>	3	2/1
			Spinturnicidae	-	<i>Periglichrus caligus</i>	5
<i>Glossophaga soricina</i>	14	Streblidae	Streblinae	<i>Anastrebla mattadeni</i>	1	0/1
			Trichobiinae	<i>Trichobius handleyi</i>	5	3/2
			Trichobiinae	<i>Trichobius keenani</i>	18	12/6
			Spinturnicidae	-	<i>Periglichrus caligus</i>	5
<i>Leptoncyteris yerbabuenae</i>	1	Streblidae	Nycterophiliinae	<i>Nycterophilia coxata</i>	1	0/1
			Trichobiinae	<i>Trichobius sphaeronotus</i>	2	1/1
<i>Phyllostomus discolor</i>	22	Streblidae	Trichobiinae	<i>Aspidoptera phyllostomatis</i>	2	0/2
			Trichobiinae	<i>Megistopoda aranea</i>	1	1/0
			Streblinae	<i>Strebla hertigi</i>	9	4/5
			Trichobiinae	<i>Trichobioides perspicillatus</i>	54	19/35
			Trichobiinae	<i>Trichobius costalimai</i>	187	92/95
			Trichobiinae	<i>Trichobius tuttlei</i>	1	1/0
			Spinturnicidae	-	<i>Periglichrus torrealbai</i>	25
<i>Platyrrhinus helleri</i>	7	Streblidae	Trichobiinae	<i>Aspidoptera phyllostomatis</i>	1	1/0
			Trichobiinae	<i>Megistopoda aranea</i>	1	1/0
			Trichobiinae	<i>Paratrachobius salvini</i>	2	2/0
			Trichobiinae	<i>Paratrachobius sanchezi</i>	8	4/4
			Spinturnicidae	-	<i>Periglichrus iheringi</i>	5
<i>Sturnira hondurensis</i>	39	Streblidae	Trichobiinae	<i>Aspidoptera delatorrei</i>	6	4/2
			Trichobiinae	<i>Aspidoptera falcata</i>	8	6/2
			Trichobiinae	<i>Aspidoptera phyllostomatis</i>	4	1/3
			Trichobiinae	<i>Megistopoda aranea</i>	5	3/2
			Trichobiinae	<i>Megistopoda próxima</i>	41	23/18
			Trichobiinae	<i>Paratrachobius longicrus</i>	5	¼
			Trichobiinae	<i>Trichobius assimilis</i>	2	1/1

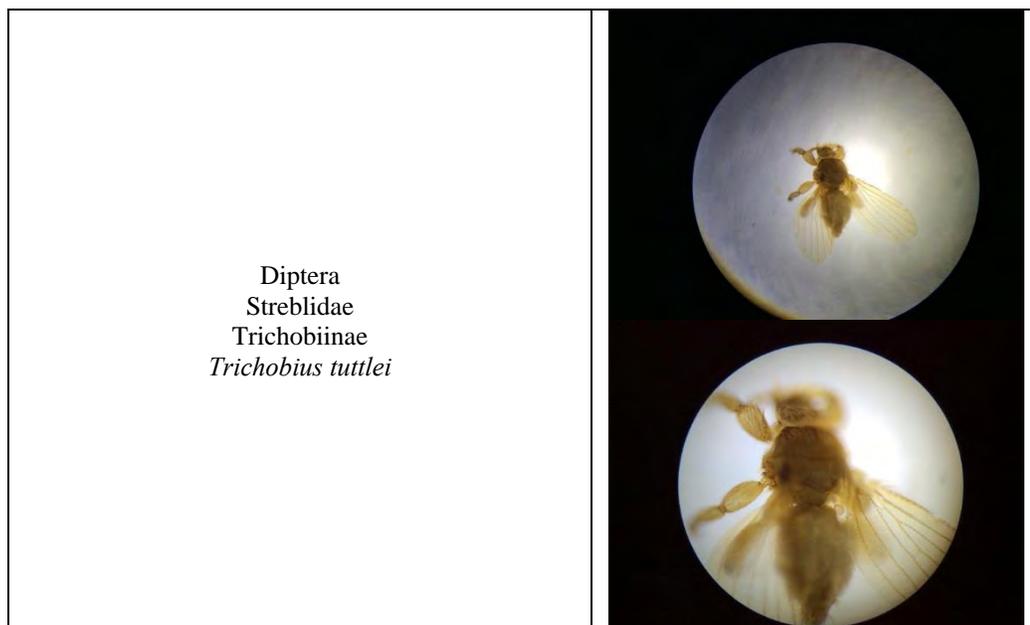
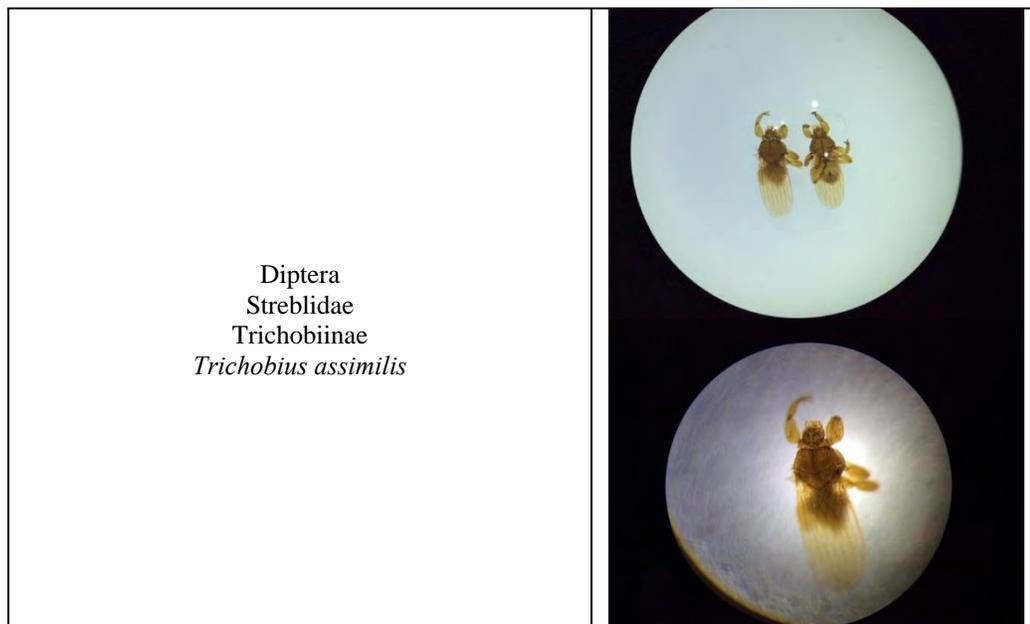
		Spinturnicidae	-	<i>Periglischrus ojastii</i>	9	8/1
<i>Sturnira parvidens</i>	15	Streblidae	Trichobiinae	<i>Aspidoptera delatorrei</i>	7	1/6
			Trichobiinae	<i>Aspidoptera falcata</i>	2	1/1
			Trichobiinae	<i>Aspidoptera phyllostomatis</i>	2	1/1
			Trichobiinae	<i>Megistopoda próxima</i>	19	6/13
		Spinturnicidae	-	<i>Periglischrus ojastii</i>	8	1/7
			-	<i>Periglischrus herrerae</i>	1	1/0
<i>Uroderma bilobatum</i>	2	Streblidae	Trichobiinae	<i>Paratrichobius sanchezi</i>	1	0/1
		Spinturnicidae	-	<i>Periglischrus iheringi</i>	4	3/1
<i>Mormoops megalophylla</i>	1	Streblidae	Nycterophiliinae	<i>Nycterophilia mormoopsis</i>	1	0/1
<i>Pteronotus davyi</i>	1	Streblidae	Trichobiinae	<i>Trichobius galei</i>	1	0/1
<i>Pteronotus parnellii</i>	3	Streblidae	Trichobiinae	<i>Trichobius caecus</i>	11	7/4
		Spinturnicidae		<i>Periglischrus ojastii</i>	1	1/0

Anexo 3. Listado de asociaciones parásito-hospedero y el número de registros de las especies ectoparásitas en los diferentes paisajes.

Ectoparásito	Paisaje			Hospederos
	Pastizal	Silvopastoril	Acahual	
<i>Anastrebla mattadani</i>	0	0	3	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Carollia perspicillata</i> <i>Glossophaga soricina</i>
<i>Aspidoptera delatorrei</i>	2	11	0	<i>Sturnira hondurensis</i> <i>Sturnira parvidens</i>
<i>Aspidoptera falcata</i>	1	3	8	<i>Artibeus lituratus</i> <i>Sturnira hondurensis</i> <i>Sturnira parvidens</i>
<i>Aspidoptera phyllostomatis</i>	57	7	44	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Phyllostomus discolor</i> <i>Platyrrhinus helleri</i> <i>Sturnira hondurensis</i> <i>Sturnira parvidens</i>
<i>Megistopoda aranea</i>	36	27	106	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Artibeus lituratus</i> <i>Phyllostomus discolor</i> <i>Platyrrhinus helleri</i> <i>Sturnira hondurensis</i>
<i>Megistopoda próxima</i>	9	14	48	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Glossophaga commissarisi</i> <i>Sturnira hondurensis</i> <i>Sturnira parvidens</i>
<i>Metelasmus pseudopterus</i>	1	0	2	<i>Artibeus jamaicensis</i>
<i>Nycteriphilia coxata</i>	0	0	3	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Leptonycteris yerbabuena</i>
<i>Nycterophilia mormoopsis</i>	0	1	0	<i>Mormoops megalophylla</i>
<i>Paratrachobius dunnii</i>	2	0	0	<i>Dermanura tolteca</i>
<i>Paratrachobius longicrus</i>	12	30	11	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Artibeus lituratus</i> <i>Sturnira hondurensis</i>
<i>Paratrachobius lowei</i>	0	1	0	<i>Artibeus lituratus</i>
<i>Paratrachobius salvini</i>	1	0	1	<i>Platyrrhinus helleri</i>
<i>Paratrachobius sanchezi</i>	3	0	6	<i>Platyrrhinus helleri</i> <i>Uroderma bilobatum</i>
<i>Periglischrus caligus</i>	0	0	10	<i>Glossophaga commissarisi</i> <i>Glossophaga soricina</i>
<i>Periglischrus herrerae</i>	0	1	6	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Artibeus lituratus</i> <i>Sturnira parvidens</i>
<i>Periglischrus iheringi</i>	160	57	155	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Artibeus lituratus</i> <i>Dermanura tolteca</i> <i>Dermanura watsoni</i> <i>Platyrrhinus helleri</i> <i>Uroderma bilobatum</i>
<i>Periglischrus ojastii</i>	0	5	13	<i>Pteronotus parnelli</i> <i>Sturnira hondurensis</i> <i>Sturnira parvidens</i>
<i>Periglischrus torrealbai</i>	0	0	25	<i>Phyllostomus discolor</i>

<i>Speiseria ambigua</i>	0	0	5	<i>Carollia perspicillata</i> <i>Carollia sowelli</i>
<i>Spelaeorhynchus precursor</i>	0	0	6	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Carollia perspicillata</i>
<i>Strebla harderi</i>	0	0	1	<i>Carollia perspicillata</i>
<i>Strebla hertigi</i>	0	0	12	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Carollia sowelli</i> <i>Phyllostomus discolor</i>
<i>Strebla wiedemanni</i>	2	0	13	<i>Desmodus rotundus</i>
<i>Trichobioides perspicillatus</i>	0	0	54	<i>Phyllostomus discolor</i>
<i>Trichobius assimilis</i>	25	14	54	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Artibeus lituratus</i> <i>Sturnira hondurensis</i>
<i>Trichobius caecus</i>	3	0	8	<i>Pteronotus parnelli</i>
<i>Trichobius costalimai</i>	0	0	187	<i>Phyllostomus discolor</i>
<i>Trichobius galei</i>	0	0	1	<i>Pteronotus davyi</i>
<i>Trichobius handleyi</i>	3	0	8	<i>Glossophaga commissarisi</i> <i>Glossophaga soricina</i>
<i>Trichobius joblingi</i>	5	0	27	<i>Carollia perspicillata</i> <i>Carollia sowelli</i>
<i>Trichobius keenani</i>	1	2	18	<i>Glossophaga commissarisi</i> <i>Glossophaga soricina</i>
<i>Trichobius parasiticus</i>	6	0	91	<i>Desmodus rotundus</i>
<i>Trichobius sphaeronotus</i>	0	0	2	<i>Leptonycteris yerbabuena</i>
<i>Trichobius tuttlei</i>	0	1	2	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Phyllostomus discolor</i>
Total	329	174	930	

Anexo 4. Fototeca de micrografías. Se observan ejemplares que representan a las especies de ectoparásitos registradas en el presente trabajo.



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Trichobius joblingi



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Trichobius parasiticus



Diptera
Strebliidae
Trichobiinae
Trichobius keenani



Diptera
Strebliidae
Trichobiinae
Trichobius sphaeronotus



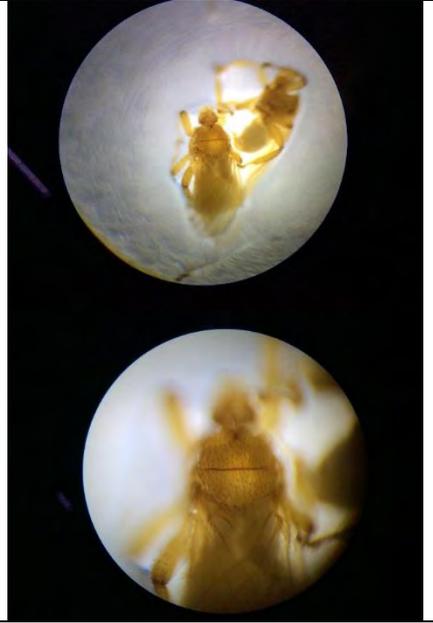
Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Trichobius costalimai



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Trichobius galei



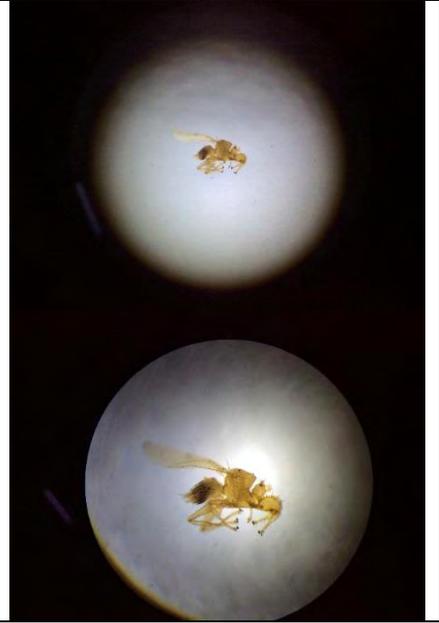
Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Trichobius caecus



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Trichobius handleyi



Diptera
Streblidae
Nycterophiliinae
Nycterophilia coxata



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Paratrichobius longicrus



Diptera
Strebliidae
Trichobiinae
Paratrichobius lowei



Diptera
Strebliidae
Trichobiinae
Paratrichobius dunni



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Paratrichobius sanchezi



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Megistopoda aranea



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Megistopoda próxima



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Aspidoptera phyllostomatis



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Aspidoptera falcata



Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Aspidoptera delatorrei



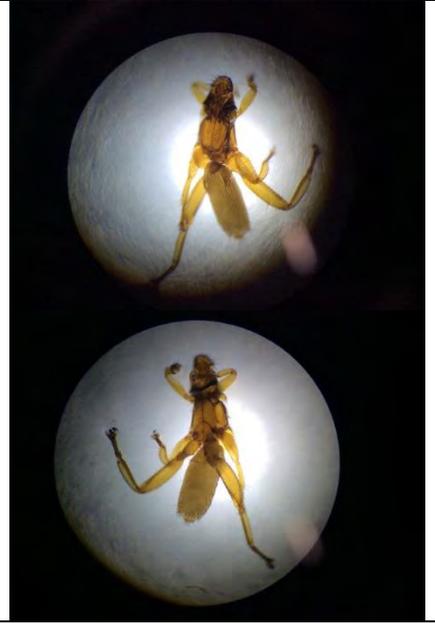
Diptera
Streblidae
Streblinae
Strebla wiedemanni



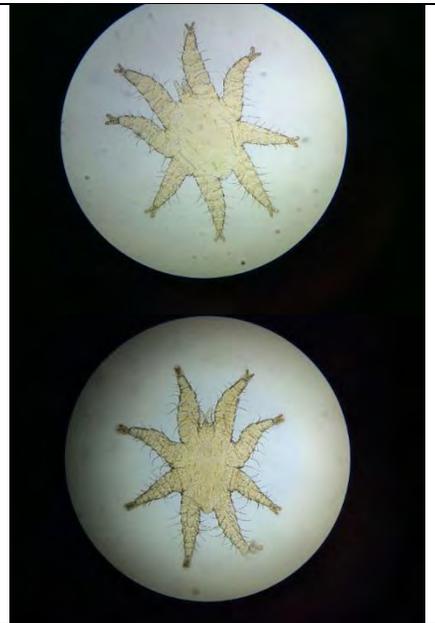
Diptera
Streblidae
Trichobiinae
Speiseria ambigua



Diptera
Streblidae
Streblinae
Metelasmus pseudopterus



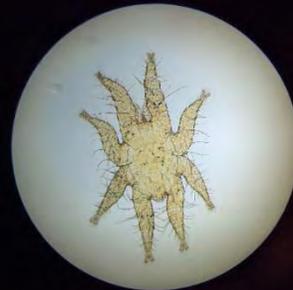
Mesostigmata
Spinturnicidae
Periglischrus iheringi
(Protoninfa)



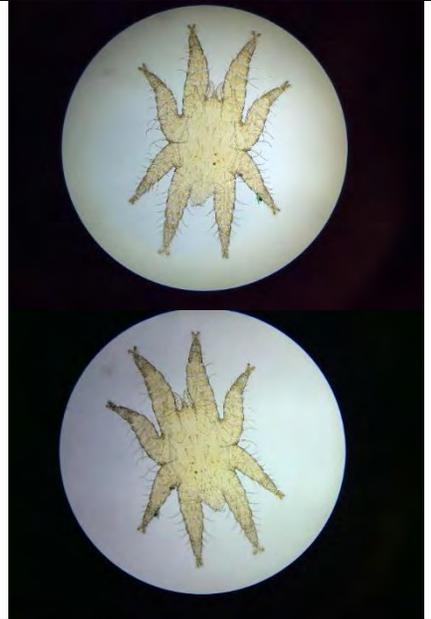
Mesostigmata
Spinturnicidae
Periglischrus iheringi
(Adulto)



Mesostigmata
Spinturnicidae
Periglischrus ojastii



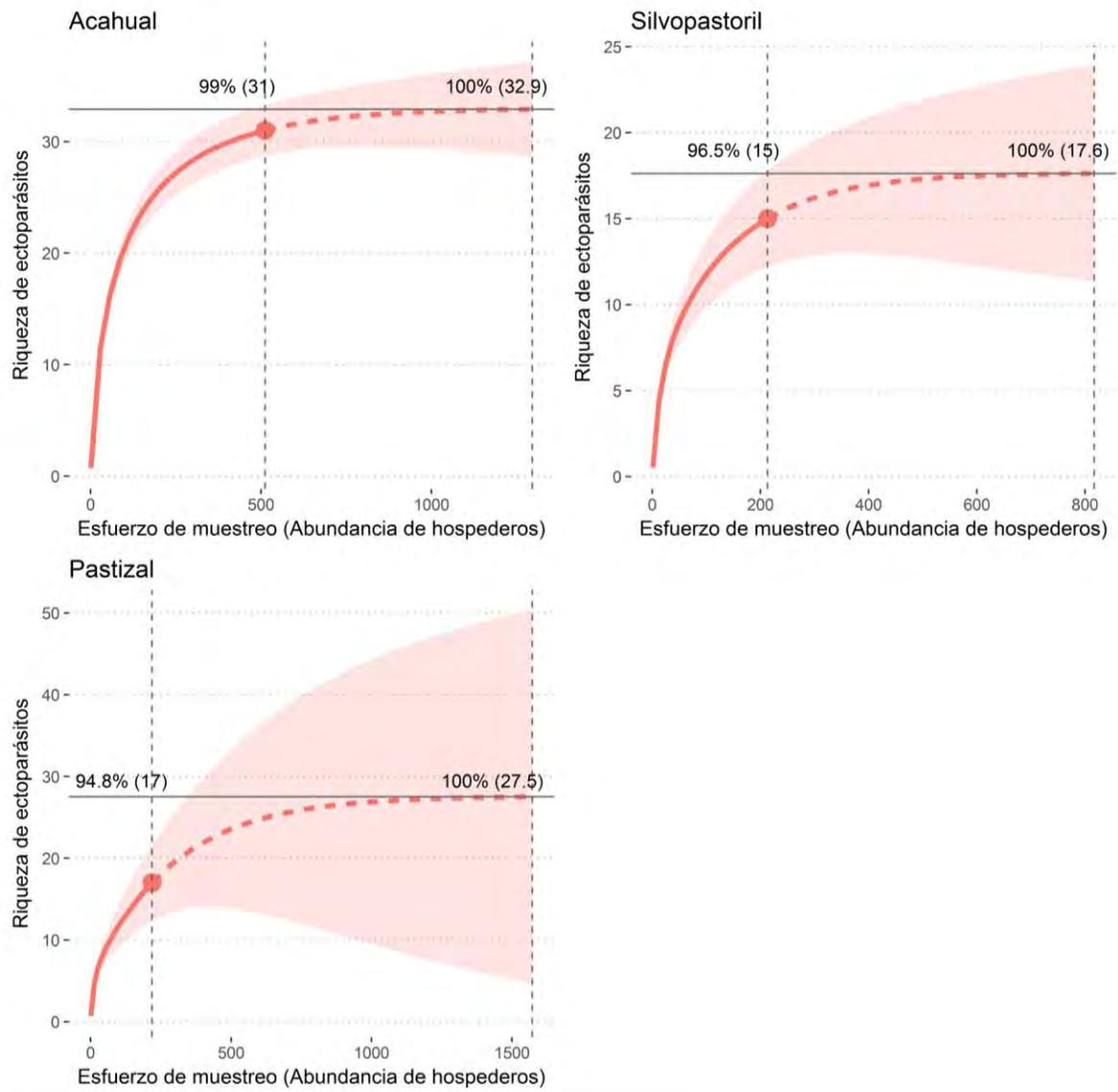
Mesostigmata
Spinturnicidae
Periglischrus herrerae



Mesostigmata
Spelaeorhynchidae
Spelaeorhynchus precursor



Anexo 5. Curvas de acumulación y extrapolación de especies de ectoparásitos por cada tipo de paisaje agropecuario en el presente estudio.



Anexo 6. Registro de las especies de ectoparásitos asociadas a especies de murciélagos capturadas en este estudio. Tomado de (Whithaker y Morales-Malacara, 2005).

Familia del hospedero	Hospedero	Ectoparásitos asociados	Referencia
Phyllostomidae	<i>Artibeus jamaicensis</i>	<i>Spelaeorhynchus praecursor</i> , <i>Periglischrus acutisternus</i> , <i>Periglischrus iheringi</i> , <i>Aspidoptera buscarii</i> , <i>Megistopoda aranea</i> , <i>Metelasmus pseudopterus</i> , <i>Nycterophilia coxata</i> , <i>Paratrichobius longicrus</i> , <i>Trichobius dugesii</i> , <i>Trichobius intermedius</i> .	Montiel-Parra <i>et al.</i> , (2001), Morales-Malacara (1996), Webb y Loomis (1977), Hoffmann (1953), Kuns y Tashian (1954).
Phyllostomidae	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Periglischrus iheringi</i> , <i>Periglischrus ojasii</i> , <i>Trichobius intermedius</i> .	Morales-Malacara (1998), Webb y Loomis (1977).
Phyllostomidae	<i>Sturnira hondurensis</i>	<i>Periglischrus ojasii</i> , <i>Trichobius joblingi</i> .	Morales-Malacara (1998), Guerrero y Morales-Malacara (1996).
Phyllostomidae	<i>Sturnira parvidens</i>	<i>Periglischrus iheringi</i> , <i>Periglischrus ojasii</i> , <i>Periglischrus vargasi</i> , <i>Spinturnix americana</i> , <i>Aspidoptera delatorrei</i> , <i>Exastinion clovisi</i> , <i>Trichobius longipes</i> , <i>Strebla vespertilionis</i> .	Kingston <i>et al.</i> , (1971); Sheeler-Gordon y Owen (1999); Webb y Loomis (1977); Morales-Malacara (1998), Guerrero y Morales-Malacara (1996), Hoffman, (1953).
Phyllostomidae	<i>Carollia perspicillata</i>	-	-
Phyllostomidae	<i>Carollia sowelli</i>	-	-
Phyllostomidae	<i>Glossophaga soricina</i>	<i>Periglischrus caligus</i> , <i>Nycterophilia coxata</i> , <i>Paraeuctenodes longipes</i> , <i>Strebla curvata</i> , <i>Strebla mirabilis</i> , <i>Trichobius dugesii</i> , <i>Trichobius sphaeronotus</i> .	Morales-Malacara (1996), Ryckman (1956), Guerrero y Morales-Malacara (1996).
Phyllostomidae	<i>Glossophaga commissarisi</i>	<i>Trichobius dugesioides</i> , <i>Trichobius uniformis</i> .	Losoya-Solis y Morales-Malacara (1994), Guerrero y Morales-Malacara (1996).
Phyllostomidae	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Periglischrus caligus</i> , <i>Periglischrus herrerae</i> , <i>Periglischrus iheringi</i> , <i>Periglischrusojasii</i> , <i>Periglischrus vargasi</i> , <i>Nycterophilia coxata</i> , <i>Strebla mirabilis</i> , <i>Strebla tonatae</i> , <i>Strebla wiedemanni</i> , <i>Trichobius dugesii</i> , <i>Trichobius parasiticus</i> , <i>Trichobius sphaeronotus</i> .	Morales-Malacara (1998), Morales-Malacara (1996), Kingston <i>et al.</i> , (1971), Ryckman (1956), Hoffmann (1953), Webb y Loomis (1977), Guerrero (1995).
Phyllostomidae	<i>Uroderma bilobatum</i>	-	-
Phyllostomidae	<i>Chiroderma villosum</i>	-	-
Phyllostomidae	<i>Chiroderma salvini</i>	-	-
Phyllostomidae	<i>Micronycteris microtis</i>	<i>Strebla miravilis</i> , <i>Trichobius dugesii</i> .	Hoffman (1953).

Phyllostomidae	<i>Phyllostomus discolor</i>	<i>Periglischrus torrealbai</i> .	Morales-Malacara (2001).
Phyllostomidae	<i>Platyrrhinus helleri</i>	<i>Periglischrus iheringi</i> , <i>Megistopoda sp.</i> , <i>Strebla vespertilionis</i> .	Hoffman (1972), Webb y Loomis (1977), Hoffman (1953).
Phyllostomidae	<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	<i>Periglischrus paracaligus</i> , <i>Periglischrus vargasi</i> , <i>Nycterophilia coxata</i> , <i>Trichobius sphaeronotus</i> .	Morales-Malacara y López-Ortega (2001), Webb y Loomis (1977), Guerrero y Morales-Malacara (1996).
Phyllostomidae	<i>Dermanura watsoni</i>	-	-
Phyllostomidae	<i>Dermanura tolteca</i>	<i>Periglischrus iheringi</i> , <i>Periglischrus ojastii</i> .	Morales-Malacara (1998), Webb y Loomis (1977).
Phyllostomidae	<i>Centurio senex</i>	-	-
Phyllostomidae	<i>Dermanura phaeotis</i>	<i>Periglischrus iheringi</i> .	Morales-Malacara (1998)
Mormoopidae	<i>Mormoops megalophyla</i>	<i>Cameronieta strandmanni</i> , <i>Nycterophilia coxata</i> , <i>Nycterophilia fairchildi</i> , <i>Nycterophilia mormoopsis</i> , <i>Trichobius johnsonae</i> , <i>Trichobius hoffmannae</i> , <i>Trichobius leionotus</i> , <i>Trichobius yunkerii</i> .	Villegas- Guzmán <i>et al.</i> , (2000), Morales-Malacara (1996), Gerrero y Morales-Malacara (1996).
Mormoopidae	<i>Pteronotus parnellii</i>	<i>Spelaeorhynchus chilonycteris</i> , <i>Spelaeorhynchus praecursor</i> , <i>Cameronieta thomasi</i> , <i>Periglischrus ojastii</i> , <i>Nycterophilia coxata</i> , <i>Nycterophilia fairchildi</i> , <i>Nycterophilia parnellii</i> , <i>Trichobius johnsonae</i> , <i>Trichobius major</i> , <i>Trichobius yunkerii</i>	Morales-Malacara (1996), Hoffmann y Barrera (1970), Morales-Malacara (1998), Gerrero y Morales-Malacara (1996).
Mormoopidae	<i>Pteronuts davyi</i>	<i>Cameronieta sp.</i> , <i>Nycterophilia coxata</i> , <i>Nycterophilia fairchildi</i> , <i>Trichobius hoffmannae</i> , <i>Trichobius johnsonae</i> , <i>Trichobius leionotus</i> , <i>Trichobius sphaeronotus</i>	Morales-Malacara (1998), Gerrero y Morales-Malacara (1996).

REFERENCIAS

- Abella-Medrano, C. A., Ibáñez-Bernal, S., Macgregor-Fors, I. y Santiago-Alarcon, D. (2015). Spatiotemporal variation of mosquito diversity (Diptera: Culicidae) at places with different land-use types within a neotropical montane cloud forest matrix. *Parasites and Vectors*, 8. <http://doi.org/10.1186/s13071-015-1086-9>.
- Abundes-Gallegos, J., Salas-Rojas, M., Galvez-Romero, G., Perea-Martínez, L., Obregón-Morales, C. Y., Morales-Malacara, J. B. y Aguilar-Setién, A. (2018). Detection of Dengue Virus in Bat Flies (Diptera: Streblidae) of Common Vampire Bats, *Desmodus rotundus*, in Progreso, Hidalgo, Mexico. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 18(1), 70–73. <http://doi.org/10.1089/vbz.2017.2163>
- Alvarado, F., Escobar, F., Williams, D. R., Arroyo-Rodríguez, V. y Escobar-Hernández, F. (2018). The role of livestock intensification and landscape structure in maintaining tropical biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 185–194. <http://doi.org/10.1111/1365-2664.12957>
- Allan, B. F. y Ostfeld, R. S. (2003). Effect of Forest Fragmentation on Lyme Disease Risk. *Conservation Biology*, 17(1), 267–272. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01260.x>
- Almazán Marín, C. E. (2017). Análisis de la carga ectoparasitaria del murciélago vampiro *Desmodus rotundus* (Chiroptera: Desmodontinae) en el estado de Yucatán y determinación de potenciales patógenos asociados a ectoparásitos hematófagos. Tesis MC (Biol) Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Anthony, S. J., Ojeda-Flores, R., Rico-Chávez, O., Navarrete-Macias, I., Zambrana-Torrelío,

- C. M., Rostal, M. K. y Lipkin, W. I. (2013). Coronaviruses in bats from Mexico. *Journal of General Virology*, 94(5), 1028–1038. <http://doi.org/10.1099/vir.0.049759-0>
- Bezerra, R. H. S., de Vasconcelos, P. F. y Bocchiglieri, A. (2016). Ectoparasites of bats (Mammalia: Chiroptera) in Atlantic forest fragments in north-eastern Brazil. *Parasitology Research*, 115(10), 3759–3765. <http://doi.org/10.1007/s00436-016-5137-8>
- Bolívar-Cimé, B., Cuxim-Koyoc, A., Reyes-Novelo, E., Morales-Malacara, J. B., Laborde, J. y Flores-Peredo, R. (2018). Habitat fragmentation and the prevalence of parasites (Diptera, Streblidae) on three Phyllostomid bat species. *Biotropica*, 50(1), 90–97. <http://doi.org/10.1111/btp.12489>
- Bolívar-Cimé, B., Laborde, J., Macswiney G., M. C. y Sosa, V. J. (2014). Effects of landscape matrix type, patch quality and seasonality on the diet of frugivorous bats in tropical semi-deciduous forest. *Wildlife Research*, 41(5), 454–464. <http://doi.org/10.1071/WR13185>
- Brown, B. V., Borkent, A., Cumming, J. M., Wood, D. M., Woodley, N. E. y Zumbado, M. A. (2009). Manual of central american diptera. *NCR Research Press* (Vol. 1). <http://doi.org/10.1590/S0085-56262011005000051>
- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. y Shostak, A. W. (1997). Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis *et al.* Revisited. *The Journal of Parasitology*, 83(4), 575. <http://doi.org/10.2307/3284227>
- Caldas, C. L., Santos, D., Cardoso, A., Pereira, N., De, V., Bastos, J. C. y Rebelo, M. (2013). Parasitism of ectoparasitic flies on bats in the northern Brazilian cerrado. *Acta Parasitologica*, 58(2), 207–214. <http://doi.org/10.2478/s11686-013-0135-9>

Carrillo-Araujo, M., Tas, N., Alcántara-Hernández, R. J., Gaona, O., Schondube, J. E., Medellín, R. A. y Falcón, L. I. (2015). Phyllostomid bat microbiome composition is associated to host phylogeny and feeding strategies. *Frontiers in Microbiology*, 6, 1–9. <http://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00447>

Castillo, C. G., Eremeeva, M. E., Paskewitz, S. M., Sloan, L. M., Lee, X., Irwin, W. E. y Pritt, B. S. (2015). Detection of human pathogenic *Ehrlichia muris*-like agent in *Peromyscus leucopus*. *Ticks and Tick-Borne Diseases*, 6(2), 155–157. <http://doi.org/10.1016/j.ttbdis.2014.11.006>

Ceballos, G. y Arroyo-Cabrales, J. (2012). Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología*. Disponible en: <http://www.ecologia-unam.com.mx/wp-content/uploads/2016/03/Ceballos-y-Arroyo-2012.pdf>

Ching L.M. y Marshall A. G. (1968) The breeding biology of the bat-fly *Eucampispoda sundaicum* Theodor, 1955 (Diptera: Nycteribiidae). *Malayan Nat J*, 21, 171–180.

Chomel, B. B., Belotto, A. y Meslin, F. X. (2007). Wildlife, Exotic Pets, and Emerging Zoonoses. *Emerging Infectious Diseases*, 13(1), 6–11. <http://doi.org/10.3201/eid1301.060480>

Colín-Martínez, H. y García-Estrada, C. (2016). Richness, infestation and specificity of spinturnicid mites (Acari: Spinturnicidae) on bats in southern Oaxaca, Mexico. *Experimental and Applied Acarology*, 70(2), 155–164. <http://doi.org/10.1007/s10493-016-0066-x>

CONABIO (2016). *Estrategia Nacional sobre Biodiversidad en México*. Disponible en: <http://www.biodiversidad.gob.mx/pais/ENBM.html>. [Consultado en febrero 2018).

Cottontail, V. M., Wellinghausen, N. y Kalko, E. K. V. (2009). Habitat fragmentation and haemoparasites in the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Phyllostomidae) in a tropical lowland forest in Panamá. *Parasitology*, 136(10), 1133–1145. <http://doi.org/10.1017/S0031182009990485>

Cristóbal, C. V., Luis, J., Méndez, A., Domínguez, M. O., Manuel, J., Canche, P. y Hernández, E. R. (2014). Indicadores De Diversidad, Estructura Y Riqueza Para La Conservación De La Biodiversidad Vegetal En Los Paisajes Rurales. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 17, 185–196.

Cuxim-Koyoc, A., Reyes-Novelo, E., Macswiney, M. C. y Aguilar-Rodríguez, P. A. (2016). Nuevos registros de Streblidae (Diptera: Hippoboscoidea) para México. *Revista Colombiana de Entomología*, 42(2), 192–196.

Cuxim-Koyoc, A., Reyes-Novelo, E., Morales-Malacara, J. B., Bolívar-Cimé, B. y Laborde, J. (2015). Streblidae (Diptera: Hippoboscoidea) from Yucatan and Updated Species List for Mexico. *Journal of Medical Entomology*. <http://doi.org/10.1093/jme/tjv117>

Dale, V. H. y Polasky, S. (2007). Measures of the effects of agricultural practices on ecosystem services. *Ecological Economics*, 64(2), 286–296. <http://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.05.009>

Dantas-Torres, F., Soares, F. A. M., Ribeiro, C. E. B. P., Daher, M. R. M., Valença, G. C. y Valim, M. P. (2009). Mites (Mesostigmata: Spinturnicidae and Spelaeorhynchidae) associated with bats in northeast Brazil. *Journal of Medical Entomology*, 46(3), 712–5. <http://doi.org/10.1603/033.046.0340>

Daszak, P., Cunningham, A. A. y Hyatt, A. D. (2000). Emerging infectious diseases of wildlife - threats to biodiversity and human health. *Science*, 287(5452), 443–449.

de Almeida, J. C., Gomes, L. A. C. y Owen, R. D. (2017). Morphometric variation in *Periglischrus torrealbai* (Acari: Spinturnicidae) on three species of host bats (Chiroptera: Phyllostomidae) with a new record of host species. *Parasitology Research*, 117(1), 257–264. <http://doi.org/10.1007/s00436-017-5700-y>

Del Pilar Tarquino-Carbonell, A., Gutiérrez-Díaz, K. A., Galindo-Espinosa, E. Y., Reinoso-Flórez, G., Solari, S. y Guerrero, R. (2015). Ectoparasites Associated With Bats in Northeastern Tolima, Colombia. *Mastozoología Neotropical*, 22(2), 349–358. Disponible en: <http://www.sarem.org.ar>

Despommier, D., Ellis, B. R. y Wilcox, B. A. (2007). The role of ecotones in emerging infectious diseases. *EcoHealth*, 3(4), 281–289. <http://doi.org/10.1007/s10393-006-0063-3>

Dick, C. W. (2007). High host specificity of obligate ectoparasites. *Ecological Entomology*, 32, 446–450.

Dick, C. W. y Dittmar, K. (2014). Parasitic Bat Flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae): Host Specificity and Potential as Vectors. En: Klimpel S, Mehlhorn, H. (eds) Bats (Chiroptera) as Vectors of Diseases and Parasites. (Vol. 5). *Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg*, pp 131-156. <http://doi.org/10.1007/978-3-642-39333-4>.

Dick, C. W. y Miller J. A. (2010). Streblidae (bat flies). In: Brown BV, Wood M, Borkent A, Zumbado M. (eds) Manual of Central American Diptera, vol 2. *NRC Research Press, Ottawa, ON*, pp 1249–1260.

Dick, C. W. y Patterson B. D. (2006). Bat flies: obligate ectoparasites of bats. In: Morand S, Krasnov B, Poulin R (eds) *Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management*. Springer, Berlin, pp 179–194

Dick, C. W. y Patterson, B. D. (2007). Against all odds: Explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *International Journal for Parasitology*, 37(8–9), 871–876. <http://doi.org/10.1016/j.ijpara.2007.02.004>

Dietz, C., von Helversen, O. y Nill D. (2009). *Bats of Britain, Europe and northwest Africa*. London, UK: A and C Black Publishers. 400 pp.

Dirzo, R. (1991). Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo*, 17, 33-46.

Dirzo, R., Aguirre, A. y López, J. (2009). Diversidad florística de las selvas húmedas en paisajes antropizados. *Investigación Ambiental Ciencia y Política Pública*, 1(1), 17–22.

Dittmar, K., Porter, M. L., Murray, S. y Whiting, M. F. (2006). Molecular phylogenetic analysis of nycteribiid and streblid bat flies (Diptera: Brachycera, Calyptratae): Implications for host associations and phylogeographic origins. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(1), 155–170. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.06.008>

Eldridge, D. J., Poore, A. G. B., Ruiz-Colmenero, M., Letnic, M. y Soliveres, S. (2016). Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications*, 26(4), 1273–1283. <http://doi.org/10.1890/15-1234>

Esser, H. J., Foley, J. E., Bongers, F., Herre, E. A., Miller, M. J., Prins, H. H. T. y Jansen, P.

A. (2016). Host body size and the diversity of tick assemblages on Neotropical vertebrates. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 5(3), 295–304. <http://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2016.10.001>

Estrada-Contreras, I., Equihua, M., Castillo Campos, G. y Rojas Soto, O. (2015). Climate change and effects on vegetation in Veracruz, México: an approach using ecological niche modelling. *Acta Botánica Mexicana*, 93(112), 73–93. Disponible en: <http://www.scielo.org.mx/pdf/abm/n112/n112a7.pdf>

Estrada-Peña, A. F. y Sánchez-Acedo, C. (1998). Las garrapatas (Acarina: Ixodidae y Argasidae) parásitas de murciélagos (Mammalia: Chiroptera). Estudio de los hospederos. *Revista Ibérica Parasitológica*, 48, 313-321.

Fain, A., Anastos, G., Camin, J. y Johnston, D. (1967). Notes on the genus *Spelaeorhynchus* description of *S. praecursor* Neumann and of two new species. *Acarologia*, 9(3), 535–556.

Flores O y Gerez P. (1994). Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. 2^{da} ed. CONABIO y UNAM. D.F., México.

Frank, H. K., Mendenhall, C. D., Judson, S. D., Daily, G. C. y Hadly, E. A. (2016). Anthropogenic impacts on Costa Rican bat parasitism are sex specific. *Ecology and Evolution*, 6(14), 4898–4909. <http://doi.org/10.1002/ece3.2245>

Froeschke, G., van der Mescht, L., McGeoch, M. y Matthee, S. (2013). Life history strategy influences parasite responses to habitat fragmentation. *International Journal for Parasitology*, 43(14), 1109–1118. <http://doi.org/10.1016/j.ijpara.2013.07.003>

Gallardo, J. L., Luna, E. y Albarrán, M. (2006). Situación actual y perspectiva de la

producción de carne de bovino en México 2006. *Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca Y Alimentación*, 1, 1–48. Disponible en: <http://www.sagarpa.gob.mx/ganaderia/Publicaciones/Lists/Estudios%20de%20situacin%20actual%20y%20perspectiva/Attachments/3/sitbov06.pdf>

García, E. (2004). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. México: Instituto de Geografía, UNAM. 252 pp.

Gay, N., Olival, K. J., Bumrungsri, S., Siriaronrat, B., Bourgarel, M. y Morand, S. (2014). Parasite and viral species richness of Southeast Asian bats: Fragmentation of area distribution matters. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 3(2), 161–170. <http://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.06.003>

Geissert, D. K. (2004). La geomorfología. In: Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, A.C. y Unión Europea. Xalapa. pp. 159-179.

Gonçalves, F., Fischer, E. y Dirzo, R. (2017). Forest conversion to cattle ranching differentially affects taxonomic and functional groups of Neotropical bats. *Biological Conservation*, 210(4), 343–348. <http://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.021>

Hempson, G. P., Archibald, S. y Bond, W. J. (2017). The consequences of replacing wildlife with livestock in Africa. *Scientific Reports*, 7(17196), 1–10. <http://doi.org/10.1038/s41598-017-17348-4>

Herrin, C. S. y Tipton, J. V. (1967). Spinturnicid mites of Venezuela (Acarina: Spinturnicidae). *Brigham Young University Science Bulletin-Biological Series*, 20(2), 1–72. Disponible en: <https://scholarsarchive.byu.edu/byuscib>.

Hoffmann, A. y G. López-Campos. (2000). Biodiversidad de los ácaros en México. Universidad Nacional Autónoma de México y Conabio, México, D. F. 230 p.

Hornok, S., Estók, P., Kováts, D., Flaisz, B., Takács, N., Szőke, K. y Sprong, H. (2015). Screening of bat faeces for arthropod-borne apicomplexan protozoa: *Babesia canis* and *Besnoitia besnoiti*-like sequences from Chiroptera. *Parasites and Vectors*, 8(1), 441. <http://doi.org/10.1186/s13071-015-1052-6>

Hosseini, P. R., Mills, J. N., Prieur-Richard, A.-H., Ezenwa, V. O., Bailly, X., Rizzoli, A. y Roche, B. (2017). Does the impact of biodiversity differ between emerging and endemic pathogens? The need to separate the concepts of hazard and risk. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1722), 20160129. <http://doi.org/10.1098/rstb.2016.0129>

Hubálek, Z. (2003). Emerging human infectious diseases: Anthroponoses, zoonoses and sapronoses. *Emerging Infectious Diseases*, 9(3), 403–404. <http://doi.org/10.3201/eid0903.020208>

INEGI (2013). Capa de uso de suelo y vegetación. Disponible en: <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/reclnat/usosuelo/>. [Consultado en febrero 2018].

Jacob, J. (2008). Response of small rodents to manipulations of vegetation height in agroecosystems. *Integrative Zoology*, 3(1), 3–10. <http://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2008.00078.x>

Johnson, P. T. J., Wood, C. L., Joseph, M. B., Preston, D. L., Haas, S. E. y Springer, Y. P. (2016). Habitat heterogeneity drives the host-diversity-begets-parasite-diversity relationship:

evidence from experimental and field studies. *Ecology Letters*, 19(7), 752–761. <http://doi.org/10.1111/ele.12609>

Jensen, K., Ensink, P., Jayasinghe, G., Van der Hoek, W., Cairncross, S. y Dalsgaard, A. (2002). Domestic transmission routes of pathogens: The problem of in-house contamination of drinking water during storage in developing countries. *Tropical Medicine and International Health*, 7(7), 604–609. <http://doi.org/10.1046/j.1365-3156.2002.00901.x>

Kaur, N. y Kaur, H. (2014). A Study on the Occurrence, Prevalence and Species Composition of Mite Fauna in Human Dwellings of Patiala City, Punjab (India). *Indian J. Sci. Res*, 8(1), 91–97.

Kazak, C., Döker, İ. y Karut, K. (2017). First record of invasive tomato spider mite *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) in Turkey. *International Journal of Acarology*, 43(4), 325–328. <http://doi.org/10.1080/01647954.2017.1294199>

Killilea, M. E., Swei, A., Lane, R. S., Briggs, C. J. y Ostfeld, R. S. (2008). Spatial Dynamics of Lyme Disease: A Review. *EcoHealth*, 5(2), 167–195. <http://doi.org/10.1007/s10393-008-0171-3>

King, K. C., McLaughlin, J. D., Gendron, A. D., Pauli, B. D., Giroux, I., Rondeau, B. y Marcogliese, D. J. (2007). Impacts of agriculture on the parasite communities of northern leopard frogs (*Rana pipiens*) in southern Quebec, Canada. *Parasitology*, 134(14), 2063–2080. <http://doi.org/10.1017/S0031182007003277>

Klimpel, S. (2014). Bats (Chiroptera) as Vectors of Diseases and Parasites. (H. Mehlhorn, Ed.) (Vol. 5). *Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg*. <http://doi.org/10.1007/978-3-642->

39333-4

Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Medvedev, S. G., Vatschenok, V. S. y Khokhlova, I. S. (1997). Host-habitat relations as an important determinant of spatial distribution of flea assemblages (Siphonaptera) on rodents in the Negev Desert. *Parasitology*, 114(2), 159–173. <http://doi.org/10.1017/S0031182096008347>

Kruse, H., Kirkemo, A. y Handeland, K. (2004). Wildlife as Source of Zoonotic Infections. *Emerging Infectious Disease*, 10(12), 2067–2072. <http://doi.org/10.3201/eid1012.040707>

Kunz, T. H., de Torrez, E. B., Bauer, D., Lobova, T. y Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1–38. <http://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>

Lehmann, T. (1993). Ectoparasites: Direct impact on host fitness. *Parasitology Today*, 9(1), 13–17. [http://doi.org/10.1016/0169-4758\(93\)90154-8](http://doi.org/10.1016/0169-4758(93)90154-8)

Leisnham, P. T., Lester, P. J., Slaney, D. P. y Weinstein, P. (2004). Anthropogenic Landscape Change and Vectors in New Zealand: Effects of Shade and Nutrient Levels on Mosquito Productivity. *EcoHealth*, 1(3), 306–316. <http://doi.org/10.1007/s10393-004-0026-5>

Leroy, E. M., Kumulungui, B., Pourrut, X., Rouquet, P., Hassanin, A., Yaba, P. y Swanepoel, R. (2005). Fruit bats as reservoirs of Ebola virus. *Nature*, 438(7068), 575–576. <http://doi.org/10.1038/438575a>

Leulmi, H., Aouadi, A., Bitam, I., Bessas, A., Benakhla, A., Raoult, D. y Parola, P. (2016). Detection of *Bartonella tamiiae*, *Coxiella burnetii* and rickettsiae in arthropods and tissues from wild and domestic animals in northeastern Algeria. *Parasites and Vectors*, 9(1), 1–8.

<http://doi.org/10.1186/s13071-016-1316-9>

Linhares, A. X. y Komeno, C. A. (2000). *Trichobius joblingi*, *Aspidoptera falcata*, and *Megistopoda proxima* (Diptera : Streblidae) parasitic on *Carollia perspicillata* and *Sturnira lillium* (Chiroptera : Phyllostomidae) in southeastern Brazil: sex ratios, seasonality, host site preference, and effec. *The Journal of Parasitology*, 86(1), 167–170.
[http://doi.org/10.1645/0022-3395\(2000\)086\[0167:TJAFAM\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1645/0022-3395(2000)086[0167:TJAFAM]2.0.CO;2)

Lindquist, E. E., G. W. Krantz y D. E. Walter. (2009). Classification. In A manual of Acarology, G. W. Krantz y D. E. Walter (eds.). *Texas Tech University Press*, Lubbock, Texas. p. 97-103.

Lira-Noriega, A., Guevara, S., Laborde, J. y Sánchez-Ríos, G. (2007). Composición florística en potreros de los Tuxtlas, Veracruz, México. *Acta Botanica Mexicana*, 80, 59–87.
Disponible en: <http://www.scielo.org.mx/pdf/abm/n80/n80a6.pdf>

Loftis, A. D., Gill, J. S., Schriefer, M. E., Levin, M. L., Eremeeva, M. E., Gilchrist, M. J. R. y Dasch, G. A. (2005). Detection of *Rickettsia*, *Borrelia*, and *Bartonella* in *Carios kelleyi* (Acari: Argasidae). *Journal of Medical Entomology*, 42(3), 473–480.
[http://doi.org/10.1603/0022-2585\(2005\)042\[0473:DORBAB\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1603/0022-2585(2005)042[0473:DORBAB]2.0.CO;2)

López-Pérez, A. M. (2017). Aspectos ecológicos y filogenéticos de la interacción entre bacterias, pulgas y carnívoros silvestres de la reserva de la biósfera Janos, Chihuahua, México. Tesis DC (MVZ) Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México.

Lourenço, E. C., Almeida, J. C. y Famadas, K. M. (2016). Richness of ectoparasitic flies (Diptera: Streblidae) of bats (Chiroptera) a systematic review and meta-analysis of studies in Brazil. *Parasitology Research*, 115(11), 4379–4388. <http://doi.org/10.1007/s00436-016-5223-y>

Lourenço, S. I. y Palmeirim, J. M. (2008). Which factors regulate the reproduction of ectoparasites of temperate-zone cave-dwelling bats? *Parasitology Research*, 104, 127–134. <https://doi.org/10.1007/s00436-008-1170-6>

Lučan, R. K., Bandouchova, H., Bartonička, T., Pikula, J., Zahradníková, A., Zukal, J. y Martínková, N. (2016). Ectoparasites may serve as vectors for the white-nose syndrome fungus. *Parasites and Vectors*, 9(1), 1–5. <http://doi.org/10.1186/s13071-016-1302-2>

Ma, J., Huang, X., Qin, X., Ding, Y., Hong, J., Du, G., Li, X., Gao, W., Zhang, Z., Wang, G., Wang, N. y Zhang, Z. (2017). Large manipulative experiments revealed variations of insect abundance and trophic levels in response to the cumulative effects of sheep grazing. *Scientific Reports*, 7(11297), 1-10. <http://doi.org/10.1038/s41598-017-11891-w>

Mackenzie, K. y Hemmingsen, W. (2014). Parasites as biological tags in marine fisheries research: European Atlantic waters. <http://doi.org/10.1017/S0031182014000341>

Maldonado, M. N., Grande, D. J., Fuentes, E. E., Hernández, S., Pérez-Gil, F. y Gómez, A. (2008). The silvopastoral systems in the humid tropical region of Mexico: Tabasco's case. *Zootecnia Tropical*, 26(3), 305–308. Disponible en: http://www.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S079872692008000300032&lng=en&nrm=iso&tlng=es.

Mbora, D. N. M. y McPeck, M. A. (2009). Host density and human activities mediate increased parasite prevalence and richness in primates threatened by habitat loss and fragmentation. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 210–218. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01481.x>

Medellín, R. A., Arita, H. T. y Sánchez, H. O. (2008). Identificación de los murciélagos de México, clave de campo (2ª ed.) México, D.F: Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Medellín, R. A., Equihua, M. y Amin, M. A. (2000). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforest. *Conservation Biology*, 14(6), 1666–1675. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99068.x>

Morales-Malacara, J. B. (1998). Ácaros mesostigmata parásitos de murciélagos de México. Tesis Ph D (Biol) Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Morales-Malacara, J. B., Aldana, L. Y. M., Reyes-Novelo, E., Almazán-Marín, C. E., Ruiz-Piña, H. A., Cuxim-Koyoc, A. y Ojeda, M. (2017). Redescription of *Periglischrus herrerae* (Acari: Spinturnicidae) Associated to *Desmodus rotundus* (Chiroptera: Phyllostomidae: Desmodontinae), With a Description of Adult Female Heteromorphism and an Analysis of its Variability Throughout the Neotropics. *Journal of Medical Entomology*, 20(10), 1–17. <http://doi.org/10.1093/jme/tjx202>

Morales-Malacara, J. B. y López-Ortega, G. (2001). A New Species of the Genus *Periglischrus* (Acari: Mesostigmata: Spinturnicidae) on *Choeronycteris mexicana* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Central Mexico. *J. Med. Entomol.*, 38(2), 153–160. <http://doi.org/10.1603/0022-2585-38.2.153>

Morand, S., Krasnov, B. R. y Poulin, R. (2006). *Micromammals and Macroparasites. Micromammals and Macroparasites: From Evolutionary Ecology to Management*. Japón: Springer-Verlag Tokyo. <http://doi.org/10.1007/978-4-431-36025-4>

Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Reanalyzing alpha diversity: alternatives to understand and compare information about ecological communities. Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 1249–1261. Disponible en: <http://www.scielo.org.mx.pbidi.unam.mx:8080/pdf/rmbiodiv/v82n4/v82n4a19.pdf>

Morisita, M. (1959). Measuring of Interspecific Association and Similarity Between Communities. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E (Biology)*. Disponible en: http://reference.morisita.gr.jp/paper_pdf/56.pdf

Neuhaus, B., Schmid, T. y Riedel, J. (2017). Collection management and study of microscope slides: Storage, profiling, deterioration, restoration procedures, and general recommendations. *Zootaxa* (Vol. 4322). <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4322.1.1>

Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A. y Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <http://doi.org/10.1038/nature14324>

Norris, D. E. (2004). Mosquito-borne Diseases as a Consequence of Land Use Change. *EcoHealth*, 1(1), 19–24. <http://doi.org/10.1007/s10393-004-0008-7>

Ortega, J y Arita, H. T. (2004). Estructura social y movimiento de los murciélagos zapoteros (*Artibeus jamaicensis*) en un ambiente poligínico. En: V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín

(Eds.), *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa* (pp. 363–374). México, D.F: Instituto de Biología e Instituto de Ecología, UNAM.

Ostfeld, R. S. y Keesing, F. (2000). Biodiversity and disease risk: The case of lyme disease. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 14(3), 722–728. <http://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99014.x>

Overall, W. L. (1980). Host-relations of the bat fly *Megistopoda aranea* (Diptera: Streblidae) in Panama. *Univ Kans Sci Bull*, 52, 1–20.

Paras, K. L., Little, S. E., Reichard, M. V. y Reiskind, M. H. (2012). Detection of *Dirofilaria immitis* and *Ehrlichia* Species in Coyotes (*Canis latrans*), from Rural Oklahoma and Texas. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 12(7), 619–621. <http://doi.org/10.1089/vbz.2011.0815>

Parola, P., Paddock, C. D. y Raoult, D. (2005). Tick-Borne Rickettsioses around the World : Emerging Diseases Challenging Old Concepts Tick-Borne Rickettsioses around the World : Emerging Diseases Challenging Old Concepts, 18(4), 719–756. <http://doi.org/10.1128/CMR.18.4.719>

Parolin, L. C., Bianconi, G. V. y Mikich, S. B. (2016). Consistency in fruit preferences across the geographical range of the frugivorous bats *Artibeus*, *Carollia* and *Sturnira* (Chiroptera). *Iheringia. Série Zoologia*, 106. <http://doi.org/10.1590/1678-4766e2016010>

Patterson, B. D., Dick, C. W. y Dittmar, K. (2007). Roosting Habits of Bats Affect Their Parasitism by Bat Flies (Diptera: Streblidae). *Source Journal of Tropical Ecology Journal of Tropical Ecology*, 23(23). <http://doi.org/10.1017/S0266467406003816>

Patterson, B. D., Dick, C. W. y Dittmar, K. (2008). Parasitism by bat flies (Diptera:

Streblidae) on neotropical bats: Effects of host body size, distribution, and abundance. *Parasitology Research*, 103(5), 1091–1100. <http://doi.org/10.1007/s00436-008-1097-y>

Patterson, B. D., Dick, C. W. y Dittmar, K. (2009). Nested distributions of bat flies (Diptera: Streblidae) on Neotropical bats: Artifact and specificity in host-parasite studies. *Ecography*, 32(3), 481–487. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05727.x>

Patz, J. A., Daszak, P., Tabor, G. M., Aguirre, A. A., Pearl, M., Epstein, J. y Zakarov, V. (2004). Unhealthy landscapes: Policy recommendations on land use change and infectious disease emergence. *Environmental Health Perspectives*, 112(10), 1092–1098. <http://doi.org/10.1289/ehp.6877>

Pérez, T. M., Guzmán-Cornejo, C., Montiel-Parra, G., Paredes-León, R. y Rivas, G. (2014). Biodiversidad de ácaros en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 399–407. <http://doi.org/10.7550/rmb.36160>

Pilosof, S., Dick, C. W., Korine, C., Patterson, B. D. y Krasnov, B. R. (2012). Effects of Anthropogenic disturbance and climate on patterns of bat fly parasitism. *PLOS ONE*, 7(7), 1–7. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0041487>

Poinar, G. y Brown, A. (2012). The first fossil streblid bat fly, *Enischnomyia stegosoma* n. g., n. sp. (Diptera: Hippoboscoidea: Streblidae). *Systematic Parasitology*, 81(2), 79–86. <http://doi.org/10.1007/s11230-011-9339-2>

Poo-Muñoz, D. A., Elizondo-Patrone, C., Escobar, L. E., Astorga, F., Bermúdez, S. E., Martínez-Valdebenito, C. y Medina-Vogel, G. (2016). Fleas and Ticks in Carnivores From a Domestic–Wildlife Interface: Implications for Public Health and Wildlife. *Journal of*

Medical Entomology, 53(6), 1433–1443. <http://doi.org/10.1093/jme/tjw124>

Rabinowitz, P. M., Gordon, Z., Holmes, R., Taylor, B., Wilcox, M., Chudnov, D. y Dein, F. J. (2005). Animals as sentinels of human environmental health hazards: An evidence-based analysis. *EcoHealth*, 2(1), 26–37. <http://doi.org/10.1007/s10393-004-0151-1>

Rabinowitz, P. M., Odofin, L. y Dein, F. J. (2008). From “us vs. them” to “shared risk”: Can animals help link environmental factors to human health? *EcoHealth*, 5(2), 224–229. <http://doi.org/10.1007/s10393-008-0170-4>

Ramírez-Lucho, I., Coates, R. y González-Christen, A. (2017). The understory bat community in a fragmented landscape in the lowlands of the Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Therya*, 8(2), 99–107. <http://doi.org/10.12933/therya-17-463>

Ramírez-Pulido J., González-Ruiz N., Gardner A. L. y Arroyo-Cabrales J. (2014). List of recent land mammals of Mexico, 2014. *Spec Publ Mus Texas Tech Univ*, 63, 1–69.

Ramirez-Tinoco, J., Martínez Damián, M. A., García Mata, R., Hernández Garay, A. y Mora Flores, J. S. (2011). Aplicación de un sistema de demanda casi ideal (AIDS) a cortes de carnes de bovino, porcino, pollo, huevo y tortilla en el periodo de 19995-2008. *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 2(1), 39–51. Disponible en: <http://www.scielo.org.mx/pdf/rmcp/v2n1/v2n1a4.pdf>

Reeves, A. W. K., Loftis, A. D. y Beck, J. (2013). A New Species of *Nycterophilia* (Diptera: Streblidae) from the Antillean Fruit-eating Bat , *Brachyphylla cavernarum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Entomological Science*, 48(2), 114–117. <http://doi.org/http://dx.doi.org/10.18474/0749-8004-48.2.114>

Reeves, W. K., Dowling, A. P. y Dasch, G. A. (2006). Rickettsial agents from parasitic Dermanyssidae (Acari: Mesostigmata). *Experimental and Applied Acarology*, 38(2–3), 181–188. <http://doi.org/10.1007/s10493-006-0007-1>

Reyes-Novelo, E., Ruíz-Piña, H., Escobedo-Ortegón, J., Rodríguez-Vivas, I., Bolio-González, M., Polanco-Rodríguez, Á. y Manrique-Saide, P. (2011). Situación actual y perspectivas para el estudio de las enfermedades zoonóticas emergentes, reemergentes y olvidadas en la península de Yucatán, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 14(1), 35–54. Disponible en: <http://www.redalyc.org/pdf/939/93915703003.pdf>

Rico-Chávez, O., Ojeda-Flores, R., Zambrana-Torrel, C. M., Loza Rubio, E., Aguirre, A. A. y Suzán, G. (2015). Diversidad viral de comunidades de murciélagos en paisajes transformados de México. *Veterinaria México*, 2(1), 1–23. <http://doi.org/DOI:10.21753/vmoa.2.1.344>

Robinson, R. A. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39, 157–176. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00695.x>

Rojero-Vázquez, E., Gordillo-Pérez, G. y Weber, M. (2017). Infection of *Anaplasma phagocytophilum* and *Ehrlichia spp.* in Opossums and Dogs in Campeche, Mexico: The Role of Tick Infestation. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5 (12), 161. <http://doi.org/10.3389/fevo.2017.00161>

Rudnick A. (1960). A revision of the mites of the family Spinturnicidae (Acarina). *Univ Calif Publ Entomol*, 17, 157–284.

Ruedas, L. A., Salazar-Bravo, J., Tinnin, D. S., Armién, B., Cáceres, L., García, A. y Mills,

J. N. (2004). Community ecology of small mammal populations in Panamá following an outbreak of Hantavirus pulmonary syndrome. *Journal of Vector Ecology*, 29(1).

Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. México: 1ra Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 504 pp. <http://doi.org/10.2307/1219727>

SAGARPA (2015). Disponible en: <http://www.gob.mx/sagarpa/articulos/ganaderia-bovina-y-sus-derivados>. [Consultado en diciembre 2017].

Sala, O.E., Stuart Chapin, F., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfeld, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., LeRoy Poff, N., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. y Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.

Sashika, M., Abe, G., Matsumoto, K. y Inokuma, H. (2011). Molecular Survey of *Anaplasma* and *Ehrlichia* Infections of Feral Raccoons (*Procyon lotor*) in Hokkaido, Japan. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 11(4), 349–354. <http://doi.org/10.1089/vbz.2010.0052>

Seneviratne, S. S., Fernando, H. C. y Udagama-Randeniya, P. V. (2009). Host specificity in bat ectoparasites: A natural experiment. *International Journal for Parasitology*, 39(9), 995–1002. <http://doi.org/10.1016/j.ijpara.2008.12.009>

Sikes, R. S. y Gannon, W. L. (2011). Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 235–253. <http://doi.org/10.1644/10-MAMM-F-355.1>

Stanko, M., Krasnov, B. R. y Morand, S. (2006). Relationship between host abundance and

parasite distribution: Inferring regulating mechanisms from census data. *Journal of Animal Ecology*, 75(2), 575–583. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01080.x>

Suzán, G., Armién, A., Mills, J. N., Marcé, E., Ceballos, G., Ávila, M. y Yates, T. L. (2008). Epidemiological considerations of rodent community composition in fragmented landscapes in Panama. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 684–690. <http://doi.org/10.1644/07-MAMM-A-015R1.1>

Suzán, G., Marcé, E., Giermakowski, J. T., Armién, B., Pascale, J., Mills, J. y Yates, T. L. (2008). The effect of habitat fragmentation and species diversity loss on hantavirus prevalence in Panama. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1149, 80–83. <http://doi.org/10.1196/annals.1428.063>

Szóke, K y Hornok, S. (2016). Epidemiological importance of bats (Chiroptera) in Europe, with emphasis on their blood-sucking ectoparasites as potential transmitters of vector-borne pathogens. *Magy Állatorvos*, 138, 15–29.

Tablada, N., Elena, M., López, G., Albarado, G. y Cruz, J. (2008). Potential for alternative tourism in the municipality of Paso de Ovejas, Veracruz. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 8(2), 199–208. Disponible en: <http://www.redalyc.org/pdf/939/93980210.pdf>

Taylor, C. K. (2014). Two further neocaeculus species (Acari: Prostigmata: Caeculidae) from Barrow Island, Western Australia. *Acarologia*, 54(3), 347–358. <http://doi.org/10.1051/acarologia/20142136>

Taylor, M. L., Chávez-Tapia, C. B., Vargas-Yañez, R., Rodríguez-Arellanes, G., Peña-

Sandoval, G. R., Toriello, C. y Reyes-Montes, M. R. (1999). Environmental conditions favoring bat infection with *Histoplasma capsulatum* in Mexican shelters. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 61(6), 914–919. <http://doi.org/10.4269/ajtmh.1999.61.914>

Tello, J. S., Stevens, R. D. y Dick, C. W. (2008). Patterns of species co-occurrence and density compensation: A test for interspecific competition in bat ectoparasite infracommunities. *Oikos*, 117(5), 693–702. <http://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16212.x>

Ter Hofstede, H. M. y Fenton, M. B. (2005). Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of neotropical bats. *Journal of Zoology*, 266(4), 333–340. <http://doi.org/10.1017/S095283690500693X>

Tlapaya-Romero, L., Horváth, A., Gallina-Tessaro, S., Naranjo, E. J. y Gómez, B. (2015). Prevalencia y abundancia de moscas parásitas asociadas a una comunidad de murciélagos cavernícolas en la Trinitaria, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 377–385. <http://doi.org/10.1016/j.rmb.2015.04.012>

Trilleras, J. M., Jaramillo, V. J., Vega, E. V. y Balvanera, P. (2015). Effects of livestock management on the supply of ecosystem services in pastures in a tropical dry region of western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 211, 133–144. <http://doi.org/10.1016/j.agee.2015.06.011>

Valtonen, E. T., Holmes, J. C., Aronen, J. y Rautalahti, I. (2003). Parasite communities as indicators of recovery from pollution: Parasites of roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in Central Finland. *Parasitology*, 126, 43–52.

<http://doi.org/10.1017/S0031182003003494>

Villa, B. (1966). Los murciélagos de México. Instituto de Biología, UNAM. México D.F. 491 pp.

Voigt, C. C. y Kingston, T. (2016). Bats in the anthropocene: Conservation of bats in a changing world. *Springer*. <http://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9>

Wenzel, R. L. (1976). The streblid batflies of Venezuela (Diptera: Streblidae). *Brigham Young University Science Bulletin-Biological Series*, 20(4), 1–177. Disponible en: <http://scholarsarchive.byu.edu/byuscib>

Whitaker, J. O. y Morales-Malacara, J. B. (2005). Ectoparasites and other associates (Ectodytes) of Mammals of Mexico. En V. Sánchez-Cordero y R. Medellín (Eds.). *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa*. Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología, UNAM; CONABIO. D.F. México. Pp. 535-666. ISBN 970-32-2603-5.

WHO (2006). The Control of Neglected Zoonotic Diseases A route to poverty alleviation, World Health Organization, 1–65. Disponible en: http://www.who.int/zoonoses/Report_Sept06.pdf. [Consultado en febrero 2018].

WHO (2014). A Global Brief on Vector-Borne Diseases, World Health Organization. Disponible en: http://apps.who.int/iris/bitstream/10665/111008/1/WHO_DCO_WHD_2014.1_eng.pdf. [Consultado en febrero 2018].

WHO (2016). Vector-borne diseases. Disponible en:

<http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs387/en/>. [Consultado en febrero 2018].

Winter, A. S., Hathaway, J. J. M., Kimble, J. C., Buecher, D. C., Valdez, E. W., Porras-Alfaro, A. y Northup, D. E. (2017). Skin and fur bacterial diversity and community structure on American southwestern bats: effects of habitat, geography and bat traits. *PeerJ*, 5, e3944. <http://doi.org/10.7717/peerj.3944>

Yeates, D. K. y Wiegmann, B. M. (1999). Congruence and controversy: Toward a Higher-Level Phylogeny of Diptera. *Annual Review of Entomology*, 44(1), 397–428. <http://doi.org/10.1146/annurev.ento.44.1.397>

Zhang, Z. (2011). Animal Biodiversity: An Outline of Higher-Level Classification and Survey of Taxonomic Richness, *Zootaxa*, 3148, 99–103. Disponible en: http://www.nhm.ac.uk/hosted_sites/acarology/zhang/pub/Arthropoda_zt03148p103.pdf.