



**CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y DE ESTUDIOS  
AVANZADOS DEL INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

**UNIDAD MÉRIDA**

**DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA HUMANA**

**Roedores supercontagiosos de ectoparásitos en un contexto de  
cambio de uso de suelo en un bosque tropical estacional de la  
Península de Yucatán**

Tesis que presenta

**Eduardo Emir Palomo Arjona**

Para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias**

**en la especialidad de Ecología Humana**

Director de tesis:

**Dr. Carlos Napoleón Ibarra Cerdeña**

Mérida, Yucatán, México

Noviembre, 2022

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca de manutención para poder realizar mis estudios de posgrado.

Al CINVESTAV-IPN, Unidad Mérida, por permitirme ingresar al posgrado y por el apoyo otorgado para asistir al VIII Congreso Mexicano de Ecología. De igual forma, agradezco a los fondos otorgados por el proyecto “Análisis de los efectos de la deforestación y la defaunación selectiva en la transmisión de parásitos en ambientes Tropicales”, financiado por Sep-Cinvestav (FIDSC2018/160) a CNIC.

A mi director de tesis, el Dr. Carlos Ibarra por aceptarme como su estudiante, por brindarme su atención y apoyo durante todo el proceso. Agradezco su conocimiento compartido durante los cursos, las reuniones y asesorías presenciales y a distancia. Por incentivar en mí el deseo de continuar con mi formación académica.

A mi comité asesor, el Dr. Sudip Datta y la Dra. Mariel Aguilar, por otorgarme sus valiosas aportaciones durante la realización de esta tesis, por su disponibilidad y su atención.

A Pilar Ibarra, mi compañera durante todo el trabajo de campo; agradezco el apoyo en la logística de las salidas, las discusiones enriquecedoras y la compañía durante todos esos meses en campo. De igual forma, a Armín Uc, nuestro compañero técnico, guía y mano derecha durante el trabajo de campo, por todo su conocimiento del campo y el esfuerzo que realizó junto con nosotros. También, agradezco a todos los compañeros que ofrecieron una mano durante estos largos muestreos.

A la Reserva Biocultural Kaxil Kiuic y al director James Callaghan, por permitirnos el acceso a sus instalaciones para la realización del trabajo de campo.

A la Dra. Mariel Aguilar y a la Universidad Veracruzana, por permitirme el acceso y las facilidades a sus instalaciones para realizar mi estancia en el Laboratorio de Parasitología para la identificación de mis muestras. Agradezco el apoyo otorgado por los estudiantes de posgrado durante esta estancia.

A Celeste Vorrath por la ayuda y orientación otorgada durante este proceso. Por su disposición y amabilidad al responder mis dudas, cuando fui un dolor de cabeza.

A mis compañeros de generación por compartir su conocimiento durante las clases y por su apoyo otorgado en este proceso estudiantil. A los compañeros del Laboratorio de Ecología y Zoonosis por su apoyo en campo, en logística y las aportaciones compartidas durante los seminarios.

A las amistades que conocí durante el posgrado Mariela, María José, Pili, Marijose, Sabina y Nataly, por todas las experiencias que vivimos, la compañía y el apoyo. Y a mis amigos de vida Erik, Ismael, Yessica, Delmar, Alfredo, Ingrid y Yessenia, por motivarme a ingresar a la maestría, persistir y finalizarla, por brindarme su apoyo cercano o a la distancia.

A mi familia, por todo su apoyo incondicional durante estos dos años de formación, por motivarme durante este proceso y por inyectar ese apoyo emocional que siempre necesité. Gracias por todo.

# ÍNDICE DE CONTENIDO

<b>RESUMEN .....</b>	<b>vii</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>viii</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>1</b>
<b>2. MARCO TEÓRICO .....</b>	<b>5</b>
2.1 ¿Qué es un supercontagador?.....	5
2.1.1 Heterogeneidad de transmisión en supercontagadores.....	6
2.2 Cambio de uso de suelo en la Península de Yucatán.....	10
2.2.1 Origen de la milpa en Mesoamérica .....	11
2.2.2 La milpa maya .....	11
2.2.3 Efectos de la milpa en la comunidad vegetal.....	14
2.2.4 Efectos en la estructura de la fauna silvestre .....	15
2.3 Pequeños roedores de la Península de Yucatán.....	18
2.3.1 Distribución de roedores ante el cambio de uso de suelo.....	18
2.3.2 Ectoparásitos en roedores de Yucatán.....	21
2.3.3 Patógenos con potencial zoonótico en roedores .....	23
<b>3. OBJETIVOS.....</b>	<b>28</b>
3.1 Objetivo general.....	28
3.2 Objetivos específicos .....	28
<b>4. METODOLOGÍA .....</b>	<b>29</b>
4.1 Tipo de investigación .....	29
4.2 Área de estudio .....	29
4.2.1 Localización del área de estudio.....	29
4.2.2 Sitios de estudio.....	31
4.3 Trabajo de campo .....	34

4.3.1 Muestreo de roedores.....	34
4.3.2 Registro de atributos intraespecíficos y poblacionales .....	36
4.3.3 Colecta de ectoparásitos .....	37
4.4 Análisis parasitológico.....	40
4.5 Análisis estadístico.....	40
4.5.1 Análisis de los atributos dentro del gradiente de uso del suelo .....	40
4.5.2 Caracterización de la comunidad de ectoparásitos.....	42
4.5.3 Análisis de la relación entre las variables de estudio y los parámetros de infección.....	42
<b>5. RESULTADOS.....</b>	<b>44</b>
5.1 Riqueza y abundancia en la comunidad de roedores .....	44
5.2 Análisis de los atributos intraespecíficos y poblacionales de los roedores ..	46
5.3 Comunidad de ectoparásitos identificados en roedores.....	49
5.4 Análisis de ectoparásitos de acuerdo a los atributos y al cambio de uso de suelo .....	55
<b>6. DISCUSIÓN .....</b>	<b>57</b>
6.1 Riqueza y abundancia de roedores dentro del gradiente de estudio .....	57
6.2 Efecto del uso de suelo en los atributos de los roedores .....	59
6.3 Diversidad de ectoparásitos.....	61
6.4 Importancia zoonótica de los ectoparásitos .....	63
6.5 Efecto de los atributos intraespecíficos y el cambio de uso de suelo en la diversidad de ectoparásitos .....	65
<b>7. CONCLUSIONES .....</b>	<b>69</b>
<b>8. REFERENCIAS.....</b>	<b>71</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Presencia de roedores en la Península de Yucatán en publicaciones durante el período de 1995-2020 .....	<b>20</b>
<b>Figura 2.</b> Localización de la Reserva Estatal Biocultural del Puuc (Adaptación de Google Earth, 2021).....	<b>30</b>
<b>Figura 3.</b> Sitios de muestreo dentro de la Reserva Estatal Biocultural del Puuc en el municipio de Oxkutzcab (Adaptación de Google Earth, 2021). Color verde fuerte: selva madura; verde bajo: selva en regeneración; amarillo: sitios de cultivos .....	<b>32</b>
<b>Figura 4.</b> Inspección de ectoparásitos en roedores utilizando microscopio estereoscópico .....	<b>39</b>
<b>Figura 5.</b> Roedores capturados de acuerdo al sitio de estudio.....	<b>44</b>
<b>Figura 6.</b> Fotografías de los ectoparásitos identificados. A) <i>Amblyomma</i> sp. B) <i>Ixodes</i> sp. C) Ácaro Listrophoridae. D) Ácaro morfotipo 1. E) Ácaro morfotipo 2. F) Ácaro morfotipo 3. G) Ácaro morfotipo 4. H) <i>Hoplopleura arizonensis</i> . I) <i>Hoplopleura oryzomydis</i> . J) <i>Fahrenholzia</i> sp. K) <i>Xenopsylla cheopis</i> . L) <i>Cuterebra</i> sp.....	<b>50</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Atributos poblacionales e intraespecíficos fisiológicos asociados a los individuos supercontagiadores .....	<b>8</b>
<b>Tabla 2.</b> Atributos intraespecíficos conductuales asociados a los individuos supercontagiadores.....	<b>9</b>
<b>Tabla 3.</b> Listado de roedores silvestres de la Península de Yucatán, sus atributos de vida y la tolerancia a la perturbación.....	<b>19</b>
<b>Tabla 4.</b> Porcentajes promedio de captura en comunidades de roedores en publicaciones realizadas (1995-2020) en la Península de Yucatán .....	<b>21</b>
<b>Tabla 5.</b> Listado de ectoparásitos reportados en roedores en el Estado de Yucatán .....	<b>22</b>
<b>Tabla 6.</b> Patógenos zoonóticos o potencialmente zoonóticos reportados en roedores de la Península de Yucatán, durante los últimos 25 años.....	<b>25</b>
<b>Tabla 7.</b> Especies de roedores capturados en el gradiente de estudio (n= 160) ..	<b>45</b>
<b>Tabla 8.</b> Cálculo de razón en atributos predictores en la hipótesis de supercontagiador en los roedores de acuerdo al sitio (n= 160).....	<b>48</b>
.....¡Error! Marcador no definido.	
<b>Tabla 9.</b> Ectoparásitos colectados de acuerdo al periodo de inspección (n= 20,101) .....	<b>51</b>
<b>Tabla 10.</b> Abundancia de garrapatas por estadio de desarrollo de acuerdo a la especie de roedor (n= 492) .....	<b>52</b>
<b>Tabla 11.</b> Prevalencia (IC) de ectoparásitos de acuerdo a la especie de hospedero (n= 160).....	<b>54</b>
<b>Tabla 12.</b> Resultados de modelos lineales generalizados para evaluar la relación entre parámetros de infección de acuerdo a los atributos poblacionales e intraespecíficos, y a la edad de la vegetación .....	<b>56</b>

## RESUMEN

Los supercontagiadores son individuos con un alto potencial de transmisión de parásitos comparado con el resto de la población. Esta heterogeneidad de transmisión individual puede verse influenciada por atributos fisiológicos y conductuales. El cambio de uso de suelo influye en la diversidad de hospederos, en roedores la abundancia de especies sinantrópicas aumenta. En Yucatán, se han identificado parásitos albergados en roedores que pueden ser de potencial zoonótico, algunos de estos patógenos pueden transmitirse por la picadura de ectoparásitos. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del cambio de uso de suelo en la proliferación de roedores supercontagiadores de ectoparásitos dentro de la Reserva Estatal Biocultural del Puuc. Se realizaron capturas de roedores dentro de un gradiente caracterizado por vegetación en diferente etapa sucesional y uso de suelo en el municipio de Oxkutzcab, Yucatán, de junio de 2021 a marzo de 2022. Se analizó la relación entre los atributos poblacionales e intraespecíficos de los roedores con respecto a la intensidad y diversidad de infección por ectoparásitos. Se capturaron 160 roedores pertenecientes a seis especies. La mayor riqueza y abundancia se encontró en los sitios agrícolas. Se identificaron 12 artrópodos ectoparásitos. La mayor riqueza se encontró en las especies *Heteromys gaumeri* y *Sigmodon toltecus*. Las garrapatas *Amblyomma* e *Ixodes*, y la pulga *Xenopsylla cheopis* pueden ser vectores de agentes zoonóticos. Se identificó que los roedores machos con un bajo tamaño y una alta condición corporal, y con tendencias altas de agresividad podrían ser individuos claves dentro de la comunidad de roedores con un potencial supercontagiador de ectoparásitos.

## ABSTRACT

Superspreaders are individuals with a high potential for parasite transmission compared to the general population. Physiological and behavioral attributes may influence this individual transmission heterogeneity. Land use change impacts the diversity of hosts; in rodents, the abundance of synanthropic species increases. In Yucatan, rodent-hosted parasites have been identified that may have zoonotic potential; some of these pathogens can be transmitted by the bite of ectoparasites. The study aimed to evaluate the effect of land-use change on the proliferation of superspreading rodents of ectoparasites in the Puuc Biocultural Reserve. Rodents were captured within a gradient characterized by vegetation in different successional stages and land use in Oxkutzcab, Yucatan, from June 2021 to March 2022. The relationship between intraspecific and population attributes of rodents to the intensity and diversity of infection by ectoparasites was analyzed. One hundred sixty rodents of six species were captured, where the highest richness and abundance of rodents was found in agricultural sites. Twelve ectoparasitic arthropods were identified, where the highest richness was found in the species *Heteromys gaumeri* and *Sigmodon toltecus*. *Amblyomma* and *Ixodes* ticks, and *Xenopsylla cheopis* fleas can function as vectors of zoonotic agents. It was identified that male rodents with a small size, high body condition, and highly aggressive tendencies could be key individuals within the rodent community with a superspreading potential to transmit ectoparasites.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los supercontagiadores son individuos que poseen un alto potencial de propagación de parásitos a comparación de la población general (Lloyd-Smith *et al.* 2005; Cave, 2020). El primer caso descrito de un supercontagiador fue “María Tifoidea”, la responsable de más de 47 contagios de fiebre tifoidea a principios del siglo XX (Marineli *et al.* 2013). En las últimas décadas, la existencia de supercontagiadores humanos se han identificado durante la epidemia de SARS-CoV en 2003, la epidemia de MERS-CoV en 2012 y la actual pandemia de SARS-CoV-2 (COVID-19) originada en el 2019 (Sun *et al.* 2020; Rambo *et al.* 2021). Brandell *et al.* (2021), encontraron que el estudio de los supercontagiadores ha sido de los temas de investigación que ha cobrado importancia de forma reciente dentro de la ecología de enfermedades.

El concepto de supercontagiador no se limita únicamente a los seres humanos. Algunos autores han descrito la presencia de estos individuos en la fauna, como ocurre en la transmisión de leishmaniasis en perros (Courtenay *et al.* 2002), para brucelosis en búfalos de agua (Capparelli *et al.* 2009), y para el Virus Sin Nombre en ratones *Peromyscus maniculatus* (Clay *et al.* 2009).

Dentro del sistema hospedero-parásito, la heterogeneidad de transmisión refiere a la dispersión desigual que ocurre entre individuos, ambientes o especies. El fenómeno supercontagiador es un caso extremo de esta heterogeneidad de transmisión (Vazquez-Prokopec *et al.* 2016). Se ha encontrado evidencia de la heterogeneidad de transmisión a nivel individual puede verse influenciada a través

de caracteres fisiológicos o conductuales. Entre ellos, algunos como la edad, el sexo, la condición corporal, la masa corporal, la coinfección, la sociabilidad, la agresividad, el acicalamiento y la dominancia (Stein, 2011; Paull *et al.* 2012; VanderWaal y Ezenwa, 2016).

En la transmisión de patógenos también se puede encontrar heterogeneidad de transmisión ambiental, donde existen regiones que funcionan como focos de transmisión caracterizados por altas prevalencias de patógenos, alta intensidad o mayores tasas de transmisión (Paull *et al.* 2012). Principalmente, la actividad antropogénica puede influir en la calidad del hábitat, el tamaño del territorio y en la densidad poblacional de los hospederos. Entre estas actividades, podrían estar la fragmentación del hábitat, la eutrofización y el cambio de uso de suelo (Paull *et al.* 2012; Johnson *et al.* 2015).

En la Península de Yucatán, las principales actividades asociadas al cambio de cobertura y uso de suelo son la agricultura tradicional (milpa), la agricultura intensiva, la ganadería y la infraestructura urbana (Ellis *et al.* 2017). La producción agrícola se encuentra principalmente orientada al maíz (el 75.0% de la superficie), y en específico, el Estado de Yucatán ocupa el 46.0% de la superficie milpera de la Península de Yucatán (Rodríguez-Canto *et al.* 2016).

En diferentes estudios, se ha descrito que el cambio de uso de suelo en la Península de Yucatán, ha ocasionado efectos en la diversidad de fauna. Entre las consecuencias está el desplazamiento de mamíferos medianos y grandes, así como el de especies arborícolas (Urquiza-Hass *et al.* 2009; Briceño-Méndez *et al.* 2017; Spaan *et al.* 2020). En contraste, las especies generalistas pueden adaptarse a la

modificación de la cobertura forestal y aprovechar la disponibilidad de alimento y refugio (Briceño-Méndez *et al.* 2017; Hidalgo-Mihart *et al.* 2017). Uno de los grupos vulnerables al cambio de uso de suelo son los roedores. Donde se ha observado puede afectar la riqueza de especies y la densidad poblacional. Además, de ocasionar un aumento en la abundancia de roedores generalistas como ocurre con especies como *Sigmodon hispidus* y *Oryzomys* sp. (Rodríguez-Macedo, 2016; Arce-Peña *et al.* 2019).

Los roedores son un grupo importante de interés al estudiar el riesgo de transmisión por zoonosis. Al menos 217 especies pueden ser reservorios de 66 diferentes zoonosis causadas por virus, bacterias, hongos, helmintos y protozoarios (Han *et al.* 2015). Asimismo, debido a sus atributos de vida rápida con múltiples episodios reproductivos al año, pueden facilitar la persistencia de patógenos e incrementar el número de individuos para un posible contacto humano (Albery y Becker, 2021). De igual forma, el cambio de uso de suelo puede ser un factor importante en la dinámica, la salud y la resiliencia de las poblaciones de pequeños roedores. Además, puede tener un efecto significativo en la abundancia de las especies de roedores reservorios, de modo que implica un mayor riesgo de transmisión de parásitos zoonóticos (Mendoza *et al.* 2020; Andreassen *et al.* 2021).

En la Península de Yucatán, se tienen reportado al menos 15 parásitos con potencial zoonótico en roedores. Algunos de estas bacterias patógenas son transmitidos por la picadura de vectores ectoparásitos, entre ellas *Rickettsia felis*, *Rickettsia typhi*, *Bartonella* spp. y *Borrelia burgdorferi* (Panti-May *et al.* 2015b; Peniche-Lara *et al.* 2015; Schulte-Fischedick *et al.* 2016; Solís-Henández *et al.*

2016). En Yucatán, se tiene un registro de 26 especies de artrópodos ectoparásitos identificados en roedores (Light *et al.* 2020). Sin embargo, el número de estudios enfocados a la caracterización de ectoparásitos en la región es aún escaso.

En Yucatán, se ha encontrado que el cambio de uso de suelo propiciado por la agricultura tradicional (milpa) modifica la estructura en la comunidad de roedores, atribuido al cambio en la cobertura forestal y la disposición de recursos. Sin embargo, no se ha estudiado si esta intervención antropogénica ha influido en la selección de atributos poblacionales e intraespecíficos, y si esto pudiera propiciar que los atributos se correlacionen con la capacidad de transmitir parásitos a nivel intraespecífico e interespecífico, de modo que favorezca la formación de individuos supercontagadores. En el presente estudio, se evaluó el efecto del cambio de uso de suelo en la proliferación de roedores supercontagadores de ectoparásitos.

## 2. MARCO TEÓRICO

### 2.1 ¿Qué es un supercontagiador?

A principios del Siglo XX, Mary Mallon, una cocinera irlandesa que laboraba en Nueva York, fue la responsable de más de 47 contagios de *Salmonella typhi*. La señora Mallon no presentaba síntomas por lo que se negaba a colaborar con el ingeniero sanitario George Soper quien la identificó como el origen de aquellos casos, pero al realizarle pruebas resultó ser una portadora asintomática, por lo que tuvo que ser aislada a la fuerza en varias ocasiones para evitar una mayor transmisión. A Mallon se le asignó el nombre de “Mary Tifoidea” ante los medios y los diccionarios médicos (Soper, 1939, Marineli *et al.* 2013). Aquel evento describe al primer individuo conocido como “supercontagiador”, definido como aquellos individuos que causan niveles de transmisión inusualmente altos, formando un grupo central con una mayor prevalencia de infección que los de la población general (Lloyd-Smith *et al.* 2005). Esta disparidad en la transmisión es descrita en la fórmula de Woolhouse *et al.* (1997) que define teóricamente la regla 20/80, en la que el 20% de los individuos dentro de una población contribuyen al menos al 80% del potencial de transmisión de un patógeno.

Los epidemiólogos han reconocido que los hospederos supercontagiadores juegan un papel clave en las epidemias de enfermedades. Durante el brote del síndrome respiratorio agudo severo (SARS) de Beijing en 2003, una paciente hospitalizada fue la causante de cuatro generaciones de transmisión a 76 pacientes, entre ellos trabajadores de salud y visitantes (Shen *et al.* 2004). En Corea del Sur,

durante el brote del síndrome respiratorio del Medio Oriente (MERS), de 186 casos confirmados, 166 casos (89.2%) no transmitieron la enfermedad, pero 5 (2.7%) condujeron a 154 casos secundarios (Chun, 2016). En África Occidental, se estimó que el 3% de los casos de Ebola fueron los responsables del 61% de todos los casos generados (Lau *et al.* 2017). De forma reciente, en la ciudad de Ningbo en China, una sola mujer transmitió el virus SARS-CoV-2 a 28 personas y estas personas fueron las responsables del contagio de otras 49 (Lin *et al.* 2020).

Este fenómeno no se limita a los humanos, también se han presentado casos en la fauna. En Brasil, Courtenay *et al.* (2002), analizaron a 50 perros en un área con alta incidencia de infección por *Leishmania chagasi*. Los resultados mostraron que siete individuos altamente infecciosos representarían más del 80% de las infecciones por moscas de arena. En Italia, en un área endémica de brucelosis, se analizaron muestras de leche en búfalos de agua (*Bubalus bubalis*), donde la mayoría eliminaban niveles bajos de *Brucella abortus*, sin embargo, el 15.8% de los individuos arrojaban grandes cantidades de bacterias (Capparelli *et al.* 2009).

### **2.1.1 Heterogeneidad de transmisión en supercontagiadores**

Los eventos de supercontagio dependen de diferentes factores. Varios autores recalcan la importancia de reconocer la variabilidad en la contribución de ciertos hospederos o de ambientes específicos en las tasas generales de propagación de patógenos, la cual es definida como heterogeneidad de transmisión (Paull *et al.* 2012; Vazquez-Prokopec *et al.* 2016).

La heterogeneidad de transmisión en diferentes ambientes (e.g., ecosistemas, habitats, etc), puede estar asociada a cambios antropogénicos como la fragmentación del hábitat, el cambio de uso de suelo y la eutrofización. Estos tipos de impacto alteran la calidad del hábitat y el tamaño del territorio, pudiendo generar agregaciones y altas densidades de hospederos aumentando el contacto entre los hospederos (Paull *et al.* 2012; Johnson *et al.* 2015).

En la costa de California en Estados Unidos, se detectó un aumento significativo en la probabilidad de seropositividad de *Toxoplasma gondii* en las nutrias marinas (*Enhydra lutris nereis*) muestreadas cerca de los desagües de agua dulce, debido a un mayor riesgo de exposición por agua contaminada con heces de gatos (Miller *et al.* 2002). En sitios fragmentados, LoGiudice *et al.* (2003), encontraron que al reducirse la biodiversidad de mamíferos, se incrementó la densidad de ratones *Peromyscus leucopus*, aumentando el riesgo de infección por *Borrelia burgdorferi*, que provoca la enfermedad de Lyme. En sitios agrícolas, McCauley *et al.* (2015), observaron una mayor abundancia de roedores seropositivos con *Yersinia pestis*, siendo casi el doble de individuos infectados comparado con bosques conservados.

La variabilidad en la transmisión entre hospederos puede encontrarse en dos niveles, intraespecífica e interespecífica. La heterogeneidad de transmisión intraespecífica (entre diferentes especies) se caracteriza por la variación en las tasas de contacto con otros hospederos potenciales, la duración del período de infecciosidad o las tasas de eliminación de parásitos (Lloyd-Smith *et al.* 2005; Paull *et al.* 2012). Los atributos de historia de vida pueden influir en esta variabilidad

individual dentro de la población, pudiendo afectar la susceptibilidad del hospedero, las respuestas inmunes o el comportamiento social (Stein, 2011; Paull *et al.* 2012; VanderWaal y Ezenwa, 2016). Estos atributos pueden definirse por características fisiológicas (Tabla 1) y conductuales (Tabla 2).

**Tabla 1.** Atributos poblacionales e intraespecíficos fisiológicos asociados a los individuos supercontagadores

Atributo	Hipótesis	Evidencia empírica (especies) a favor	Evidencia empírica (especies) en contra
Sexo	Los machos tienen una contribución mayor en la dispersión de parásitos que las hembras	<i>Apodemus flavicollis</i> <sup>a 2</sup>	
Edad	Los individuos longevos tienen una mayor dispersión de patógenos que los jóvenes	<i>Homo sapiens</i> <sup>b 4</sup>	<i>Homo sapiens</i> <sup>c 1</sup>
Condición corporal	Los individuos con mejores niveles de nutrición implican mayor potencial de dispersión de parásitos	<i>Daphnia</i> sp. <sup>c 7</sup>	<i>Serinus canaria</i> <sup>d 8</sup>
Actividad sexual	Los machos sexualmente activos tienen mayor potencial de transmisión de patógenos	<i>Apodemus flavicollis</i> <sup>b 3</sup>	
Alta testosterona	Los machos con niveles altos de testosterona tienen mayores tasas de contactos en la población y mayor potencial de transmisión de parásitos	<i>Peromyscus leucopus</i> <sup>5</sup>	
Coinfección	La coinfección de patógenos propicia mayores niveles de infección y de dispersión	<i>Homo sapiens</i> <sup>b 6</sup>	

(a), helminto, (b), virus (c), bacteria, (d), protozooario. [1] Curtis *et al.* 1999; [2] Ferrari *et al.* 2003; [3] Perkins *et al.* 2003; [4] Shen *et al.* 2004; [5] Grear *et al.* 2009; [6] Witteck *et al.* 2009; [7] Vale *et al.* 2013; [8] Cornet *et al.* 2014.

**Tabla 2.** Atributos intraespecíficos conductuales asociados a los individuos supercontagiadores

Atributo	Hipótesis	Evidencia empírica (especies)	Referencia
Agresividad	La agresión intraespecífica se asocia a una mayor dispersión de parásitos	<i>Rattus norvegicus</i> <sup>a</sup>	Glass <i>et al.</i> 1988
Contacto social	Los individuos sociales tienen mayores tasas de contactos y contribuyen con una mayor dispersión de patógenos	<i>Pongo pygmaeus wurmbii</i>	Carne <i>et al.</i> 2013
Dominancia	Los machos de alto rango en combinación con los efectos inmunosupresores de las hormonas sexuales contribuyen de manera desproporcionada a la propagación de parásitos	<i>Pan troglodytes</i>	Rushmore <i>et al.</i> 2013
Exploración	Los individuos con hábitos exploratorios altos dispersan en mayor proporción patógenos	<i>Spermophilus beldingi</i> <sup>b</sup>	VanderWaal <i>et al.</i> 2013
Territorialidad	El comportamiento territorial hace a los individuos más susceptibles a la infección y a la dispersión	<i>Haemorrhous mexicanus</i> <sup>c</sup>	Adelman <i>et al.</i> 2015
Uso de territorio	Los individuos con alto desplazamiento tienden a tener mayores niveles de infección y mayor potencial de transmisión	<i>Tamias sibiricus</i> <sup>d</sup>	Boyer <i>et al.</i> 2010

(a), virus, (b), protozooario (c), bacteria, (d), ectoparásito.

La heterogeneidad de transmisión interespecífica se relaciona con el potencial que tienen diversos patógenos de infectar a múltiples especies, en donde las tasas de contacto y la transmisibilidad del patógeno varían, de modo que propicia diferencias entre las especies en su contribución a la transmisión de la enfermedad (Paull *et al.* 2012). Por ejemplo, en Estados Unidos, el petirrojo americano (*Turdus migratorius*) puede infectar entre el 24 y 71% de los mosquitos vectores del virus

del Nilo Occidental, a pesar de representar menos del 7.5% de los hospederos aviares disponibles (Kilpatrick *et al.* 2006). En una comunidad de diez ungulados en Kenia, se determinó que la gacela de Grant (*Gazella granti*) podría funcionar como especie supercontagiosa de *Escherichia coli*, debido a que compartieron el mismo subtipo del patógeno con individuos de otras especies, esto se atribuye a que ocuparon puestos centrales en la red de transmisión y se encontraron de forma frecuente en las agregaciones de varias especies (VanderWaal *et al.* 2014).

## **2.2 Cambio de uso de suelo en la Península de Yucatán**

En la Península de Yucatán, las principales causas del cambio de cobertura y uso del suelo son la agricultura tradicional, la agricultura intensiva, la ganadería y la expansión urbana, así como la infraestructura de vías de comunicación (Ellis *et al.* 2017).

Históricamente, la primera actividad agrícola e industrial en el Estado que modificó en gran medida el paisaje fue la producción de henequén (*Agave fourcroydes*). Desde 1870, las plantaciones tuvieron un gran auge entre los hacendados y durante la presidencia de Lázaro Cárdenas, a través de sus reformas agrarias se dispusieron más de medio millón de hectáreas a manos de sociedades ejidales en 1937 (Ramírez-Carrillo, 2020).

En las décadas recientes, la superficie destinada a la actividad agropecuaria se ha incrementado. La superficie destinada para cultivo en 1970 fue de 604,951 ha y para el año 2006 se incrementó a 780,247 ha (Eastmond y García de Fuentes,

2010). En la ganadería extensiva de 2001 a 2004, se observó un aumento en la superficie de 758,027 ha a 845,986 ha (Ramírez-Cancino y Rivera-Lorca 2010), reduciendo notablemente la superficie forestal. Ellis *et al.* (2015), menciona que la ganadería ocupó el 51% de la superficie deforestada en el Estado. La agricultura de subsistencia con la milpa representó el 33%.

### **2.2.1 Origen de la milpa en Mesoamérica**

En México, la agricultura basada en el cultivo de maíz tuvo su origen hace más de 5,000 años y la milpa como sistema agrícola tradicional ha sido la base económica y productiva del medio rural campesino (Smith, 1995). En la selva maya, los reportes de las primeras intervenciones en la selva datan de hace 10,000 a 8,000 años, en dónde los primeros pobladores practicaban la cacería, manejo de plantas para su cultivo y domesticación incipiente (Ford y Night, 2016). Posteriormente, 4,000 a 3,000 años atrás surgieron los primeros asentamientos mayas y con el aumento de la población se desencadenó una mayor dependencia en la horticultura y una mayor expansión en la agricultura. Esto ha representado más de 3,000 años de uso tradicional de los recursos naturales por parte de las comunidades mayas (Faust, 2001).

### **2.2.2 La milpa maya**

La palabra milpa proviene del náhuatl, se basa en la palabra *millipan*, donde *milli* significa “cultivar” y *pan*, “lugar o encima”, por lo que significa el “lugar cultivado”

o “lo que se siembra encima de la parcela” (Bierhorst, 1985; Rodríguez-Canto *et al.* 2016). Es un sistema agrícola basado en el policultivo de maíz (*Zea mays*), asociado principalmente con el cultivo de calabaza (*Cucurbita moschata*) y varios tipos de leguminosas como frijol (*Phaseolus vulgaris*, *Phaseolus lunatus*, *Vigna spp*) (Moya-García *et al.* 2003). Dentro de la milpa o de forma adyacente existen uno o varios pequeños espacios para el cultivo de especies hortícolas y ornamentales denominados *pach pak'al* o *pet pach* (Hernández-Xolocotzi, 1988; Rodríguez-Canto *et al.* 2016).

La milpa es un sistema de agricultura rotativa (migratoria) de baja intensidad, manejada mediante el sistema de roza, tumba y quema (Toledo *et al.* 2003). Este sistema consiste en cortar la vegetación leñosa delgada (roza); luego cortar los árboles seleccionados (tumba) dejando tocones de un metro de altura que permiten la regeneración de la selva; posteriormente, se deja secar la vegetación y se abren guardarrayas delimitando la región de quema, y al final, la quema se realiza procurando realizarla lo más próximo a las primeras lluvias. Los cultivos se establecen durante un período de dos a cuatro años, posteriormente se deja descansar el suelo por un lapso de cinco a 15 años para proseguir el proceso de la sucesión vegetal y con esto recuperar los nutrientes (Hernández-Xolocotzi *et al.* 1994; Terán y Rasmussen, 2009; Lara-Ponce *et al.* 2012).

Históricamente, la milpa maya ha sido desarrollada como un sistema productivo familiar complementado por diversas actividades asociadas al medio rural, como el aprovechamiento forestal, la cacería, la apicultura, la recolección de especies, la agricultura y ganadería de solar, el pequeño comercio y la producción

de artesanías (Terán, 2010; Mariaca, 2015). Rodríguez-Robayo *et al.* (2020) definen a la milpa en cinco grupos que dependen de su enfoque: 1) como un sistema agrícola; 2) relacionado a elementos culturales y conocimiento tradicional; 3) relacionado a servicios ecosistémicos; 4) como un sistema económico; y 5) a través, de un enfoque holístico, con aspectos ambientales, socioculturales y económicos.

Mariaca (2015), argumenta que la milpa actual es la misma que encontraron los españoles en el siglo XVI y probablemente es la misma que sirvió de base al desarrollo de la civilización maya. No obstante, en las últimas décadas la milpa maya ha sufrido una disminución en el rendimiento del maíz. Hernández-Xolocotzi (1988), reportó que en Yaxcabá, la milpa tuvo un promedio de rendimiento de 726 kg/ha de maíz en el primer año y en el segundo año, 515 kg/ha de maíz. Moya-García *et al.* (2003), mencionan que los rendimientos de maíz son cercanos a los 750 kg por hectárea. Ku-Pech *et al.* (2020), encontraron en una comunidad de Peto rendimientos de maíz bajos con un promedio de 670 kg por hectárea. Debido a la disminución de nutrientes por la reducción del período de barbecho y a la competencia por arvenses, la zona milpera actual requiere de la utilización de fertilizantes y herbicidas (Hernández-Xolocotzi, 1988; Terán y Rasmussen, 2009).

En Yucatán, la superficie dedicada a la milpa es de 77 500 ha y es realizada por más de 38 mil productores; esto representa el 46% de la superficie milpera y el 52% de los productores de milpa de la Península de Yucatán (Rodríguez-Canto *et al.* 2016).

### **2.2.3 Efectos de la milpa en la comunidad vegetal**

La milpa se ha considerado por algunos conservacionistas como una de las fuentes de deforestación y degradación (Rodríguez-Canto *et al.* 2016). Cerca de 150 000 ha de vegetación secundaria de selva subcaducifolia se talan y se queman para dedicarlas a la producción de maíz (Ayala-Sánchez *et al.* 2009). La quema ha generado preocupación e incluso se han procurado alternativas para sustituir esta práctica (Eastmond y Faust, 2006). Se argumenta que de no gestionarse de forma adecuada podría provocar incendios forestales (Rodríguez-Robayo *et al.* 2020).

La milpa se ha caracterizado por ser un sistema agroforestal, puesto que el cultivo anual es una etapa en el manejo de la regeneración de la selva. La milpa ha sido un elemento crucial en el manejo de los bosques neotropicales del área maya por milenios. Este sistema ha formado y conservado los ecosistemas de las selvas de la región, dejando una huella milenaria en la dinámica sucesional y estructura de la vegetación. Por esta razón este sistema milenario no ha destruido la selva, al contrario, la extinción de ella podría provocar su desaparición (Moya-García *et al.* 2003; Terán y Rasmussen, 2009; Ford y Night, 2016).

El cambio de uso de suelo provoca efectos en la diversidad vegetal en paisajes dominados por selvas. Ochoa-Gaona *et al.* (2007), menciona que las selvas en regeneración (acahuales) derivadas de la milpa de baja intensidad y frecuencia de uso, ayudan en el mantenimiento de especies nativas del bosque maduro, en cambio, si la intensidad es mayor y frecuente propiciaría matrices más homogéneas y de mayor contraste con las áreas forestales y la flora nativa. Dupuy-Rada *et al.* (2012), explican que si el impacto es moderado podría aumentar la heterogeneidad

ambiental, propiciando diversidad de plantas leñosas, en cambio, si tiene altos niveles de impacto, produciría fragmentación del paisaje y generaría riesgo de pérdida de especies raras y de lento crecimiento.

#### **2.2.4 Efectos en la estructura de la fauna silvestre**

La deforestación y el cambio de uso de suelo también modifican la diversidad de fauna, impulsado por el agotamiento de fuentes de alimento y hábitat. Las respuestas ante el cambio del paisaje suelen ser específicas de la especie, algunas especies se encuentran en baja abundancia y otras pueden aumentar su población aprovechando esta fragmentación (Lawrence *et al.* 2004). Las especies generalistas tienen una alta adaptabilidad a los cambios, contrario a las especies especialistas que viven en hábitats estrechamente definidos. En los mamíferos, las especies difieren en su vulnerabilidad a la perturbación humana.

Las especies más vulnerables a la perturbación antropogénica son principalmente especies de gran tamaño como el tapir (*Tapirus bairdii*), el pecari de labios blancos (*Tayassu pecari*), los felinos como el jaguar (*Panthera onca*) y el tigrillo (*Leopardus wiedii*); así como los mamíferos arborícolas: el cacomixtle (*Bassariscus sumichrasti*), el mono aullador (*Alouatta pigra*) y el mono araña (*Ateles geoffroyi*) (Urquiza-Hass *et al.* 2009; Spaan *et al.* 2020).

En los carnívoros, las especies suelen variar en su tolerancia a la perturbación humana. En un ejido de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Briceño-Méndez *et al.* (2017), reconoció a tres especies de hábitos generalistas, el mapache (*Procyon*

*lotor*), la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) y el yaguarundí (*Puma yagouaroundi*). Los felinos (*Puma concolor*, *Panthera. Onca* y *L. wiedii*), tuvieron baja presencia debido a que requieren ambientes relativamente prístinos. Chávez y Zarza (2009), reportaron una superficie del 14% de la Península de Yucatán como áreas potenciales de conflicto humano-jaguar, esto relacionado a zonas cercanas a los asentamientos humanos y cuerpos de agua, junto a la cobertura vegetal óptima. En la Reserva Ecológica El Edén, Ávila-Nájera *et al.* (2019), registraron al jaguar con mayor frecuencia en los acahuales y en senderos anchos, evidenciando que los jaguares seleccionan y utilizan los recursos de acuerdo a su disponibilidad, y que la actividad humana no es un factor que afecta su ocurrencia en el área.

En las especies de venados se ha encontrado que tienen distintos patrones de uso de vegetación, *Mazama americana* siendo especialista de las selvas medianas y que evita las zonas deforestadas y agrícolas, *Mazama pandora* se considera generalista debido a que utiliza los hábitats de acuerdo a su disponibilidad. El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), tiene mayor uso de áreas agrícolas y deforestadas, pero igual utiliza otros tipos vegetación, siendo una especie oportunista (Weber, 2008). Contreras-Moreno *et al.* (2016), observaron que las selvas conservadas favorecen la presencia de *M. americana* y *M. pandora*, y que su abundancia está inversamente correlacionada con la densidad del ganado.

Otras especies de mamíferos, se pueden ver beneficiados por el cambio de uso de suelo, como el conejo *Sylvilagus floridanus*, donde los hábitats abiertos por cultivos y pastizales, y las selvas en regeneración ayudan a aumentar su disponibilidad de hábitat (Hidalgo-Mihart *et al.* 2017); o el murciélago vampiro

(*Desmodus rotundus*), que presenta una mayor abundancia en sitios dominados por pastizales para ganado y en selvas altamente fragmentadas (Bolívar-Cimé *et al.* 2019).

En estudios realizados en comunidades mayas se han descrito a diversas especies de herbívoros que se han aprovechado de forma oportunista de los recursos disponibles en los sistemas de milpa. Al menos 15 especies de mamíferos se han reportado como plagas de cultivos: el armadillo (*Dasybus novemcinctus*), los zorrillos (*Spilogale angustifrons* y *Conepatus semistriatus*), el tejón (*Nasua narica*), el mapache, los venados (*O. virginianus* y *M. americana*), el pecarí (*Pecari tajacu*), el tepezcuitle (*Cuniculus paca*), el agutí (*Dasyprocta punctata*), la tuza (*Orthogeomys hispidus*), las ardillas (*Sciurus* sp.), el conejo y varias especies de ratones (Quijano-Hernández y Calmé, 2002; Ramírez-Barajas y Naranjo-Piñera, 2007; Cruz-Blanco *et al.* 2019).

La composición y estructura de las comunidades de roedores varía dependiendo de la estructura del paisaje. Horváth *et al.* (2001), encontraron que la diversidad de ratones fue mayor en la selva que dentro de los campos agrícolas, y la especie generalista *Sigmodon hispidus* fue predominante en las tierras de cultivo. En contraste, Rodríguez-Macedo (2016), encontró una mayor diversidad de roedores en sitios perturbados como pastizal y vegetación secundaria, en donde tres especies oportunistas (*S. hispidus*, *Oligoryzomys fulvescens* y *Oryzomys couesi*) se asociaron a estos paisajes. Arce-Peña *et al.* (2019), reconoce que de persistir la modificación por uso de suelo provocaría una disminución en las

poblaciones de especies arborícolas especialistas y un aumento de abundancia de los de hábitat generalista (*S. hispidus* y *Oryzomys* sp.).

### **2.3 Pequeños roedores de la Península de Yucatán**

En la Península de Yucatán se distribuyen tres familias de pequeños roedores, Heteromyidae, Cricetidae y Muridae, con un registro de 16 especies, 14 de ellas son especies silvestres y dos son sinantrópicas, *Mus musculus* y *Rattus rattus*. De las especies silvestres de la península, 13 han sido reportadas en el Estado de Yucatán (Álvarez-Castañeda *et al.* 2017; Zaragoza-Quintana *et al.* 2016).

#### **2.3.1 Distribución de roedores ante el cambio de uso de suelo**

Los roedores presentan tres hábitos de vida diferente, terrestre, semi-arborícola y arborícola. Principalmente, se distribuyen en hábitats selváticos y en pastizales de acahuales. Además, en ocho especies se ha descrito su capacidad sinantrópica (Tabla 3).

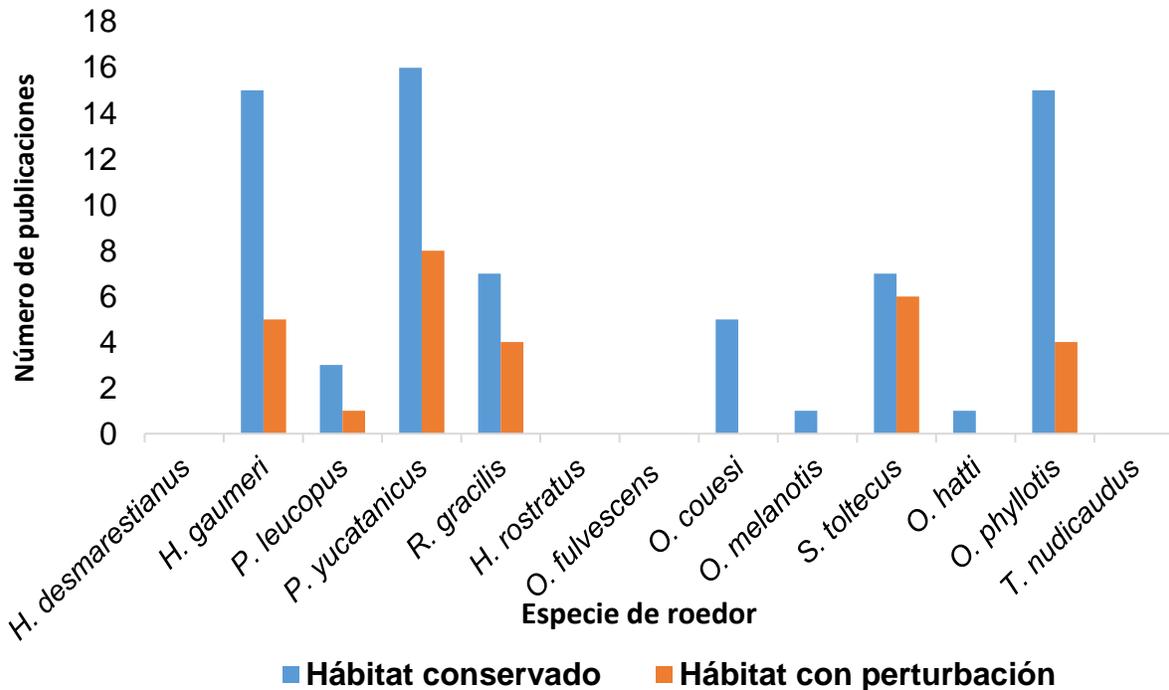
En años recientes, se han realizado varias publicaciones de roedores de la Península de Yucatán, principalmente en temas de distribución, ecología y detección de enfermedades y parásitos (Zaragoza-Quintana *et al.* 2016). Los estudios se han realizado en hábitats conservados, selvas medianas y bajas, pastizales en recuperación y acahuales, así como en sitios donde está influyendo la actividad humana, entre ellos milpas, sistemas productivos y el peridomicilio de

viviendas rurales. Nueve especies se han reportado en trabajos recientes a 25 años que describen la composición poblacional de roedores en estos diferentes tipos de hábitat (Figura 1). Los resultados permiten conocer a las especies que son dominantes y aquellas que son raras en sitios conservados, como aquellas que toleran la intervención humana.

**Tabla 3.** Listado de roedores silvestres de la Península de Yucatán, sus atributos de vida y la tolerancia a la perturbación

<b>Especie</b>	<b>Entidad [1,2]</b>	<b>Hábito de vida [2]</b>	<b>Tipo de hábitat [3]</b>	<b>Tolerancia a la perturbación [4]</b>
<b>Familia Heteromyidae</b>				
<i>Heteromys desmarestianus</i>	PY	Terrestre	Selva	Sinantrópico
<i>Heteromys gaumeri</i>	PY	Terrestre	Selva	Sinantrópico
<b>Familia Cricetidae</b>				
<i>Peromyscus leucopus</i>	PY	Semi-arborícola	Selva, Pastizal	Sinantrópico
<i>Peromyscus yucatanicus</i>	PY	Semi-arborícola	Selva	Sinantrópico
<i>Reithrodontomys gracilis</i>	PY	Semi-arborícola	Selva	Sinantrópico
<i>Reithrodontomys spectabilis</i>	QR	Semi-arborícola	Selva	No sinantrópico
<i>Handleyomys rostratus</i>	PY	Arborícola	Selva	No sinantrópico
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	PY	Terrestre	Selva	No sinantrópico
<i>Oryzomys couesi</i>	PY	Terrestre	Humedal	Sinantrópico
<i>Oryzomys melanotis</i>	PY	Terrestre	Selva	No sinantrópico
<i>Sigmodon toltecus</i>	PY	Terrestre	Pastizal	Sinantrópico
<i>Otonyctomys hatti</i>	PY	Arborícola	Selva	No sinantrópico
<i>Ototylomys phyllotis</i>	PY	Semi-arborícola	Selva	Sinantrópico
<i>Tylomys nudicaudus</i>	Y	Arborícola	Selva	No sinantrópico

Yucatán (Y), Quintana Roo (QR), Península de Yucatán (PY). Referencias: [1] Sosa-Escalante *et al.* 2013; [2] Zaragoza-Quintana *et al.* 2016; [3] IUCN, 2020; [4] Ibarra-Cerdeña *et al.* 2017



**Figura 1.** Presencia de roedores en la Península de Yucatán en publicaciones durante el período de 1995-2020

*Heteromys gaumeri*, *Otodylomys phyllotis* y *Peromyscus yucatanicus* son las especies principales que se encontraron en los estudios realizados en selvas conservadas, con una frecuencia relativa promedio de 51.8%, 23.4% y 22.8%, en la comunidad de roedores. En sitios con pastizales, *P. yucatanicus* es la especie dominante con cerca del 45.8%, y en milpas también ha tenido los valores más altos con un promedio del 37.3% de la comunidad de ratones. *Sigmodon toltecus*, *O. phyllotis* y *H. gaumeri*, también se encuentran bien representadas en las milpas agrícolas con el 29.5%, 26.6% y 23.7, respectivamente. En patios y zonas cercanas a las viviendas rurales, *S. toltecus* ha demostrado tener una alta tolerancia a la perturbación humana con cerca del 20.9% (Tabla 4).

**Tabla 4.** Porcentajes promedio de captura en comunidades de roedores en publicaciones realizadas (1995-2020) en la Península de Yucatán

Especie	Población promedio (%)			
	Selva conservada	Pastizal/ acahual	Milpa	Peri-domicilio rural
<b>Familia Heteromyidae</b>				
<i>Heteromys gaumeri</i> <sup>cdghiklmnpqrs</sup>	51.8	13.4	23.7	4.9
<b>Familia Heteromyidae</b>				
<i>Mus musculus</i> <sup>ghijlnrs</sup>	6.6	30.2	6.9	56.1
<i>Rattus rattus</i> <sup>jlnoprs</sup>	2.3	8.1		36.1
<b>Familia Cricetidae</b>				
<i>Peromyscus leucopus</i> <sup>m qrs</sup>	2.5			1.1
<i>Peromyscus yucatanicus</i> <sup>abcdefghijklmnopqrs</sup>	22.8	45.8	37.3	6.3
<i>Reithrodontomys gracilis</i> <sup>dfgijlmnr</sup>	2.9	9.1	11.8	0.7
<i>Oryzomys couesi</i> <sup>cfmn</sup>	12.0			
<i>Oryzomys melanotis</i> <sup>bd</sup>	0.3			
<i>Sigmodon toltecus</i> <sup>abcdeginqrs</sup>	3.0	1.5	29.5	20.9
<i>Otonyctomys hatti</i> <sup>m</sup>	0.4			
<i>Otodylomys phyllotis</i> <sup>bcdfghijklmnopqrs</sup>	23.4	29.6	26.6	3.5

a, Chablé-Santos *et al.* 1995; b, Canto-Lara *et al.* 1999; c, Manrique-Saide *et al.* 2000; d, Hernández-Betancourt *et al.* 2003; e, Barrera, 2004; f, Cimé-Pool *et al.* 2006; g, Cimé-Pool *et al.* 2007; h, Hernández-Betancourt *et al.* 2008; i, Cimé-Pool *et al.* 2010; j, Rodríguez-Vivas *et al.* 2011; k, Canul-Cruz *et al.* 2012; l, Hernández-Betancourt *et al.* 2012; m, MacSwiney *et al.* 2012; n, López-Cancino *et al.* 2015; o, Peniche-Lara *et al.* 2015; p, Schulte-Fischedick *et al.* 2016; q, Hernández-Cortazar *et al.* 2018; r, Panti-May *et al.* 2018; s, Torres-Castro *et al.* 2018.

### 2.3.2 Ectoparásitos en roedores de Yucatán

En el Estado de Yucatán, se han reportado al menos 26 especies de artrópodos ectoparásitos (Tabla 5). Entre ellas se incluyen dos géneros de garrapatas (Orden Ixodida), 15 géneros con 16 especies de ácaros (Orden Mesostigmata, Trombidiformes y Sarcoptiformes), tres géneros monotípicos de piojos (Orden Phthiraptera), tres géneros con cuatro especies de pulgas (Orden Siphonaptera) y un género de mosca en estado larval (Orden Diptera).

**Tabla 5.** Listado de ectoparásitos reportados en roedores en el Estado de Yucatán

<b>Especie</b>	<b>Hospedero</b>	<b>Autor</b>
<b>CLASE ARACHNIDA</b>		
<b>Orden Ixodida</b>		
Familia Ixodidae		
<i>Amblyomma</i> sp.	<i>Heteromys gaumeri</i>	f, i
<i>Ixodes</i> sp.	<i>Peromyscus yucatanicus</i> , <i>Otodylomys phyllotis</i> ,	d, h
<b>Orden Mesostigmata</b>		
Familia Laelapidae		
<i>Androlaelaps (Haemolaelaps) fahrenheitzi</i>	<i>Mus musculus</i> , <i>Rattus rattus</i> , <i>Heteromys gaumeri</i> , <i>Peromyscus yucatanicus</i>	m
<i>Echinolaelaps echidninus</i>	<i>Rattus rattus</i> , <i>Sigmodon toltecus</i>	l, m
<i>Steptolaelaps heteromys</i>	<i>Heteromys gaumeri</i> , <i>Peromyscus yucatanicus</i> , <i>Sigmodon toltecus</i>	m
<b>Orden Trombidiformes</b>		
Familia Trombiculidae		
<i>Euschoengastoides wadei</i>	<i>Otodylomys phyllotis</i>	a
<i>Eutrombicula alfreddugesi</i>	<i>Handleyomys melanotis</i> , <i>Otonyctomys hattii</i>	a
<i>Eutrombicula batatas</i>	<i>Sigmodon toltecus</i>	a, j
<i>Leptotrombidium panamensis</i>	<i>Otodylomys phyllotis</i>	a
<i>Parasecia gurneyi</i>	<i>Peromyscus leucopus</i> , <i>P. yucatanicus</i>	a
<i>Speleocola secunda</i>	<i>Peromyscus yucatanicus</i>	a
<i>Ectonyx fusicornis</i>	<i>Heteromys gaumeri</i>	a
<i>Pseudoschoengastia brennani</i>	<i>Peromyscus yucatanicus</i> , <i>Otodylomys phyllotis</i> ,	a
<i>Pseudoschoengastia extrinseca</i>	<i>Heteromys gaumeri</i> , <i>Otodylomys phyllotis</i> ,	a
<i>Pseudoschoengastia scitula</i>	<i>Heteromys gaumeri</i> , <i>Otodylomys phyllotis</i> , <i>Peromyscus yucatanicus</i>	a
Familia Leeuwenhoekiiidae		
<i>Odontacarus (Odontacarus) tubercularis</i>	<i>Heteromys gaumeri</i> , <i>Otodylomys phyllotis</i> , <i>Peromyscus yucatanicus</i> , <i>Sigmodon toltecus</i>	a
<b>Orden Sarcoptiformes</b>		
Familia Glycyphagidae		
<i>Glycyphagus ornatus</i>	<i>Heteromys gaumeri</i>	c
<i>Neolabidophorus yucatanensis</i>	<i>Heteromys gaumeri</i>	c

Continuación...

<b>Especie</b>	<b>Hospedero</b>	<b>Autor</b>
<b>CLASE INSECTA</b>		
<b>Orden Phthiraptera</b>		
Familia Hoplopleuridae		
<i>Hoplopleura arizonensis</i>	<i>Sigmodon toltecus</i>	<i>b</i>
Familia Polyplacidae		
<i>Fahrenholzia ferrisi</i>	<i>Heteromys gaumeri</i>	<i>b</i>
<i>Polyplax spinulosa</i>	<i>Rattus rattus</i>	<i>l, m</i>
<b>Orden Siphonaptera</b>		
Familia Pulicidae		
<i>Ctenocephalides felis</i>	<i>Rattus rattus, Peromyscus yucatanicus</i>	<i>k, l</i>
<i>Pulex simulans</i>	<i>Heteromys gaumeri</i>	<i>g</i>
Familia Rhopalopsyllidae		
<i>Polygenis (Polygenis) odiosus</i>	<i>Otodylomys phyllotis, Peromyscus yucatanicus</i>	<i>g, k</i>
<i>Polygenis sp.</i>	<i>Oryzomys sp. Otodylomys phyllotis, Peromyscus yucatanicus</i>	<i>g</i>
<b>Orden Diptera</b>		
Familia Oestridae		
<i>Cuterebra sp.</i>	<i>Otodylomys phyllotis</i>	<i>e</i>

*a*, Loomis, 1969; *b*, Emerson, 1971; *c*, Pence y Genoways, 1974; *d*, Hoffmann *et al.* 1989; *e*, Manrique-Saide *et al.* 2000; *f*, Quintero *et al.* 2001; *g*, Eckerlin, 2005; *h*, Whitaker y Morales-Malacara, 2005; *i*, Guzmán-Cornejo *et al.* 2011; *j*, Ceballos, 2014; *k*, Peniche-Lara *et al.* 2015; *l*, Baak-Baak *et al.* 2016; *m*, Baak-Baak *et al.* 2018.

### 2.3.3 Patógenos con potencial zoonótico en roedores

En la Península de Yucatán, se han realizado diversos estudios para detectar la función de los roedores en los ciclos de transmisión de agentes patógenos que pudieran tener importancia médica humana. De acuerdo a la revisión de literatura se tiene un registro de 17 parásitos zoonóticos o con potencial zoonótico reportado en roedores silvestres y sinantrópicos (Tabla 6). De estas, en Yucatán se han

reportado 14 de los patógenos. Los principales roedores reservorios o portadores son las especies sinántrópicas, el raton doméstico (*Mus musculus*) y la rata negra (*Rattus rattus*); entre las especies silvestres los reservorios importantes son *Heteromys gaumeri*, *Otodylomys phyllotis*, *Sigmodon toltecus* y *Peromyscus yucatanicus*.

El Síndrome Pulmonar por Hantavirus es una zoonosis emergente cuyo principal reservorio son roedores. En Yucatán, no se ha tenido registro de roedores con presencia de anticuerpos contra Hantavirus, pero en seres humanos se ha identificado a cuatro personas seropositivas al virus, todos de diferentes municipios (Dzoncahuich, Hochtún, Maní, y Tekit). Esto sugiere que el virus se encuentra circulando en la región (Vado-Solis *et al.* 2003).

Los ectoparásitos funcionan como vectores de algunos de estos patógenos, como ocurre con *Rickettsia felis* y *R. typhi* causantes de las rickettsiosis, cuyos vectores pueden ser garrapatas, pulgas, piojos y ácaros (Panti-May *et al.* 2015b; Torres-Castro *et al.* 2018b). *Rickettsia typhi* se ha identificado en las pulgas *Polygenis odiosus* colectada en *O. phyllotis* y *Ctenocephalides felis* en *P. yucatanicus* (Peniche-Lara *et al.* 2015).

La enfermedad de Lyme es ocasionada por bacterias del complejo *Borrelia burgdorferi* sensu lato, incluida *B. garinii*, una de las vías de transmisión es por vectores del género *Ixodes*. La presencia de estos patógenos se ha registrado en *H. gaumeri* en Quintana Roo y en Yucatán y en el ratón doméstico y la rata negra (Solís-Henández *et al.* 2016; Rodríguez-Rojas *et al.* 2020).

**Tabla 6.** Patógenos zoonóticos o potencialmente zoonóticos reportados en roedores de la Península de Yucatán, durante los últimos 25 años

Patógeno	Hospedero	Estado	Referencia
<b>VIRUS</b>			
Flavivirus	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Cigarroa-Toledo <i>et al.</i> 2016
	<i>Rattus rattus</i>	Yucatán	Torres-Castro <i>et al.</i> 2017
Virus de la encefalitis equina venezolana	<i>Sigmodon toltecus</i>	Campeche	Sotomayor-Bonilla <i>et al.</i> 2017
<b>BACTERIA</b>			
<i>Leptospira interrogans</i>	<i>Rattus rattus</i>	Yucatán	Vado-Solis <i>et al.</i> 2002
	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Torres-Castro <i>et al.</i> 2014
	<i>Heteromys gaumeri, Ototylomys phyllotis</i>	Campeche	Espinosa-Martínez <i>et al.</i> 2015
	<i>Rattus rattus</i>	Yucatán	Panti-May <i>et al.</i> 2017a
	<i>Mus musculus, Rattus rattus, Heteromys gaumeri</i>	Yucatán	Torres-Castro <i>et al.</i> 2018a
	<i>Heteromys gaumeri</i>	Quintana Roo	Rodríguez-Rojas <i>et al.</i> 2020
<i>Leptospira kirschneri</i>	<i>Rattus rattus</i>	Yucatán	Torres-Castro <i>et al.</i> 2014
<i>Leptospira wolffii</i>	<i>Rattus rattus</i>	Yucatán	Vado-Solis <i>et al.</i> 2002
<i>Borrelia burgdorferi</i> s.l.	<i>Heteromys gaumeri</i>	Quintana Roo	Rodríguez-Rojas <i>et al.</i> 2020
	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Solís-Henández <i>et al.</i> 2016
<i>Rickettsia felis</i>	<i>Mus musculus, Heteromys gaumeri, Peromyscus yucatanicus, Oligoryzomys</i> sp., <i>Sigmodon toltecus, Ototylomys phyllotis</i>	Yucatán	Panti-May <i>et al.</i> 2015b
<i>Rickettsia typhi</i>	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Torres-Castro <i>et al.</i> 2018b
<i>Bartonella</i> spp.	<i>Peromyscus yucatanicus</i>	Yucatán	Schulte-Fischedick <i>et al.</i> 2016
<b>PROTOZOA</b>			
<i>Toxoplasma gondii</i>	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Torres-Castro <i>et al.</i> 2016b
	<i>Rattus rattus</i>	Yucatán	Cubas-Atienzar <i>et al.</i> 2018

Continuación...

<b>Patógeno</b>	<b>Hospedero</b>	<b>Estado</b>	<b>Referencia</b>
<i>Trypanosoma cruzi</i>	<i>Mus musculus, Rattus rattus, Peromyscus leucopus, Peromyscus yucatanicus</i>	Yucatán	Zavala-Velázquez <i>et al.</i> 1996
	<i>Peromyscus yucatanicus</i>	Yucatán	Novelo-Segura <i>et al.</i> 2011
	<i>Mus musculus, Heteromys gaumeri, Peromyscus yucatanicus, Sigmodon toltecus</i>	Campeche	López-Cancino <i>et al.</i> 2015
	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Torres-Castro <i>et al.</i> 2016a
	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Panti-May <i>et al.</i> 2017a
	<i>Rattus rattus, Peromyscus yucatanicus, Ototylomys phyllotis</i>	Yucatán	Hernández-Cortazar <i>et al.</i> 2018
	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Ucan-Euan <i>et al.</i> 2019
<i>Leishmania (L.) mexicana</i>	<i>Peromyscus yucatanicus, Ototylomys phyllotis, Sigmodon toltecus</i>	Campeche	Canto-Lara <i>et al.</i> 1999
	<i>Heteromys desmarestianus, Heteromys gaumeri, Peromyscus yucatanicus, Reithrodontomys gracilis, Ototylomys phyllotis, Sigmodon toltecus</i>	Campeche	Van Wynsberghe <i>et al.</i> 2009
<b>CESTODA</b>			
<i>Hymenolepis diminuta</i>	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Panti-May <i>et al.</i> 2017a
	<i>Rattus rattus</i>	Yucatán	Panti-May <i>et al.</i> 2018
<i>Rodentolepis microstoma</i>	<i>Mus musculus</i>	Yucatán	Panti-May <i>et al.</i> 2018
<i>Hydatigera taeniaeformis</i>	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Rodríguez-Vivas <i>et al.</i> 2011
	<i>Mus musculus, Rattus rattus</i>	Yucatán	Panti-May <i>et al.</i> 2015a
	<i>Mus musculus, Rattus rattus, Sigmodon toltecus</i>	Yucatán	Panti-May <i>et al.</i> 2018
	<i>Rattus rattus</i>	Yucatán	Medina-Pinto <i>et al.</i> 2019

Las especies de *Bartonella* transmitidas por roedores pueden ser zoonóticas, ocasionando manifestaciones clínicas desde fiebre prolongada hasta endocarditis. En Yucatán, se ha reportado la circulación de *Bartonella* spp. en *P. yucatanicus*, se atribuyó a la infestación de pulgas y garrapatas (Schulte-Fischedick *et al.* 2016), puesto a que la mayoría de especies de *Bartonella* tienen como vector a las pulgas (Reeves *et al.* 2007).

Los helmintos *Hymenolepis diminuta* y *Rodentolepis microstoma* reportados en roedores sinántropicos, pueden infectar de forma accidental a los seres humanos al involucrarse en su ciclo de vida, estos cestodos requieren de un artrópodo intermediario para desarrollar su estadio adulto, al ingerir de forma accidental alimentos o agua contaminada con los huevos embrionados liberados en las heces de roedores (Acha y Szyfres, 2003; Cunningham y Olson, 2010).

En tres especies de roedores de Yucatán se ha encontrado la infección de *Cysticercus fasciolaris*, el estado larvario de *Hydatigera taeniaeformis*, cuyo hospedero definitivo es el gato doméstico (Panti-May *et al.* 2018). Sin embargo, se han descrito algunas infecciones humanas, como probable explicación al ingerir alimentos contaminados con la etapa infecciosa del cisticerco o accidentalmente del suelo como probable riesgo los niños (Ekanayake *et al.* 1999).

### **3. OBJETIVOS**

#### **3.1 Objetivo general**

Evaluar el efecto del cambio de uso de suelo en la proliferación de roedores supercontagadores de ectoparásitos.

#### **3.2 Objetivos específicos**

1. Evaluar el efecto del cambio de uso de suelo en la comunidad de roedores.
2. Caracterizar a los roedores en función de los atributos poblacionales e intraespecíficos en cada unidad de paisaje dentro del gradiente de uso de suelo.
3. Caracterizar la comunidad de ectoparásitos en los roedores.
4. Identificar el riesgo de transmisión de patógenos zoonóticos atribuido a los ectoparásitos.
5. Analizar la influencia del cambio de uso del suelo y los atributos de los roedores en la transmisión de ectoparásitos.

## **4. METODOLOGÍA**

### **4.1 Tipo de investigación**

El diseño de este estudio fue de tipo transversal, comparativo, observacional y sistemático (Méndez-Ramírez *et al.* 1990). La unidad de análisis fueron los roedores a nivel de individuos. La población de estudio fueron los pequeños roedores comprendiendo a ratones y ratas con peso menor a 120 g (Hernández-Betancourt *et al.* 2010).

Las variables independientes fueron: 1) el hábitat de los roedores, donde se compararon tres condiciones de cambio de uso de suelo: la selva madura, la selva en regeneración y los sistemas agrícolas; y 2) los atributos poblacionales e intraespecíficos de los roedores, las cuales fueron el sexo, el tamaño corporal, la condición corporal, la actividad sexual y la agresividad.

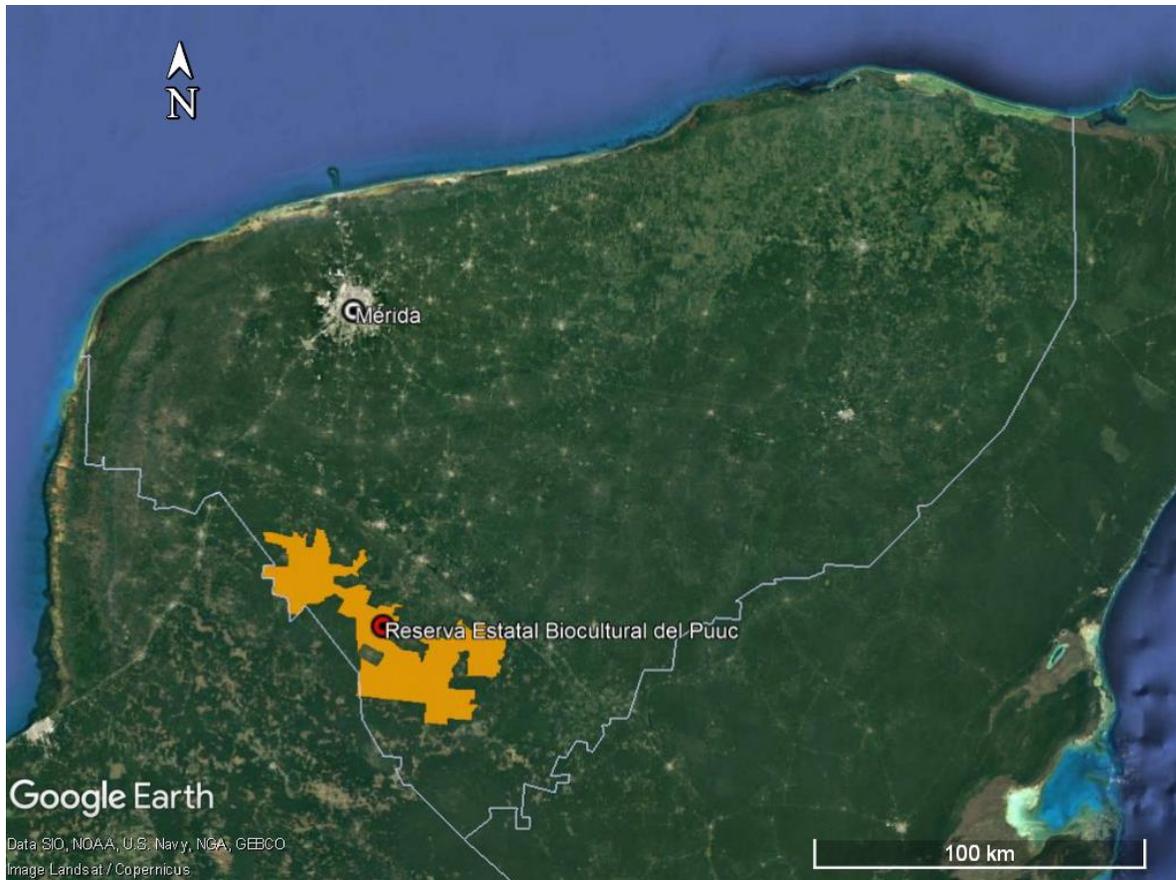
Las variables dependientes fueron parámetros de infección por ectoparásitos en los roedores para caracterizar a los individuos supercontagiadores, estos parámetros fueron: 1) la intensidad de infección y 2) la diversidad de parásitos.

### **4.2 Área de estudio**

#### **4.2.1 Localización del área de estudio**

El estudio se realizó en el Estado de Yucatán, en la Reserva Estatal Biocultural del Puuc (Figura 2). Tiene una extensión de 135,848.85 hectáreas y comprende parte de los municipios de Muna, Santa Elena, Oxkutzcab, Tekax y Ticul (DOF,

2011). Las coordenadas centrales son 20° 06' 26" latitud Norte; 89° 31' 18" latitud Oeste (INEGI, 2017).



**Figura 2.** Localización de la Reserva Estatal Biocultural del Puuc (Adaptación de Google Earth, 2021).

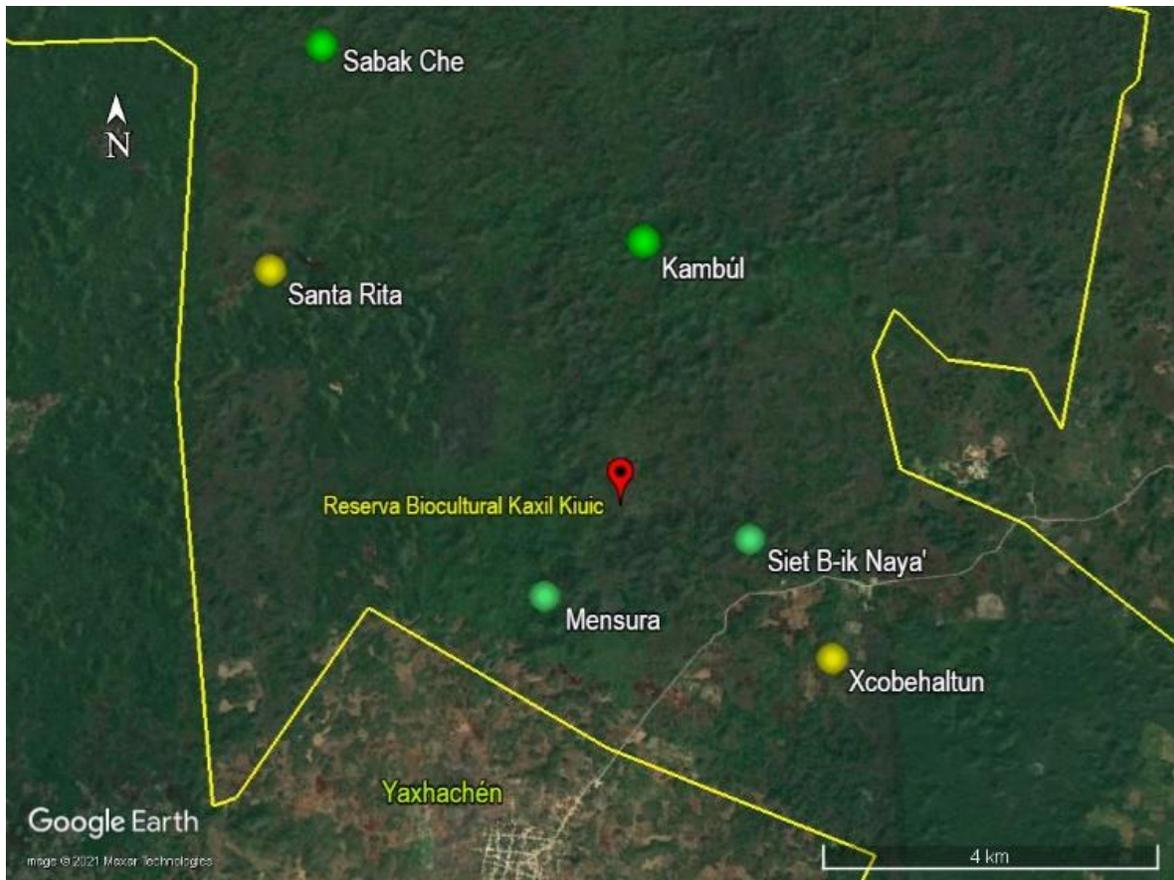
Dentro de la Reserva Biocultural del Puuc, los sitios de estudio se ubicaron en el municipio de Oxkutzcab. El clima de la región es tropical subhúmedo con lluvias en verano y una fuerte estación seca de noviembre a abril, la temperatura media anual es de 26 °C y la precipitación media anual oscila entre 900 y 1100 mm (Flores-Guido y Espejel-Carvajal, 1994; Orellana *et al.* 2009). Los suelos predominantes en la región son litosoles, luvisoles y rendzinas (Duch, 1988).

Los tipos de vegetación son selva baja caducifolia, selva mediana caducifolia y selva mediana subcaducifolia (Rzedowski, 2006; Essens y Hernández-Stefanoni, 2013), la vegetación se caracteriza por la pérdida de hojas durante la estación de secas, ocurriendo entre el 50 al 70% de las especies arbóreas (Flores-Guido y Espejel-Carvajal, 1994). Entre las especies más abundantes están *Neomillspaughia emarginata* (Gross) Blake (Familia Polygonaceae), *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Familia Polygonaceae), *Bursera simaruba* (L.) Sarg (Familia Burseraceae), *Piscidia piscipula* (L.) Sarg (Familia Fabaceae) y *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth (Familia Fabaceae) (Hernández-Stefanoni *et al.* 2014).

El paisaje consiste en un mosaico de parches en diferentes etapas sucesionales de abandono después del uso por la agricultura tradicional de roza-tumba-quema (Dupuy *et al.* 2012). En el área se pueden encontrar selva conservada y selva secundaria, cultivos permanentes y milpa tradicional.

#### **4.2.2 Sitios de estudio**

El estudio se realizó en seis sitios que abarcan un gradiente categorizado por seis diferentes clases, de acuerdo a la etapa sucesional de la vegetación y al uso de suelo (Figura 3). La caracterización de los sitios se realizó a través de análisis de sistema de información geográfica (SIG), bibliografía que cronosecuencia la vegetación y por entrevistas realizadas a dueños y usuarios de los predios.



**Figura 3.** Sitios de muestreo dentro de la Reserva Estatal Biocultural del Puuc en el municipio de Oaxkutzcab (Adaptación de Google Earth, 2021). Color verde fuerte: selva madura; verde bajo: selva en regeneración; amarillo: sitios de cultivos

El sitio 1 denominado Sabak Che, se localiza en las coordenadas 20° 08' 49.80" latitud Norte; 89° 35' 24.29" latitud Oeste, se caracteriza como selva madura con vegetación conservada con una antigüedad mínima de recuperación que oscila entre los 70 y 100 años. La cobertura arbórea tiene una altura de entre 3 m hasta 17 m con un promedio de 6.9 m. Las especies de árboles más abundantes son *Thouinia paucidentata* Radlk. ex Millsp (Familia Sapindaceae), *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Familia Polygonaceae), *Lonchocarpus xuul* Lundell (Familia

Fabaceae), *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Familia Burseraceae), *Erythroxylum rotundifolium* Lunan (Familia Erythroxylaceae) y *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. (Familia Fabaceae). En este sitio se realiza cacería con alta intensidad.

El sitio 2 denominado Kambúl, se ubica en las coordenadas 20° 07' 14.63" N; 89° 32' 56.27" O. Se caracteriza por vegetación de selva madura con una antigüedad de recuperación que oscila entre los 50 a 70 años. La cobertura arbórea tiene una altura de entre los 2 m hasta 16 m con un promedio de 7.1 m. Las especies arbóreas más abundantes son *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Familia Polygonaceae), *Thouinia paucidentata* Radlk. ex Millsp (Familia Sapindaceae), *Diospyros anisandra* Blake (Familia Ebenaceae), *Bauhinia divaricata* L. (Familia Fabaceae), *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Familia Burseraceae) y *Lonchocarpus xuul* Lundell (Familia Fabaceae). La cacería que se realiza es de baja intensidad.

El sitio 3 denominado Siet B-ik Naya', se encuentra en las coordenadas 20° 05' 7.30" N; 89° 32' 12.92" O. Caracterizado por vegetación de selva mixta en regeneración con edad de recuperación de entre 30 a 50 años. La cobertura arbórea tiene una altura de entre 1 m hasta 15 m con un promedio de 5.9 m. Las especies más abundantes son *Neomillspaughia emarginata* (H. Gross) S. F. Blake (Familia Polygonaceae), *Lonchocarpus xuul* Lundell (Familia Fabaceae), *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Familia Polygonaceae), *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Familia Burseraceae), *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. (Familia Fabaceae), *Mimosa bahamensis* Benth. (Familia Fabaceae). La cacería en el sitio es de baja actividad.

El sitio 4 denominado Mensura, se ubica en las coordenadas 20° 04' 45.43" N; 89° 33' 41.55" O. La vegetación corresponde con selva mixta en regeneración con

una antigüedad de entre 15 a 40 años. La cobertura arbórea tiene una altura entre 2 m hasta 9 m, con un promedio de 5.8 m. Las especies arbóreas más abundantes son *Lonchocarpus xuul* Lundell (Familia Fabaceae), *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Familia Polygonaceae), *Neomillspaughia emarginata* (H. Gross) S. F. Blake (Familia Polygonaceae), *Machaonia lindeniana* Baill. (Familia Rubiaceae), *Eugenia buxifolia* Lam. (Familia Myrtaceae) y *Neea psychotrioides* Donn. Sm. (Familia Nyctaginaceae). La cacería en el sitio es de intensidad media.

El sitio 5 se denomina Xcobehaltun, y se localiza en las coordenadas 20° 04' 18.90" N; 89° 31' 40.04" O. El uso de suelo en este sitio comprende zonas agrícolas con uso de milpa, con siembras de maíz anuales y con un período de uso de suelo de hasta 5 años seguido de un posterior descanso del terreno. La cacería en este sitio se realiza con alta intensidad.

El sitio 6 se denomina Santa Rita, se encuentra en las coordenadas 20° 07' 5.42" N; 89° 35' 44.18" O. Se caracteriza por vegetación de 5 a 15 años, se encuentran plantaciones de limón de 5 años y cultivos de piña de 15 años. La cacería que se realiza es a mediana intensidad.

### **4.3 Trabajo de campo**

#### **4.3.1 Muestreo de roedores**

El trabajo de campo se llevó a cabo de junio del 2021 a marzo del 2022. En cada sitio de estudio, se realizaron tres muestreos, separados con al menos dos meses de diferencia. Cada muestreo comprendió los tres periodos de la milpa: el

primero se realizó de junio a julio de 2021 comprendiendo el periodo previo a la siembra del maíz (roza y tumba); el segundo fue de octubre a noviembre de 2021 durante el desarrollo y crecimiento del maíz; y el tercero se realizó de febrero a marzo de 2022 durante y posterior a la cosecha de maíz. En cada sitio, se colocaron dos cuadrículas de 50 trampas vivas tipo Sherman colocadas a 10 m de separación dentro de una cuadrícula de 5 m por 10 m, sumando 100 trampas en total para cada sitio. Las trampas se cebaron con una mezcla de hojuelas de avena, maíz quebrado, vainilla y mantequilla de cacahuete. Las trampas se colocaron en el suelo en superficies planas procurando sitios con cobertura vegetal, de forma que no queden expuestas a los rayos del sol o a la lluvia directa. La revisión de las trampas se realizó diariamente, a partir de las 7:00 horas. Las trampas con captura de roedores fueron reemplazadas, de modo que se mantuviera el mismo número de trampas y que estuvieran activas durante 3 noches consecutivas. El esfuerzo de muestreo total fue de 5,400 noches/trampa.

Los roedores capturados fueron transportados a una estación de campo donde se tomaron los datos de las variables de estudio y dónde se realizó la obtención de muestras. La captura, manejo y eutanasia de los roedores se realizó cumpliendo las Directrices de la Sociedad Americana de Mastozoología para el uso de mamíferos silvestres en investigación (Sikes *et al.* 2011).

La identificación de la especie de los roedores se determinó siguiendo la guía de identificación de mamíferos de América Central y sureste de México (Reid, 2009) y la clave de identificación de mamíferos de México (Álvarez-Castañeda *et al.* 2017).

#### 4.3.2 Registro de atributos intraespecíficos y poblacionales

Los atributos intraespecíficos y poblacionales que se midieron para cada individuo fueron el sexo, el tamaño corporal, la condición corporal, la actividad sexual y la agresividad.

La estimación del tamaño corporal se tomó mediante la medida morfométrica de largo de cuerpo, que comprende la medida (cm) desde la punta de la nariz hasta la base de la cola.

Para la determinación de la condición corporal se tomaron los datos del peso corporal (g) y la longitud corporal (cm). Se realizó un cálculo del índice de masa corporal (IMC), para indicar la deposición de tejido graso en cada roedor y con esto identificar a los individuos sanos y a los bajos de condición corporal. El índice se obtuvo a través de la siguiente ecuación (Novelli *et al.* 2007; Paredes *et al.* 2009):

$$\text{IMC} = \text{Peso corporal (g)} / \text{Tamaño corporal (cm}^2\text{)}$$

La actividad sexual se determinó visualmente a través de la condición reproductiva, en cuatro categorías para las hembras y tres para los machos (Racey, 1988). En las hembras, se caracterizó mediante la palpación del abdomen y la inspección de los pezones: 1) *inactiva*, ausencia de preñez o lactancia; 2) *preñada*, palpación de fetos a través del abdomen; 3) *lactante*, mamas desnudas enrojecidas y con presencia de leche al presionarlas; y 4) *post-lactante*, mamas grandes desnudas, pero no enrojecidas ni con presencia de leche. Las hembras sexualmente activas comprendían a las que se clasificaban como preñadas, lactantes o post-lactantes. En los machos, se determinó por la posición de los testículos: 1) *testículos*

*abdominales*, no evidentes, ni palpables; 2) *testículos inguinales*, testículos medianos, palpables en el abdomen, en proceso de iniciar o terminar etapas reproductivas; y 3) *testículos escrotados*, testículos agrandados, evidentes en el escroto. Los machos sexualmente activos fueron aquellos que presentaron testículos escrotados.

La agresividad se describió tomando la presencia y el conteo total del número de heridas en la piel de cada individuo. Se realizó la inspección del cuerpo del roedor, peinando el pelaje en todas las direcciones, detectando la presencia de cicatrices, abscesos, costras o alopecia, áreas de pérdida de pelo (Glass *et al.* 1988; Himsworth *et al.* 2014). De cada individuo se registró el número de total de las heridas.

#### **4.3.3 Colecta de ectoparásitos**

En la estación de campo los animales se anestesiaron mediante inhalación de cloroformo, sujetandolos para la inhalación en frascos de plástico durante un período aproximado de cinco minutos y se les aplicó la eutanasia por dislocación cervical (Underwood y Anthony, 2020). Posterior a la eutanasia, se etiquetó a los roedores con su código de identificación, se registró la especie y se tomaron los datos pertenecientes a las variables de estudio.

Para la colecta de ectoparásitos en los roedores se inspeccionaron las zonas prioritarias, entre ellas las zonas de piel delgada: axilas, ingle, cuello, orejas y zonas interdigitales y utilizando pinzas entomológicas se retiraron de forma cuidadosa para

no dejar partes del aparato bucal en el hospedero y para no dañar el exoesqueleto de los ectoparásitos (Muñoz *et al.* 2016). Posteriormente, al roedor se le realizó un cepillado con peine de dientes finos colocando al individuo sobre una hoja de papel aluminio, de modo que los ectoparásitos fueran visibles al caer, este cepillado se hizo en ambos sentidos del crecimiento del pelo, de forma constante y durante un tiempo aproximado de 5 minutos (Muñoz *et al.* 2016). Todos los ectoparásitos de un mismo hospedero fueron preservados en un tubo Eppendorf individual con etanol al 70.0% debidamente rotulado.

El cuerpo de los roedores se conservó en frascos con etanol al 70.0% para una posterior inspección. Las muestras fueron transportadas al Laboratorio de Ecología y Zoonosis del CINVESTAV, Unidad Mérida.

En el laboratorio se realizó una segunda colecta de ectoparásitos, examinando el cuerpo de los roedores preservados utilizando un microscopio estereoscópico (Figura 4). Esta inspección se realizó en dos fases. Primero, para la revisión del cuerpo del individuo, se colocó sobre una caja de Petri y con pinzas de punta fina se inspeccionó entre el pelo de los individuos todo el cuerpo del roedor. La inspección se realizó desde la punta de la nariz hasta la punta de la cola siguiendo cuatro direcciones: el plano sagital derecho del individuo, el plano sagital izquierdo, el plano horizontal superior y el horizontal inferior. Los ectoparásitos colectados se preservaron por grupo de parasito en tubos Eppendorf individuales debidamente rotulado con su número de clave. Una vez revisado todo el individuo, se preservó en un nuevo frasco de plástico con etanol al 70%.



**Figura 4.** Inspección de ectoparásitos en roedores utilizando microscopio estereoscópico

Como segundo proceso, se examinó el contenido de etanol donde se encontraba previamente preservado el cuerpo del roedor. Esta revisión se realizó vaciando pequeñas cantidades del etanol sobre una caja de petri, de modo que en cada vaciado se observara con el estereoscopio el contenido y se colectaran los ectoparásitos presentes en el líquido. Una vez completada la colecta de la caja de petri se vaciaba el etanol al nuevo frasco donde se encontraba el roedor, y se repetía el procedimiento hasta terminar con el contenido de etanol del frasco antiguo. Al terminar todo el proceso de inspección se rotuló el nuevo frasco del roedor con la clave individual.

#### **4.4 Análisis parasitológico**

Posterior a las dos inspecciones de los roedores, se cuantificó el total de ectoparásitos de cada individuo, y se cuantificaron de acuerdo a cada morfotipo o grupo de artrópodo.

Se realizó la identificación taxonómica de los ejemplares colectados mediante la observación e identificación de características morfológicas en microscopio estereoscópico, para esto se utilizaron claves de identificación propias de cada grupo. En garrapatas, se clasificaron de acuerdo a su estadio de vida y se identificaron a nivel de género siguiendo las claves de identificación de Nava *et al.* (2019). Para los ácaros, se identificó la familia siguiendo las descripciones de Mullen y OConnor (2019); los ácaros no identificados se diferenciaron como morfotipos. En piojos, se utilizó las claves dicotómicas de Stojanovich y Pratt (1966). Para la identificación de pulgas se utilizó las claves de géneros y especies en Harimalala *et al.* (2021). La identificación de larvas de dípteros se utilizaron las descripciones de Pape (2001) y Lara-Lagunes *et al.* (2017).

#### **4.5 Análisis estadístico**

##### **4.5.1 Análisis de los atributos dentro del gradiente de uso del suelo**

Para este análisis, se realizó un cálculo de escala de razón de los atributos poblacionales e intraespecíficos dentro de la comunidad de roedores en los seis

sitios de estudio, tomando como base los atributos predictores de la hipótesis de supercontagador. Los atributos se categorizaron como variables cualitativas dicotómicas, teniendo en uno de los valores al atributo predictor asociado al carácter supercontagador. La categorización dicotómica de los atributos quedó de la siguiente forma (en *cursiva*, el atributo supercontagador): 1) sexo: “*macho*” o “*hembra*”; 2) actividad sexual: sexualmente “*activo*” o “*inactivo*”; 3) tamaño corporal: “*grande*” o “*bajo*”; 4) condición corporal: “*alta*” o “*baja*”; y 5) agresividad: “*con heridas*” o “*sin heridas*”.

Para estandarizar las variables tamaño corporal y condición corporal, los valores individuales se transformaron a valores Z. Este cálculo se realiza siguiendo la fórmula por Abdi (2007):

$$Z = \frac{Y - My}{Sy}$$

Donde el valor de la variable (Y) se le resta el valor promedio (My) en este caso de la especie de roedor, y se divide entre la desviación estándar (Sy) del valor de la especie de roedor. Los valores obtenidos de este cálculo se encontraron entre -3 hasta 3, de modo que los valores negativos (<0) funcionaron para caracterizar a los individuos de bajo tamaño o condición corporal; en contraste, los valores positivos (>0) se categorizaron como animales con alto tamaño o condición corporal.

#### **4.5.2 Caracterización de la comunidad de ectoparásitos**

Para caracterizar a los ectoparásitos colectados se utilizó la prevalencia de infección de acuerdo a la definición por Bush *et al.* (1997): el número de hospederos infectados con uno o más individuos de una especie de parásito en particular dividido por el número total de los hospederos de la especie examinada.

Los cálculos de prevalencia se realizaron para cada especie o morfotipo de ectoparásito en cada especie de hospedero encontrado y se calcularon los intervalos de confianza al 95%, utilizando el software Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa *et al.* 2000), usando un nivel de significancia de alfa de 0.05 en las pruebas.

#### **4.5.3 Análisis de la relación entre las variables de estudio y los parámetros de infección**

Se utilizaron cuatro parámetros para caracterizar las tasas de infección por parásitos de cada individuo: 1) *intensidad de infección*, el número total de parásitos que alberga un individuo infectado (Bush *et al.* 1997); 2) *diversidad de orden  $q=0$* , es la riqueza específica, refiriendo al número de especies de parásitos en un individuo infectado sin importar las abundancias relativas; 3) *diversidad de orden  $q=1$* , una medida de diversidad que incluye las abundancias relativas de las especies de parásitos en un individuo, incluyendo tanto a las especies raras como a las dominantes, se calcula con el exponencial del índice de Shannon; 4) *diversidad de orden  $q=2$* , una medida de diversidad que incluye las abundancias relativas de las especies, pero que se basa en las especies muy dominantes y no considera a

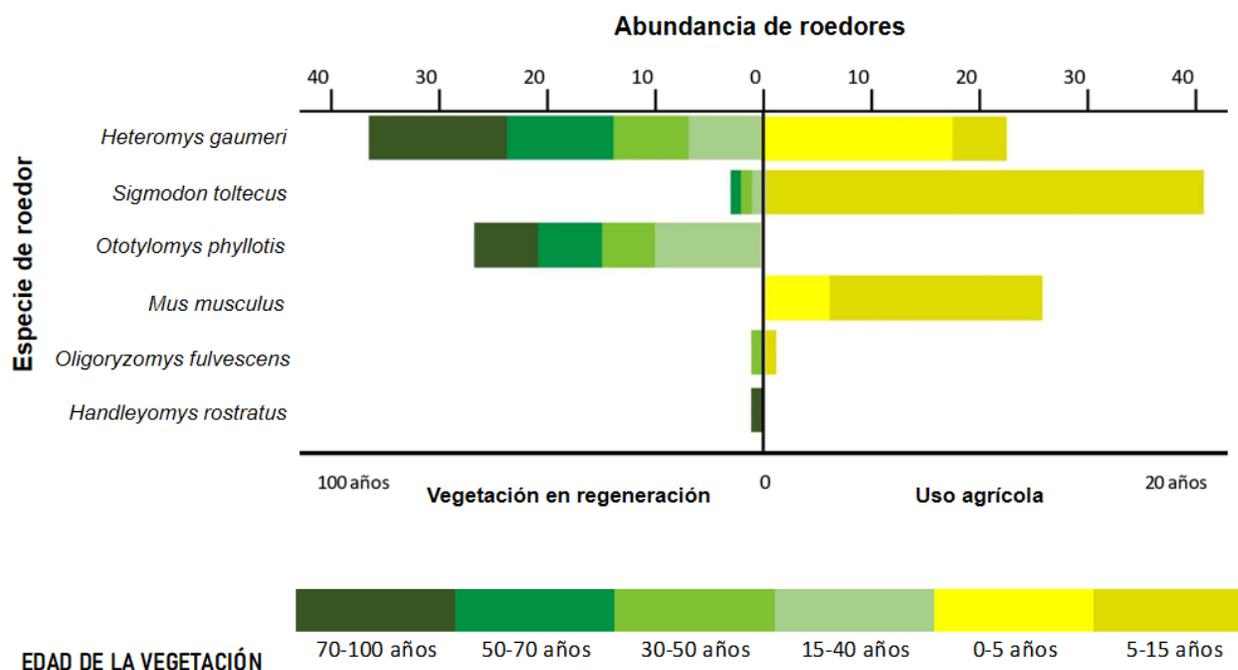
las especies raras, se calcula utilizando el inverso del índice de Gini-Simpson. Los cálculos de los índices de diversidad se realizaron utilizando el programa Microsoft Excel y siguiendo las fórmulas por Moreno *et al.* (2011) y por Jost y González-Oreja (2012).

Para analizar la relación entre los parámetros de infección de acuerdo al sexo, actividad sexual, tamaño corporal, condición corporal, agresividad y la edad de la vegetación (uso de suelo), se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM, siglas en inglés; Zuur *et al.* 2009), con una distribución de poisson para las variables de respuesta cuantitativos discretos (intensidad de infección y diversidad de orden 0) y distribución gaussiana para las variables de respuesta cuantitativos continuos (diversidad de orden 1 y orden 2). Se utilizaron niveles de significancia de  $P < 0.05$ . Este análisis se realizó utilizando el software R versión 4.0.5 (R Core Team, 2021).

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Riqueza y abundancia en la comunidad de roedores

En total se capturaron 160 roedores; durante el primer muestreo se capturaron 63 individuos, en el segundo 41 y 56 en el tercero. Los sitios agrícolas fueron los que obtuvieron la mayor abundancia de roedores (97), Santa Rita fue el sitio con la mayor abundancia con 67 individuos y Xcobehaltun con 24. En los sitios de selva madura se capturaron en total 37 roedores. En contraste, los sitios con menor abundancia de roedores fueron las de selva en regeneración con 32 individuos, y cuyo sitio con la abundancia más baja fue Siet B-ik Naya', con 14 (Figura 5).



**Figura 5.** Roedores capturados de acuerdo al sitio de estudio

Se identificaron seis especies de roedores. *Heteromys gaumeri* fue la especie más abundante en el estudio con 60 individuos (37.5% del total de capturas), seguido de *Sigmodon toltecus* con 44, *Ototylomys phyllotis* con 27, *Mus musculus* con 26, *Oligoryzomys fulvescens* con 2 y *Handleyomys rostratus* con 1 individuo (Tabla 7).

**Tabla 7.** Especies de roedores capturados en el gradiente de estudio (n= 160)

<b>Especie</b>	<b>SC (n= 20)</b>	<b>KA (n= 17)</b>	<b>SN (n= 14)</b>	<b>ME (n= 18)</b>	<b>XC (n= 24)</b>	<b>SR (n= 67)</b>	<b>TOTAL (n= 160)</b>
Familia Heteromyidae							
<i>Heteromys gaumeri</i>	13	10	7	7	18	5	60
Familia Cricetidae							
<i>Handleyomys rostratus</i>	1						1
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>			1			1	2
<i>Sigmodon toltecus</i>		1	1	1		41	44
<i>Ototylomys phyllotis</i>	6	6	5	10			27
Familia Muridae							
<i>Mus musculus</i>					6	20	26

SC: Sabak Ché (70-100 años); KA: Kambúl (50-70 años); SN: Siet B-ik Naya' (30-50 años); ME: Mensura (15-40 años); XC: Xcobehaltun (0-5 años); SR: Santa Rita (5-15 años).

El sitio con la mayor riqueza fue Santa Rita con 5 especies, en contraste con el segundo sitio con manejo antropogénico, donde solo hubo dos especies: *H. gaumeri* y *M. musculus*. *Heteromys gaumeri* fue la única especie que se encontró en todo el gradiente, además fue la especie dominante en los dos sitios de selva madura, en Siet B-ik Naya' y en las siembras de maíz en Xcobehaltún. En Mensura,

la especie más abundante fue *O. phyllotis* con 10 ratones. En los sitios de cultivo en Santa Rita, las más abundantes fueron *S. toltecus* y *M. musculus*, respectivamente.

## 5.2 Análisis de los atributos intraespecíficos y poblacionales de los roedores

De la comunidad de roedores colectada, 84 de los individuos (52.5%) fueron machos y 76 (47.5%) hembras. Los individuos sexualmente reproductivos ocuparon el 68.1% (109/160) de la muestra. Entre las hembras, el 60.5% (46/76) estuvieron sexualmente activas, entre ellas 35 (76.1%) fueron hembras preñadas, 6 (13.0%) post-lactantes y 5 (10.9%) lactantes. En los machos, el 75.0% (63/84) fueron sexualmente activos. Por su parte, los individuos sexualmente inactivos representaron el 31.9% (51/160). En hembras, 30 individuos (39.5%) estuvieron inactivas; mientras en los machos, el 25.0% (21/84) fueron individuos inactivos, correspondiendo a 12 machos con testículos inguinales y 9 con testículos abdominales.

La media del largo de cuerpo y peso de acuerdo a las especies de roedores fueron: 124.6 mm (Desviación estándar = 14.9; n = 60) y 57.9 g (D.E. = 15.5; n = 60) en *H. gaumeri*; 127.8 mm (D.E. = 22.1; n = 40) y 65.9 g (D.E. = 27.4; n = 40) en *S. toltecus*; 146 mm (D.E. = 20.8; n = 627) y 71.1 g (D.E. = 30.4; n = 27) en *O. phyllotis*; 78.4 mm (D.E. = 6.0; n = 26) y 14.2 g (D.E. = 3.1; n = 27) en *M. musculus*; 107 mm (D.E. = 4.2; n = 2) y 40.0 g (D.E. = 12.7; n = 2) en *O. fulvescens*; y en el único individuo de *H. rostratus*, el tamaño de cuerpo fue 117 mm y el peso 41 g.

La presencia de heridas se registró en 61 individuos (38.1%). El número de heridas por individuo fue de 1 hasta 4. El 68.6% (41) de los individuos presentó una herida, el 23.0% (14) dos heridas, el 6.6% (4) tres heridas y únicamente, el 1.6% (1) registró cuatro heridas.

La comparación entre los atributos predictores de acuerdo a la hipótesis de supercontagador entre los sitios de estudio se presenta en el Tabla 8. La proporción por sexos tendió a ser igual o mayor hacia los machos en la mayoría de sitios, a diferencia del sitio de selva madura Sabak Ché, donde las hembras ocuparon el 70.0%. Los individuos sexualmente activos predominaron en los seis sitios del gradiente, a comparación de los inactivos. En tamaño corporal, únicamente en el sitio de Mensura se encontró un mayor número de individuos de alto tamaño corporal. Con respecto a la condición corporal, se observó un mayor porcentaje de individuos de alta condición en los sitios de selva madura con el 80.0% en Sabak Che y 52.9% en Kambúl. Respecto a la agresividad, el único sitio con mayor porcentaje de individuos con presencia de heridas fue Kambúl con el 64.7%.

**Tabla 8.** Cálculo de razón en atributos predictores en la hipótesis de supercontagador en los roedores de acuerdo al sitio (n= 160)

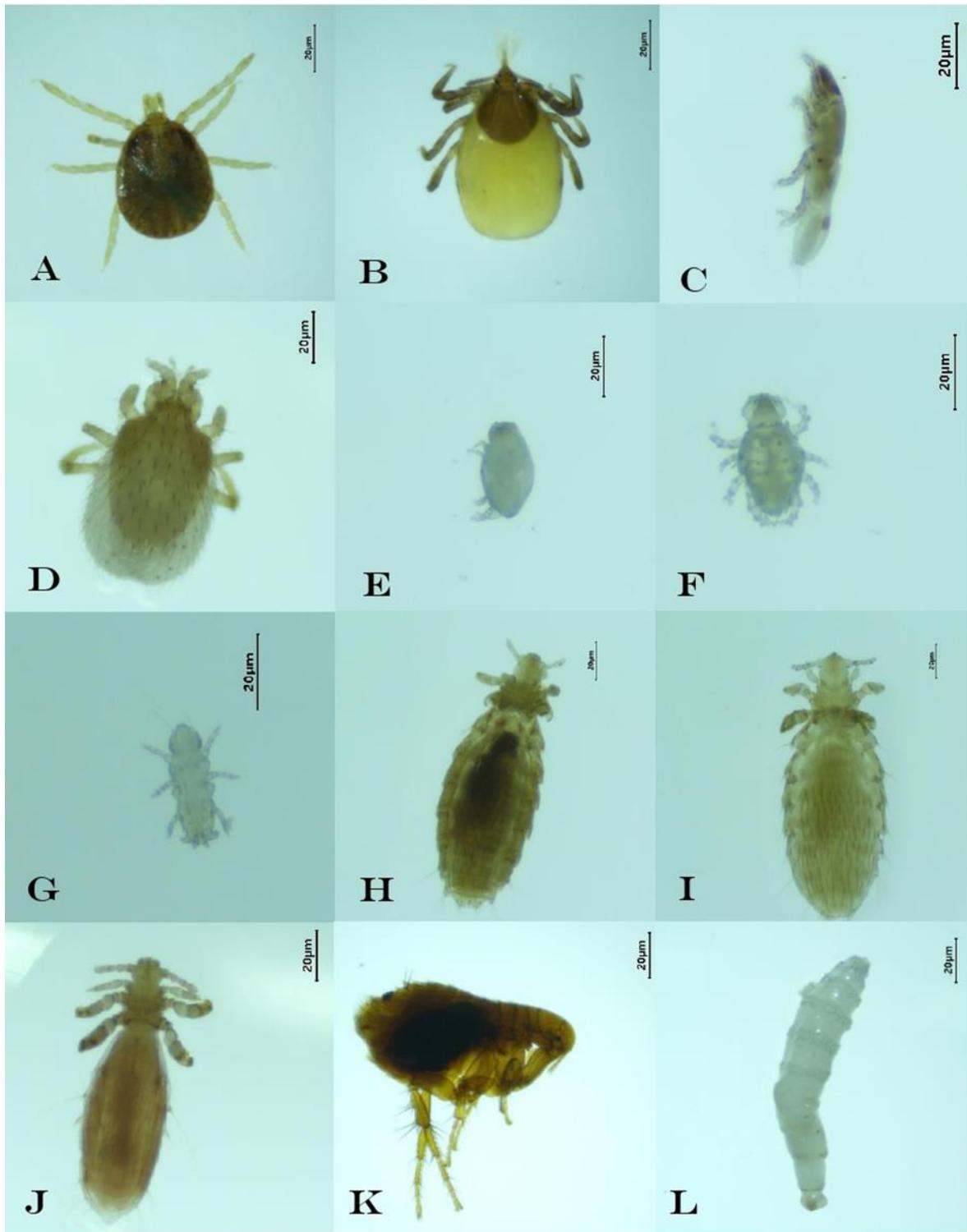
Atributos	Sabak Che (n= 20)		Kambúl (n= 17)		Siet B-ik Naya' (n= 14)		Mensura (n= 18)		Xcobehaltún (n= 24)		Santa Rita (n= 67)	
	n	X:Y	n	X:Y	n	X:Y	n	X:Y	n	X:Y	n	X:Y
Sexo												
Hembras	14		6		7		9		10		30	
Machos	6	0.42	11	1.83	7	1.00	9	1.00	14	1.40	37	1.23
Tamaño corporal												
Bajo	10		13		10		8		15		37	
Grande	10	1.00	4	0.31	4	0.40	10	1.25	9	0.60	30	0.81
Condición corporal												
Baja	4		8		8		10		13		35	
Alta	16	4.00	9	1.13	6	0.75	8	0.80	11	0.85	32	0.91
Actividad sexual												
Inactivos	9		4		3		3		7		23	
Activos	11	1.22	13	3.25	11	3.67	15	5.00	15	2.14	44	1.91
Agresividad												
Sin heridas	13		6		8		9		12		51	
Con heridas	7	0.54	11	1.83	6	0.75	9	1.00	12	1.00	16	0.31

### 5.3 Comunidad de ectoparásitos identificados en roedores

La prevalencia promedio de infección por ectoparásitos en la comunidad de roedores fue del 88.8% (IC 95% = 82.8 – 93.2). Entre las especies de roedores, cuatro de ellas tuvieron una prevalencia del 100.0%, *H. gaumeri* (60/60), *S. toltecus* (44/44), *O. fulvescens* (2/2) y *H. rostratus* (1/1), seguido de *O. phyllotis* con el 81.5% (22/27) y *M. musculus* con una prevalencia del 46.2% (12/26).

Se identificaron 12 diferentes artrópodos ectoparásitos. En la Familia Ixodidae, se determinó únicamente en garrapatas adultas los géneros *Amblyomma* e *Ixodes*. En ácaros se identificó la familia Linstrophoridae y cuatro diferentes morfotipos donde no se logró determinar la especie. En piojos se identificaron las especies *Hoplopleura arizonensis*, *Hoplopleura oryzomydis* y *Fahrenheitia* sp. En pulgas se encontró a la especie *Xenopsylla cheopis*. Y en el orden Diptera se identificaron larvas de mosca del género *Cuterebra* (Figura 6).

Se colectó un total de 20,101 artrópodos ectoparásitos (19,288 ácaros, 492 garrapatas, 280 piojos, 37 pulgas y 4 larvas de dípteros). En la primera inspección realizada en campo, se colectaron 2,194 ectoparásitos (10.9% del total), y se encontraron 8 de los grupos ectoparásitos. Durante esta inspección se colectó el 100.0% de las garrapatas *Amblyomma* y las larvas *Cuterebra*, y el 97.3% de las garrapatas *Ixodes*. Para la segunda inspección realizada con microscopía, se colectó el 89.1% del total de ectoparásitos. Cuatro de las especies únicamente se colectaron durante esta inspección: *H. arizonensis*, *H. oryzomydis*, y los ácaros del morfotipo 3 y 4. Además, el 98.6% de los piojos y 90.1% de los ácaros fueron colectadas en esta segunda revisión (Tabla 9).



**Figura 6.** Fotografías de los ectoparásitos identificados. A) *Amblyomma* sp. B) *Ixodes* sp. C) Ácaro Listrophoridae. D) Ácaro morfotipo 1. E) Ácaro morfotipo 2. F) Ácaro morfotipo 3. G) Ácaro morfotipo 4. H) *Hoplopleura arizonensis*. I) *Hoplopleura oryzomydis*. J) *Fahrenholzia* sp. K) *Xenopsylla cheopis*. L) *Cuterebra* sp.

**Tabla 9.** Ectoparásitos colectados de acuerdo al periodo de inspección (n= 20,101)

Especie	Primera inspección (n= 2,194)		Segunda inspección (n= 17,907)		TOTAL (n= 20,101)
	n	%	n	%	n
<b>CLASE ARACHNIDA</b>					
<b>Orden Ixodida</b>					
Familia Ixodidae (larvas)	192	<b>43.8</b>	246	<b>56.2</b>	438
<i>Amblyomma</i> sp.	17	<b>100.0</b>			17
<i>Ixodes</i> sp.	36	<b>97.3</b>	1	<b>2.7</b>	37
<b>Orden Sarcoptiformes</b>					
Familia Listrophoridae	11	<b>0.1</b>	15,908	<b>99.9</b>	15,919
Morfotipo 1	1,903	<b>61.9</b>	1,170	<b>38.1</b>	3,073
Morfotipo 2	1	<b>0.4</b>	266	<b>99.6</b>	267
Morfotipo 3			28	<b>100.00</b>	28
Morfotipo 4			1	<b>100.00</b>	1
<b>CLASE INSECTA</b>					
<b>Orden Phthiraptera</b>					
Familia Hoplopleuridae					
<i>Hoplopleura arizonensis</i>			2	<b>100.00</b>	2
<i>Hoplopleura oryzomydis</i>			34	<b>100.00</b>	34
Familia Polyplacidae					
<i>Fahrenholzia</i> sp.	4	<b>1.6</b>	240	<b>98.4</b>	244
<b>Orden Siphonaptera</b>					
Familia Pulicidae					
<i>Xenopsylla cheopis</i>	26	<b>70.3</b>	11	<b>29.7</b>	37
<b>Orden Diptera</b>					
Familia Oestridae					
<i>Cuterebra</i> sp.	4	<b>100.0</b>			4

La presencia de garrapatas se observó en las seis especies de roedores. Se identificaron garrapatas en estadio inmaduro correspondiente a larvas y no se

observaron en estado de ninfas. En estadio maduro, únicamente se encontraron hembras adultas en las especies *S. toltecus*, *H. gaumeri* y *H. rostratus*. Las garrapatas en estadio de larva comprendieron el 89.0%, en contraste las adultas solo el 11.0% (Tabla 10).

**Tabla 10.** Abundancia de garrapatas por estadio de desarrollo de acuerdo a la especie de roedor (n= 492)

<b>Especie</b>	<b>Número de larvas (n= 438)</b>	<b>Número de adultos (n= 54)</b>	<b>TOTAL (n= 492)</b>
<i>Sigmodon toltecus</i>	209	40	249
<i>Heteromys gaumeri</i>	136	13	149
<i>Ototylomys phyllotis</i>	83		83
<i>Mus musculus</i>	5		5
<i>Handleyomys rostratus</i>	2	1	3
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	3		3

La presencia de garrapatas *Amblyomma* e *Ixodes* se observó en las especies de hospederos *H. gaumeri* y *S. toltecus*; por su parte, en *H. rostratus* solo se identificó a *Amblyomma*. Los ácaros de la familia Lestrophoridae se encontraron en las seis especies de roedores, pero se observaron prevalencias significativamente mayores en *S. toltecus* (95.5%; IC 95% = 84.5 – 99.4) y en *H. gaumeri* (76.7%; IC 95% = 64.0 – 86.6). Los ácaros del morfotipo 1 tuvieron una alta prevalencia en *H. gaumeri* (98.3%; IC 95% = 91.1 – 100.0) y *S. toltecus* (93.2%; IC 95% = 81.3 – 98.6). En los ácaros del morfotipo 2, la prevalencia en *H. gaumeri* fue significativamente

mayor (33.3% IC 95% = 21.7 – 46.7) a comparación de la encontrada en *S. toltecus* y *M. musculus*. La prevalencia de infección en los ácaros del morfotipo 3 y 4 fueron bajas en general. Las especies de piojos presentaron especificidad de hospederos, *H. arizonensis* se observó en *S. toltecus* con una prevalencia de 13.6% (IC 95% = 5.2 – 27.4), *H. oryzomydis* se presentó en el único individuo de *H. rostratus* y *Fahrenheitia* sp. en *H. gaumeri* tuvo una prevalencia del 56.7% (IC 95% = 43.5 – 68.9). La pulga *X. cheopis* tuvo una mayor prevalencia significativa en *O. phyllotis* (59.3%; IC 95% = 38.8 – 77.6), a comparación de la encontrada en *H. gaumeri*. La infección por larvas de mosca de *Cuterebra* en *O. phyllotis* fue del 14.8% (IC 96% = 4.2 – 33.7), únicamente se observó en individuos machos y se localizaron debajo de la piel en la región inguinal en los testículos (Tabla 11).

Las especies de hospedero con la mayor riqueza de artrópodos ectoparásitos fueron *H. gaumeri* con ocho y *S. toltecus* con siete; en contraste, las que tuvieron una menor riqueza fueron *M. musculus* y *O. fulvescens*, con 3 y 2 respectivamente.

**Tabla 11.** Prevalencia (IC) de ectoparásitos de acuerdo a la especie de hospedero (n= 160)

<b>Especie</b>	<i>Heteromys gaumeri</i> (n= 60)	<i>Sigmodon toltecus</i> (n= 44)	<i>Ototylomys phyllotis</i> (n= 27)	<i>Mus musculus</i> (n= 26)	<i>Oligoryzomys fulvescens</i> (n= 2)	<i>Handleyomys rostratus</i> (n= 1)
<b>CLASE ARACHNIDA</b>						
<b>Orden Ixodida</b>						
<i>Amblyomma</i> sp.	8.3 (2.8 - 18.4)	13.6 (5.2 - 27.4)				100.0
<i>Ixodes</i> sp.	10.0 (3.8 - 20.5)	27.3 (15.0 - 42.8)				
<b>Orden Sarcoptiformes</b>						
Familia Listrophoridae	76.7 (64.0 - 86.6)	95.5 (84.5 - 99.4)	22.2 (8.6 - 42.3)	38.5 (20.2 - 59.4)	100.0 (15.8 - 100.0)	100.0
Morfotipo 1	98.3 (91.1 - 100.0)	93.2 (81.3 - 98.6)			100.0 (15.8 - 100.0)	100.0
Morfotipo 2	33.3 (21.7 - 46.7)	4.5 (0.5 - 15.5)		3.8 (0.1 - 19.6)		
Morfotipo 3	15.0 (7.1 - 26.6)	4.5 (0.5 - 15.5)		7.7 (1.0 - 25.1)		
Morfotipo 4			3.7 (0.1 - 19.0)			
<b>CLASE INSECTA</b>						
<b>Orden Phthiraptera</b>						
<i>Hoplopleura arizonensis</i>		13.6 (5.2 - 27.4)				
<i>Hoplopleura oryzomydis</i>						100.0
<i>Fahrenholzia</i> sp.	56.7 (43.5 - 68.9)					
<b>Orden Siphonaptera</b>						
<i>Xenopsylla cheopis</i>	1.7 (0.1 - 8.9)		59.3 (38.8 - 77.6)			
<b>Orden Diptera</b>						
<i>Cuterebra</i> sp.			14.8 (4.2 - 33.7)			

IC = Intervalo de confianza 95%

#### **5.4 Análisis de ectoparásitos de acuerdo a los atributos y al cambio de uso de suelo**

En el análisis entre los atributos poblacionales e intraespecíficos de acuerdo a los parámetros de infección, se encontraron algunos resultados significativos. Se observó una mayor intensidad de infección de forma estadísticamente significativa en los individuos con los atributos predichos por la hipótesis de supercontagador: machos, sexualmente activos, con alta condición corporal y agresivos, pero contrariamente a la predicción, hubo mayor infección en los individuos de bajo tamaño corporal. Asimismo, hubo una relación significativa positiva entre la antigüedad de la vegetación con la intensidad de presencia de ectoparásitos. Con respecto a los componentes de diversidad de ectoparásitos, tanto en la diversidad de orden 0 y 1, se encontró una relación significativa inversa con respecto a la actividad sexual, pero no hubo asociaciones significativas con la diversidad de orden 2 (Tabla 12).

**Tabla 12.** Resultados de modelos lineales generalizados para evaluar la relación entre parámetros de infección de acuerdo a los atributos poblacionales e intraespecíficos, y a la edad de la vegetación

Variable	Estimador	Error Estándar	Valor Z	Valor P
<b>Intensidad de infección</b>				
Sexo	0.718	0.017	42.671	2e-16 ***
Actividad sexual	-0.056	0.022	-2.555	0.010 *
Tamaño corporal	-0.049	0.001	-45.010	2e-16 ***
Condición corporal	0.003	0.001	2.738	0.006 **
Agresividad	0.024	0.008	2.839	0.005 **
Edad de la vegetación	0.021	0.004	5.229	1.71e-07 ***
<b>Diversidad de orden 0</b>				
Sexo	0.097	0.104	0.932	0.351
Actividad sexual	0.291	0.136	2.137	0.033 *
Tamaño corporal	-0.012	0.007	-1.698	0.090
Condición corporal	-0.011	0.007	-1.742	0.082
Agresividad	0.029	0.062	0.477	0.633
Edad de la vegetación	0.048	0.027	1.751	0.080
<b>Diversidad de orden 1</b>				
Sexo	0.043	0.113	0.380	0.704
Actividad sexual	0.322	0.152	2.116	0.036 *
Tamaño corporal	-0.004	0.007	-0.538	0.591
Condición corporal	-0.009	0.007	-1.281	0.202
Agresividad	0.093	0.070	1.328	0.186
Edad de la vegetación	0.011	0.030	0.375	0.708
<b>Diversidad de orden 2</b>				
Sexo	0.915	0.876	1.044	0.298
Actividad sexual	1.922	1.175	1.635	0.104
Tamaño corporal	-0.011	0.058	-0.196	0.845
Condición corporal	-0.076	0.056	-1.363	0.175
Agresividad	0.651	0.541	1.203	0.231
Edad de la vegetación	-0.005	0.234	0.022	0.982

**Nivel de significancia:** \*P<0.05; \*\*P<0.01; \*\*\*P<0.001

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1 Riqueza y abundancia de roedores dentro del gradiente de estudio

En este trabajo, se encontró una mayor abundancia de roedores en los sitios agrícolas que en los entornos de selva madura y en regeneración. Este patrón coincide con lo encontrado en policultivos de maíz en Chiapas, al compararlo con selvas maduras en Reservas Ecológicas (Cruz *et al.* 2010). De igual forma, Hernández-Betancourt *et al.* (2012), encontraron en la Reserva Ecológica de Cuxtal en Yucatán, una mayor abundancia en un sistema de pastizal que en un acahual (selva secundaria en recuperación). Como mencionan Hussain y Yousaf (2019), una razón de la alta abundancia en estos entornos puede ser la disponibilidad de alimento y refugio que brindan, debido que al crecer las plantas cultivadas propician una cobertura al suelo del campo que genera sitios óptimos para la alimentación, la reproducción y el refugio de sus depredadores.

La mayor riqueza de roedores se observó en el sitio de cultivo de piña y limón, Santa Rita y en la selva regenerativa Siet B-ik Naya' con cuatro especies cada uno. La disponibilidad de diferentes alternativas alimentarias puede propiciar una mayor diversidad de roedores (Cruz *et al.* 2010). Esto podría explicar la riqueza de especies en Santa Rita, debido a que en este sitio había una alta producción de semillas, herbáceas, abundancia de insectos y refugio. La alta riqueza en selvas en regeneración se puede atribuir a la alta diversidad de especies de plantas que colonizan estos entornos perturbados, atrayendo a los roedores por su gran disponibilidad de alimento (Ssuna *et al.* 2020).

Los dos agroecosistemas presentaron diferencias contrastantes en riqueza y abundancia de roedores, esta diferencia se podría deber al nivel de intervención antropogénica que distingue ambos sitios. En la milpa de Xcobehaltún se pudo observar evidencia de uso de agroquímicos y maquinaria agrícola mecanizada. La intensificación agrícola se tiende a acompañar con una disminución en la diversidad de pequeños mamíferos, pero con un aumento en la abundancia general atribuido a la presencia de especies generalistas (Gentili *et al.* 2014). Además, como mencionan Cimé-Pool *et al.* (2007), ante la ausencia de cobertura vegetal en los campos de cultivo, los roedores tienden a desplazarse para evitar la depredación. Esto se observó en los monocultivos de Santa Rita, en la parcela de limón durante el tercer muestreo, donde posterior al chapeo (poda) en el sitio la captura de roedores disminuyó de forma considerable; en contraste, en el cultivo de piña las capturas se mantuvieron constantes durante los tres muestreos, en estos periodos no se realizó trabajo de aclareo al terreno.

*Heteromys gaumeri* fue la única especie que se encontró en todo el gradiente, además de ser la más abundante en la selva conservada y en la milpa. Se ha reportado que *H. gaumeri* es una especie predominante en la selva de sur de Yucatán (Hernández-Betancourt *et al.* 2008a); además, su presencia en áreas de pastoreo y milpa, así como en localidades rurales y suburbanas, demuestran su alta tolerancia a la perturbación y hábito generalista (López-Cancino *et al.* 2015; Panti-May *et al.* 2015). *Ototylomys phyllotis* fue el segundo roedor más abundante en los sitios de selva madura y regenerativa, pero ausente en los cultivos agrícolas; esto

podría justificarse debido a sus hábitos principalmente arborícolas de modo que solo se observó en sitios con cobertura arbórea (Hernández-Betancourt *et al.* 2008b).

Las dos especies con alta abundancia en los agroecosistemas fueron la rata algodonera, *Sigmodon toltecus* y el ratón doméstico, *Mus musculus*. *Sigmodon* es una especie generalista que llega a ser altamente competitiva y dominante en los sitios agrícolas, además de ser una especie plaga característica en la milpa tradicional (Cruz *et al.* 2010; Lara-Ponce *et al.* 2012). El ratón doméstico es una especie sinantrópica, que puede sobrevivir en sistemas productivos al obtener alimento y refugio, pero que no resulta buen competidor en ambientes naturales, esto explicaría su ausencia en los sitios de selva (Hernández-Betancourt *et al.* 2012).

Las especies con el menor número de capturas fueron *Oligoryzomys fulvescens* y *Handleyomys rostratus*, respectivamente con 2 y 1 individuos. Estas especies suelen ser muy raras, y por lo mismo, sus poblaciones no han sido estudiadas (Ceballos y Oliva, 2005; Hernández-Betancourt *et al.* 2012).

## **6.2 Efecto del uso de suelo en los atributos de los roedores**

En este estudio se caracterizó a los roedores en función de atributos intraespecíficos y poblacionales relevantes para la dispersión de ectoparásitos y cómo varía la frecuencia de individuos con estos atributos en un gradiente de recuperación de la cobertura vegetal nativa. La selva conservada tuvo la mayor frecuencia de hembras, mayor número de individuos de talla grande y condición

corporal. En la proporción de sexos, se encontraron valores similares entre machos y hembras en cinco de los sitios. Estos resultados, coinciden con lo reportado en selvas bajas caducifolias en hábitats sujetos a diferente grado de perturbación, donde no se encontraron diferencias en la proporción de sexos (García-Estrada *et al.* 2002; Hernández-Betancourt *et al.* 2012). Rosenfeld y Roberts (2004), mencionan que la dieta de la madre influye directamente en la proporción de sexos en las camadas, cuando la fuente de alimento es abundante y adecuada la proporción se mantiene igual.

La alta proporción de hembras en la selva más conservada, se asoció a la especie predominante *H. gaumeri* donde el 76.9% fueron hembras. En esta especie, se ha descrito con anterioridad que las hembras son territoriales defendiendo espacios para sus funciones reproductivas y recursos alimenticios; en contraste, los machos presentan mayores áreas de actividad al buscar hembras para aparearse (Hernández-Betancourt *et al.* 2003; 2008a).

En la selva madura con protección efectiva (dentro del perímetro de la reserva biocultural Kaxil Kiuic), se encontró un alto porcentaje (80%) de individuos con condición corporal alta, lo cual indicaría que este sitio ofrece mejores condiciones de hábitat y disponibilidad de alimento favoreciendo las condiciones corporales de los individuos (Chacón-Pacheco y Ballesteros-Correa, 2019; Ronto y Rakotondravony, 2019). Esta explicación, también se podría asociar con el alto porcentaje en individuos con mayor talla corporal (Kjellander *et al.* 2006; Finn, 2017).

En todos los sitios dentro del gradiente se encontró un mayor porcentaje de roedores sexualmente activos, ocupando el 68.1% en total. La evidencia de

individuos adultos, subadultos y juveniles entre los seis sitios, para las cuatro especies más abundantes del estudio (*H. gaumeri*, *S. toltecus*, *O. phyllotis*, y *M. musculus*), refleja que la comunidad de roedores se mantiene reproductivamente activa y que la disponibilidad de alimento satisface sus requerimientos (Cimé-Pool *et al.* 2007).

### 6.3 Diversidad de ectoparásitos

Se identificaron 12 diferentes taxones de ectoparásitos. En tres especies de roedores solo se detectaron larvas de la familia de garrapatas duras Ixodidae, por lo que no se logró identificar el género ya que solo existen claves taxonómicas para adultos (Nava *et al.* 2019). Entre ellas, en *M. musculus* ya se había reportado la presencia de la garrapata *Amblyomma parvum* en Mérida (Rodríguez-Vivas *et al.* 2016). Para *O. phyllotis*, se había reportado la presencia de una especie no identificada del género *Ixodes* en Yucatán (Light *et al.* 2020). Mientras que en *Oligoryzomys fulvescens*, es el primer reporte de garrapatas Ixodidae para México.

Se detectaron garrapatas del género *Amblyomma* en tres especies de ratones. En *H. gaumeri*, la presencia de esta garrapata coincide con lo anteriormente encontrado para Yucatán de acuerdo a Quintero *et al.* (2001) y Guzmán-Cornejo *et al.* (2011). Para *Sigmodon toltecus* y *Handleyomys rostratus* corresponde al primer reporte como especie hospedero para la península de Yucatán. Anteriormente, se tenía documentado a *Amblyomma* en individuos de *Handleyomys* sp. en Tabasco y para *Sigmodon* sp. en algunos estados de México (Light *et al.* 2020).

Las garrapatas del género *Ixodes* se encontraron en *H. gaumeri* y en *S. toltecus*. En ambas especies de hospedero se había descrito la presencia de especies de *Ixodes* en el estado de Campeche (Ceballos, 2014), sin embargo, para el Estado de Yucatán, son los primeros registros.

Los ácaros de la familia Linstrophoridae estuvieron de forma predominante en el gradiente encontrándose en las seis especies de roedores. En México se han reportado tres géneros de esta familia: *Geomylichus*, *Listrophorus* y *Prolistrophorus* (Light *et al.* 2020). La especie *Prolistrophorus frontalis* se ha reportado en Veracruz para *O. fulvescens* (Estébanes-González y Cervantes, 2005). Para *H. gaumeri*, *S. toltecus*, *O. phyllotis*, *M. musculus* y *H. rostratus* son los primeros reportes de ácaros Linstrophoridae en México.

Se detectaron tres especies de piojos en este trabajo. En *S. toltecus* se identificó a *Hoplopleura arizonensis*, especie que ya se había reportado en esta especie de ratón (Emerson 1971). *Hoplopleura oryzomydis* se encontró en *H. rostratus*, en este roedor solo se había reportado la presencia de *Hoplopleura quadridentata* en Tamaulipas (Sánchez-Montes *et al.* 2013); por lo tanto, es el primer reporte de la especie en México.

En *H. gaumeri* se identificaron piojos de *Fahrenholzia* sp.; para esta rata se ha identificado del mismo género a *Fahrenholzia ferrisi* en Yucatán (Emerson, 1971). Por lo tanto, esta podría ser la especie probable que se encontró en este estudio, sería recomendable realizar el aclarado de los individuos para poder identificar las estructuras y determinar la especie.

La pulga *Xenopsylla cheopis* representó el primer reporte de hospedero en *H. gaumeri* y *O. phyllotis*. Anteriormente, se había descrito a esta pulga en el roedor *Microtus mexicanus* en el centro del país (Muñiz y Barrera, 1979), y en la zarigüeya *Didelphis virginiana* en Quintana Roo (Eckerlin, 2005). Se encontró la presencia de larvas de moscas *Cuterebra* en individuos machos de *O. phyllotis*, este hallazgo coincide con lo anteriormente reportado en selvas del sur de Yucatán por Manrique-Saide *et al.* (2000).

#### **6.4 Importancia zoonótica de los ectoparásitos**

Entre los ectoparásitos identificados en este trabajo, algunos tienen importancia médica por ser vectores de patógenos zoonóticos. Las garrapatas del género *Amblyomma* pueden ser reservorio de diferentes bacterias capaces de transmitirse al ser humano. En México, entre los patógenos detectados en *Amblyomma* spp. están las bacterias del género *Anaplasma*, *Ehrlichia*, y *Rickettsia* (Sosa-Gutiérrez *et al.* 2016; López-González *et al.* 2021). En Yucatán, *Rickettsia felis* se ha reportado en seis especies de roedores, entre ellas *H. gaumeri* y *S. toltecus* (Panti-May *et al.* 2015b). Asimismo, en Yucatán desde el año 2000 al 2006 se diagnosticaron los primeros casos humanos de fiebre manchada atribuida a *R. felis* (Ulloa-García *et al.* 2019). Por esta razón, existe un riesgo de transmisión accidental de estos vectores al ser humano.

Las garrapatas *Ixodes* pueden albergar las bacterias patógenas de los géneros *Anaplasma*, *Borrelia*, *Babesia* y *Ehrlichia* (Biggs *et al.* 2016; López-González *et al.*

2021). En la Península de Yucatán, se ha reportado la presencia de *Borrelia burgdorferi* s.l., el agente etiológico de la enfermedad de Lyme, en varias especies de roedores. En Quintana Roo se ha reportado en *H. gaumeri* (Rodríguez-Rojas *et al.* 2020), y en Yucatán en las especies sinantrópicas *M. musculus* y *R. rattus* (Solís-Hernández *et al.* 2016). Por otro lado, en una comunidad rural del este de Yucatán se encontraron cuatro casos de babesiosis atribuidos a *Babesia microti* (Peniche-Lara *et al.* 2018). La presencia de estos patógenos alerta del riesgo potencial de infección por la presencia de garrapatas del género *Ixodes*.

La pulga *X. cheopis*, es conocida por ser el principal vector del patógeno bacteriano *Yersinia pestis*, causante de la peste. Sin embargo, en México no ha habido reportes de este patógeno en las últimas décadas, solamente se han notificado casos al oeste de Estados Unidos y en algunos países del sur de América (Barbieri *et al.* 2020).

*Xenopsylla cheopis* también puede ser un importante reservorio de bacterias como *Rickettsia* y *Bartonella* (Sánchez-Montes *et al.* 2019). Algunas de ellas, como *Rickettsia felis* y *Rickettsia typhi* se han encontrado infectando roedores en Yucatán, coincidiendo en los mismos hospederos encontrados en este estudio como *H. gaumeri* y *O. phyllotis* en el caso de *R. felis* (Panti-May *et al.* 2015b). De igual forma, en pulgas de *O. phyllotis* se ha confirmado la presencia de *R. felis* (Peniche-Lara *et al.* 2015). Debido a la presencia de *R. felis* y el potencial de *X. cheopis* como vector, su presencia podría representar un riesgo a la salud humana.

La miasis refiere a la infestación por larvas de moscas en animales y seres humanos, donde parasitan a su hospedero produciendo invasión y destrucción

tisular (Zuñiga, 2009). Estas infecciones, se ocasionan por distintas especies de dípteros, pero en la región del sureste de México y la Península de Yucatán, se atribuyen a la mosca *Dermatobia hominis* (Contreras-Ruíz et al. 2004). En Yucatán, no existen reportes de casos por *Cuterebra*, sin embargo, existen casos reportados en otras partes de América (Grzyb et al. 2011). Por lo tanto, ante la circulación de la mosca *Cuterebra* en la región, debería considerarse el riesgo potencial de una infección accidental al ser humano.

### **6.5 Efecto de los atributos intraespecíficos y el cambio de uso de suelo en la diversidad de ectoparásitos**

En el análisis de este estudio, se identificó que la intensidad de infección por ectoparásitos se asoció hacia los roedores machos, los individuos sexualmente activos, de bajo tamaño corporal, con alta condición corporal, agresivos y a una mayor antigüedad de la vegetación en el sitio; además, una mayor riqueza y diversidad de ectoparásitos se relacionó hacia los individuos sexualmente inactivos.

Los roedores machos tienden a tener una mayor carga de ectoparásitos a comparación de las hembras (Fantozzi et al. 2022; Shilereyo et al. 2022). Una de las razones, se podría asociar en los machos a las propiedades inmunosupresoras de los altos niveles de testosterona en los períodos reproductivos que pueden debilitar el estado inmune y hacerlos más propensos a la infestación (Krasnov et al. 2012). Otra causa que podría influir es el comportamiento de los machos al tener áreas de distribución más grandes y diferentes patrones de contacto social,

aumentando la posibilidad de adquirir una mayor intensidad de ectoparásitos (Perez-Orella y Schulte-Hostedde, 2005; Krasnov *et al.* 2012).

Los individuos reproductivamente activos tuvieron significativamente una mayor intensidad de parásitos a comparación de los reproductivamente inactivos. Esta asociación, también se puede deber a las amplias áreas de desplazamiento que poseen en comparación de los individuos no reproductivos, favoreciendo a una mayor obtención de ectoparásitos disponibles en el ambiente (Nunn *et al.* 2003; Gebresilassie *et al.* 2006). En contraste, se encontró que los roedores en estado reproductivo inactivo se asociaron de forma significativa con una mayor riqueza y diversidad de ectoparásitos. Este resultado difiere con múltiples estudios donde se ha obtenido mayor riqueza y abundancia de parásitos en los individuos adultos (Krasnov *et al.* 2006; Paladsing *et al.* 2020; Shilereyo *et al.* 2022). En mamíferos, se han encontrado algunos estudios, que describen mayores tasas de infección de ectoparásitos en individuos juveniles en comparación con los adultos; y entre las posibles causas, se pueden asociar una disminución en las tasas de acicalamiento o una menor inmunidad en los individuos juveniles, lo que puede conducir a mayores tasas de infección (Christe *et al.* 2000; Hawlena *et al.* 2005; Holz *et al.* 2018).

Los roedores de bajo tamaño corporal se asociaron a mayores niveles de intensidad por ectoparásitos, este resultado difiere con la teoría donde los hospederos de tamaño grande brindan mayor espacio y recurso para los parásitos (Poulin, 2004). En las garrapatas adultas se ha observado que los hospederos grandes albergan un número alto de garrapatas adultas, debido a su selección específica de hospedero. Pero, en estadios inmaduros no ocurre esto, debido a que

las ninfas y larvas prefieren una estrategia de alimentación oportunista (Esser *et al.* 2016). Esta podría ser una explicación a nuestro resultado, ya que se encontró un alto número de larvas en todas las especies de roedores.

Se encontró que una alta intensidad de parásitos estuvo relacionada a los roedores con alta condición corporal. Este resultado fue contrastante con la hipótesis que correlaciona a una mayor carga parasitaria con hospederos con un índice de condición corporal bajo; debido a que, se espera que esta infección afecte la salud de hospedero o que los individuos enfermos no puedan acicalarse para reducir la infestación de ectoparásitos (Hawlana *et al.* 2006; Lourenço *et al.* 2020). Sin embargo, los hospederos con buena condición corporal pueden desarrollar tolerancia ante las altas cargas parasitarias. Sánchez *et al.* (2018), menciona que la disponibilidad de alimento es un factor importante en la relación infección-condición, debido a que, ante una alta disponibilidad de alimento los individuos pueden tolerar altas intensidades de infección de parásitos, y en contraste, cuando el alimento es limitado, los individuos invierten más en la resistencia a la infección.

Otro resultado significativo, se asoció a una mayor intensidad de infección por ectoparásitos en los individuos con mayor evidencia de heridas. En los animales, se ha descrito que las interacciones sociales pueden influir en un mayor riesgo de transmisión de parásitos atribuido a una mayor frecuencia de contactos (Godfrey *et al.* 2009; Fernandes *et al.* 2021). Se ha encontrado ejemplos donde una mayor carga de parásitos se asoció a roedores con mayores tasas de contacto con otros hospederos, tal es el caso con ectoparásitos como piojos (Fernandes *et al.* 2012), pulgas (Balaz *et al.* 2012) y ácaros (Fernandes *et al.* 2021). Por lo cual, los

encuentros agresivos podrían ser una importante vía de transmisión, en específico para los ectoparásitos cuya transmisión es por contacto directo.

La relación entre intensidad de ectoparásitos y a una mayor antigüedad de la vegetación, fue contrastante a lo obtenido en otros estudios, donde en sitios con perturbación humana existen hospederos con mayores cargas de ectoparásitos (McCauley *et al.* 2015; Shilereyo *et al.* 2022). Una explicación podría deberse a la calidad del hábitat, donde el suelo en las selvas conservadas pudiera ofrecer un mejor microclima para los estadios fuera del hospedero de los ectoparásitos (Shilereyo *et al.* 2022). Otra razón podría deberse al efecto de dilución, al haber una mayor diversidad de hospederos disponibles como se observó en los sitios agrícolas, reduciría la abundancia de ectoparásitos en los hospederos de mayor calidad (Keesing y Ostfeld, 2021). Este patrón podía interpretarse al comparar la abundancia de ácaros Linstrophoridae entre sitios agrícolas y selvas, además, que esta familia de ácaros se encontró en todas las especies de roedores. Sería de interés realizar análisis entre cada grupo de ectoparásitos para encontrar si estos ácaros pudieron sesgar el resultado.

## 7. CONCLUSIONES

En este trabajo, se capturaron en total 160 roedores correspondiente a seis especies. Se encontró que la mayor abundancia y riqueza fueron en los sitios agrícolas, en ellas, las especies más abundantes fueron *S. toltecus*, *M. musculus* y *H. gaumeri*.

La selva conservada fue favorable para la presencia de roedores hembra y a individuos con una alta condición corporal. En contraste, el uso de suelo únicamente se asoció a una mayor presencia de roedores machos. El tamaño corporal, la actividad sexual y la agresividad no reflejaron diferencias entre los sitios dentro del gradiente de estudio.

Se identificó un total de 12 artrópodos ectoparásitos comprendiendo tres especies, cuatro géneros, una familia y cuatro morfotipos. La mayor riqueza de ectoparásitos se encontró en *H. gaumeri* y *S. toltecus*. La presencia de garrapatas y ácaros de la familia Linstrophoridae se encontró en las seis especies de roedores. Las garrapatas del género *Amblyomma* e *Ixodes*, y la pulga *Xenopsylla cheopis* pueden funcionar como vectores de agentes zoonóticos como son bacterias del género *Rickettsia* y *Bartonella*, de las cuales algunas especies se han descrito en casos humanos en el Estado de Yucatán.

Se encontró que una mayor intensidad de infección por ectoparásitos se asoció a cinco atributos, entre ellos al sexo macho, a la actividad sexual activa, al bajo tamaño corporal, a una alta condición corporal y a individuos con evidencia de agresividad. Además, en contraste a lo esperado se asoció una mayor intensidad

de infección conforme la antigüedad de la vegetación era mayor. La riqueza específica y diversidad de ectoparásitos únicamente se relacionó hacia los individuos sexualmente inactivos.

Los roedores machos con un bajo tamaño y una alta condición corporal, y con tendencias altas de agresividad podrían ser individuos claves dentro de la comunidad de roedores con un potencial supercontagador de ectoparásitos.

A pesar que el uso de suelo no influyó en mayores cargas y diversidad de ectoparásitos, se asoció con altas abundancias de roedores y a la proliferación de especies generalistas (*S. toltecus* y *H. gaumeri*). Por lo cual, la presencia de estos roedores en los sistemas agrícolas, refleja la importancia de controlar sus poblaciones de roedores, debido a que pueden ser hospederos de vectores ectoparásitos de importancia zoonótica.

## 8. REFERENCIAS

Abdi, H. (2007). Z-scores. En *Encyclopedia of measurement and statistics*, 1055-1058. Salkind, N. (Ed.). California, Estados Unidos: SAGE Publications Inc.

Acha, P. N. y Szyfres, B. (2003). *Zoonosis y enfermedades transmisibles comunes al hombre y a los animales: Volumen III: Parasitosis*. Tercera edición. Washington, Estados Unidos: Organización Panamericana de la Salud, 544 pp.

Adelman, J. S., Moyers, S. C., Farine, D. R. y Hawley, D. M. (2015). Feeder use predicts both acquisition and transmission of a contagious pathogen in a North American songbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1815), 20151429.

Albery, G. F. y Becker, D. J. (2021). Fast-lived hosts and zoonotic risk. *Trends in Parasitology*, 37(2), 117-129.

Álvarez-Castañeda, S. T., Álvarez, T. y González-Ruiz, N. (2017). *Guía para la identificación de los mamíferos de México*. Baltimore, Estados Unidos: Johns Hopkins University Press, 528 pp.

Andreassen, H. P., Sundell, J., Ecke, F., Halle, S., Haapakoski, M., Henttonen, H., Huitu, O., Jacob, J., Johnsen, K., Koskela, E., Luque-Larena, J. J., Lecomte, N., Leirs, H., Mariën, J., Neby, M., Rätti, O., Sievert, T., Singleton, G. R., van Cann, J., Broecke, B. V. y Ylönen, H. (2021). Population cycles and outbreaks of small rodents: ten essential questions we still need to solve. *Oecologia*, 195(3), 601-622.

Arce-Peña, N. P., Arroyo-Rodríguez, V., San-José, M., Jiménez-González, D., Franch-Pardo, I., Andresen, E. y Ávila-Cabadilla, L. D. (2019). Landscape predictors of rodent dynamics in fragmented rainforests. *Biodiversity and Conservation*, 28(3), 655-669.

Ávila-Nájera, D. M., Lazcano-Barrero, M. A., Chávez, C., Pérez-Elizalde, S., Tigar, B. y Mendoza, G. D. (2019). Habitat use of jaguar (*Panthera onca*) in a tropical forest in northern Quintana Roo, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, e902186.

Ayala-Sánchez, A., Krishnamurthy, L. y Basulto-Graniel, J. A. (2009). Leguminosas de cobertera para mejorar y sostener la productividad de maíz en el sur de Yucatán. *Terra Latinoamericana*, 27(1), 63-69.

Baak-Baak, C. M., Cigarroa-Toledo, N., Torres-Chablé, O. M., Arana-Guardía, R., Puerto, F. I., Machain-Williams, C. y García-Rejón, J. E. (2016). New records of ectoparasites *Echinolaelaps echidninus* and *Polyplax spinulosa* on rodents with

serological evidence of flavivirus infections at Mérida, Yucatán, México. *Southwestern Entomologist*, 41(1), 75-85.

Baak-Baak, C. M., Osorio-Pinelo, O. E., Cigarroa-Toledo, N., Guzmán-Cornejo, C., Hernández-Betancourt, S. F., Panti-May, J. A., Torres-Chable, O. M., García-Rejón, J. E., Suzán, G. y Machain-Williams, C. (2018). Mites and lice of peridomestic rodents captured at a Mayan community of Yucatan State, Mexico. *Southwestern Entomologist*, 43(4), 911-918.

Barbieri, R., Signoli, M., Chev e, D., Costedoat, C., Tzortzis, S., Aboudharam, G., Raoult, D. y Drancourt, M. (2020). *Yersinia pestis*: the natural history of plague. *Clinical Microbiology Reviews*, 34(1), e00044-19.

Bal z, I., Bogdziewicz, M., Dziemian-Zwolak, S., Lo Presti, C., Wr bel, A., Zduniak, M. y Zwolak, R. (2022). From trees to fleas: masting indirectly affects flea abundance on a rodent host. *Integrative Zoology*, 1-13.

Barrera, R. V. (2004). Estructura de la comunidad de peque os roedores en tres sitios con vegetaci n en diferentes etapas de desarrollo en la Reserva de Cuxtal, Yucat n, M xico. (Tesis de Licenciatura, Universidad Aut noma de Yucat n). Consultado 4 de enero 2021.

Bierhorst, J. (1985). *A Nahuatl-English dictionary and concordance to the Cantares Mexicanos: With an analytic transcription and grammatical notes*. Stanford, Estados Unidos: Stanford University Press, 751 pp.

Biggs, H. M., Behravesh, C. B., Bradley, K. K., Dahlgren, F. S., Drexler, N. A., Dumler, J. S., Folk, S. M., Kato, C. Y., Lash, R. R., Levin, M. L., Massung, R. F., Nadelman, R. B., Nicholson, W. L., Paddock, C. D., Pritt, B. S. y Traeger, M. S. (2016). Diagnosis and management of tickborne rickettsial diseases: Rocky Mountain spotted fever and other spotted fever group rickettsioses, ehrlichioses, and anaplasmosis—United States: A practical guide for health care and public health professionals. *Morbidity and Mortality Weekly Report: Recommendations and Reports*, 65(2), 1-44.

Bol var-Cim e, B., Flores-Peredo, R., Garc a-Ort z, S. A., Murrieta-Galindo, R. y Laborde, J. (2019). Influence of landscape structure on the abundance of *Desmodus rotundus* (Geoffroy 1810) in northeastern Yucatan, Mexico. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 6(17), 263-271.

Boyer, N., R ale, D., Marmet, J., Pisanu, B. y Chapuis, J. L. (2010). Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *Journal of Animal Ecology*, 79(3), 538-547.

Brandell, E. E., Becker, D. J., Sampson, L. y Forbes, K. M. (2021). Demography, education, and research trends in the interdisciplinary field of disease ecology. *Ecology and Evolution*, 11(24), 17581-17592.

Briceño-Méndez, M., Naranjo, E., Pérez-Irineo, G., Contreras-Perera, Y., Sandoval-Serés, E. y Hidalgo-Mihart, M. G. (2017). Richness and trophic guilds of carnivorous mammals in ejido Nuevo Becal, Calakmul, Campeche, Mexico. *Therya*, 8(2), 145-150.

Bush, A. O., Fernandez, J. C., Esch, G. W. y Seed, J. R. (2001). *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites*. Reino Unido: Cambridge University Press, 566 pp.

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. *Journal of Parasitology*. 83(4), 575–583.

Canto-Lara, S. B., Van Wynsberghe, N. R., Vargas-González, A., Ojeda-Farfán, F. F. y Andrade-Narváez, F. J. (1999). Use of monoclonal antibodies for the identification of *Leishmania* spp. isolated from humans and wild rodents in the State of Campeche, Mexico. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94(3), 305-309.

Canul-Cruz, A., Vargas-Contreras, J. A. y Escalona-Segura, G. (2012). Algunos aspectos poblacionales del ratón de abazones *Heteromys gaumeri* de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México, pp. 71–84. En: Cervantes F. A. y Ballesteros-Barrera, C. (Eds). *Estudios sobre la Biología de Roedores Silvestres Mexicanos*. Distrito Federal, México: Universidad Nacional Autónoma de México-Universidad Autónoma Metropolitana.

Capparelli, R., Parlato, M., Iannaccone, M., Roperto, S., Marabelli, R., Roperto, F. y Iannelli, D. (2009). Heterogeneous shedding of *Brucella abortus* in milk and its effect on the control of animal brucellosis. *Journal of Applied Microbiology*, 106(6), 2041-2047.

Carne, C., Semple, S., Morrogh-Bernard, H., Zuberbuehler, K. y Lehmann, J. (2013). Predicting the vulnerability of great apes to disease: the role of superspreaders and their potential vaccination. *PLOS ONE*, 8(12), e84642.

Cavallini, P. (1996). Comparison of body condition indices in the red fox (*Fissipedia*, Canidae). *Mammalia*, 60(3), 449-462.

Cave, E. (2020). COVID-19 super-spreaders: definitional quandaries and implications. *Asian Bioethics Review*, 12, 235-242.

Ceballos, G. y Oliva, G. (2005). *Los Mamíferos Silvestres de México*. Hong Kong, China: Fondo de Cultura Económica y CONABIO, 986 pp.

Ceballos, G. (2014) *Mammals of Mexico*. Baltimore, Estados Unidos: Johns Hopkins University Press, 984 pp.

Chacón-Pacheco, J. J. y Ballesteros-Correa, J. (2019). Mejor condición corporal de *Artibeus lituratus* en fragmentos de bosque seco asociados a sistemas silvopastoriles que en sistemas convencionales de ganadería en Córdoba, Colombia. *Oecologia Australis*, 23(3), 589-605.

Chávez, C. y Zarza, H. (2009). Distribución potencial del hábitat del jaguar y áreas de conflicto humano-jaguar en la península de Yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 13, 46–62.

Christe, P., Arlettaz, R. y Vogel, P. (2000). Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myoti*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*). *Ecology Letters*, 3(3), 207-212.

Christe, P., Møller, A. P. y de Lope, F. (1998). Immunocompetence and nestling survival in the house martin: the tasty chick hypothesis. *Oikos*, 83(1), 175-179.

Chun, B. C. (2016). Understanding and modeling the super-spreading events of the Middle East respiratory syndrome outbreak in Korea. *Infection & Chemotherapy*, 48(2), 147-149.

Cigarroa-Toledo, N., Talavera-Aguilar, L. G., Baak-Baak, C. M., García-Rejón, J. E., Hernandez-Betancourt, S., Blitvich, B. J. y Machain-Williams, C. (2016). Serologic evidence of flavivirus infections in peridomestic rodents in Merida, Mexico. *Journal of Wildlife Diseases*, 52(1), 168-172.

Cimé-Pool, J. A., Chablé-Santos, J. B., Sosa-Escalante, J. E. y Hernández-Betancourt, S. F. (2006). Quirópteros y pequeños roedores de la Reserva de la Biosfera Ría Celestún, Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 22(1), 127-131.

Cimé-Pool, J. A., Hernández-Betancourt, S. F., Barrientos, R. C. y Castro-Luna, A. A. (2010). Diversidad de pequeños roedores en una selva baja caducifolia espinosa del noroeste de Yucatán, México. *Therya* 1(1), 23-40.

Cimé-Pool, J. A., Hernández-Betancourt, S. F. y Chablé-Santos, J. B. (2007). Comunidad de pequeños roedores en dos agroecosistemas del estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 11, 57-68.

Clay, C. A., Lehmer, E. M., Previtali, A., St. Jeor, S. y Dearing, M. D. (2009). Contact heterogeneity in deer mice: implications for Sin Nombre virus transmission. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1660), 1305-1312.

Contreras-Moreno, F. M., de la Cruz-Felix, K., Bello-Gutiérrez, J. y Hidalgo-Mihart, M. G. (2016). Landscape variables that influence the presence of brocket deer (*Mazama* sp.) in the Campeche State, Mexico. *Therya*, 7(1), 3-19.

Contreras-Ruiz, J., Arenas-Guzmán, R., Vega-Memije, M. E. y Castillo-Díaz, M. (2004). Miasis furunculoide por *Dermatobia hominis*: un caso importado de Costa Rica al Distrito Federal. *Gaceta Médica de México*, 140(1), 81-83.

Cornet, S., Bichet, C., Larcombe, S., Faivre, B. y Sorci, G. (2014). Impact of host nutritional status on infection dynamics and parasite virulence in a bird-malaria system. *Journal of Animal Ecology*, 83(1), 256-265.

Courtenay, O., Quinnell, R. J., Garcez, L. M., Shaw, J. J. y Dye, C. (2002). Infectiousness in a cohort of Brazilian dogs: why culling fails to control visceral leishmaniasis in areas of high transmission. *The Journal of Infectious Diseases*, 186(9), 1314-1320.

Cruz, L. E., Lorenzo, C., Retana, O. G. y Sántiz, E. C. (2010). Interspecific variability in the abundance of small rodents in the highlands of Chiapas, Mexico. *Therya*, 1(2), 129-135.

Cruz-Blanco, V., Aguilar-Cordero, W. J., Montes-Pérez, R. y Tuz-Canché, M. (2019). Conocimiento tradicional y uso de los vertebrados terrestres en la Área Natural Protegida "Otoch Ma'ax yetel Koh", Yucatán, México. *Revista Etnobiología*, 17(3), 66-77.

Cubas-Atienzar, A. I., Hide, G., Jiménez-Coello, M., Ortega-Pacheco, A. y Smith, J. E. (2018). Genotyping of *Toxoplasma gondii* from pigs in Yucatan, Mexico. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 14, 191-199.

Cunningham, L. J. y Olson, P. D. (2010). Description of *Hymenolepis microstoma* (Nottingham strain): a classical tapeworm model for research in the genomic era. *Parasites & Vectors*, 3(1), 1-9.

Curtis, A. B., Ridzon, R., Vogel, R., McDonough, S., Hargreaves, J., Ferry, J., Valway, S. y Onorato, I. M. (1999). Extensive transmission of *Mycobacterium tuberculosis* from a child. *New England Journal of Medicine*, 341(20), 1491-1495.

Diario Oficial del Gobierno del Estado de Yucatán. (2011). *Decreto Número 455. Gobierno del Estado. Poder Ejecutivo*. Consultado 6 de julio 2021. Disponible en: [https://www.yucatan.gob.mx/docs/diario\\_oficial/diarios/2011/2011-11-01.pdf](https://www.yucatan.gob.mx/docs/diario_oficial/diarios/2011/2011-11-01.pdf)

Duch, J. (1988). *La conformación territorial del estado de Yucatán: Los componentes del medio físico*. Chapingo, México: Centro Regional de la Península de Yucatán (CRUPY) y Universidad Autónoma Chapingo, 178 pp.

Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández-Juárez, R., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J. O., Leyequién-Abarca, E., Tun-Dzul, F. y May-Pat, F. (2012) Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44(2), 151-162.

Dupuy-Rada, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández-Juárez, R., Tun-Dzul, F. y May-Pat, F. (2012). Efectos del cambio de uso del suelo en la biomasa y diversidad de plantas leñosas en un paisaje de bosque tropical seco en Yucatán. *Investigación Ambiental Ciencia y Política Pública*, 4, 130-140.

Eastmond, A. y Faust, B. (2006). Farmers, fires, and forests: a green alternative to shifting cultivation for conservation of the Maya forest?. *Landscape and Urban Planning*, 74(3-4), 267-284.

Eastmond, A. y García de Fuentes, A. (2010). El impacto de los sistemas agropecuarios sobre la biodiversidad. En *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, 98-104. Durán, R y Méndez, R. (Eds.). Yucatán, México: CICY, PPDFMAM, CONABIO, SEDUMA.

Eckerlin, R. P. (2005). Fleas (Siphonaptera) of the Yucatan Peninsula (Campeche, Quintana Roo, and Yucatan), Mexico. *Caribbean Journal of Science*, 41(1), 152-157.

Ekanayake, S., Warnasuriya, N. D., Samarakoon, P. S., Abewickrama, H., Kurupparachchi, N. D. y Dissanaiké, A. S. (1999). An unusual 'infection' of a child in Sri Lanka, with *Taenia taeniaeformis* of the cat. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*. 93(8):869-873.

Ellis, E. A., Gomez, U. H. y Romero-Montero, J. A. (2017). Los procesos y causas del cambio en la cobertura forestal de la Península Yucatán, México. *Ecosistemas*, 26(1), 101-111.

Ellis, E. A., Romero-Montero, A. y Hernández-Gómez, I. U. (2015). *Evaluación y mapeo de los determinantes de deforestación en la Península Yucatán*. México, D.F.: Agencia de los Estados Unidos para el Desarrollo Internacional (USAID), The Nature Conservancy (TNC), Alianza México REDD+, 140-141.

Emerson, K. C. (1971). New records of Anoplura from Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 44(3), 374-377.

Espinosa-Martínez, D. V., Sánchez-Montes, D. S., Leon-Paniagua, L., Rios-Munoz, C. A., Berzunza-Cruz, M. y Becker, I. (2015). New wildlife hosts of *Leptospira interrogans* in Campeche, Mexico. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 57(2), 181-183.

Essens, T. y Hernández-Stefanoni, J. L. (2013). Mapping Lepidoptera and plant alpha-diversity across a heterogeneous tropical dry forest using field and remotely sensed data with spatial interpolation. *Journal of Insect Conservation*, 17(4), 725-736.

Esser, H. J., Foley, J. E., Bongers, F., Herre, E. A., Miller, M. J., Prins, H. H. 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.

Estébanes-González, M. L., y Cervantes, F. A. (2005). Mites and ticks associated with some small mammals in Mexico. *International Journal of Acarology*, 31(1):23-37.

Fantozzi, M. C., Sanchez, J. P., Lareschi, M. y Beldomenico, P. M. (2022). Effects of host factors on the dynamics of fleas (Siphonaptera) in Sigmodontinae rodents (Cricetidae) from El Espinal Ecoregion, Argentina. *Acta Tropica*, 225, 106177.

Faust, B. B. (2001). Maya environmental successes and failures in the Yucatan Peninsula. *Environmental Science and Policy* 4, 153-169.

Fernandes, F. R., Cruz, L. D. y Linhares, A. X. (2012). Effects of sex and locality on the abundance of lice on the wild rodent *Oligoryzomys nigripes*. *Parasitology Research*, 111(4), 1701-1706.

Fernandes, F. R., da Silva Abreu, S. y Cruz, L. D. (2021). Transmission networks and ectoparasite mite burdens in *Oecomys paricola* (Rodentia: Cricetidae). *Parasitology*, 148(4), 443-450.

Ferrari, N., Cattadori, I. M., Nespereira, J., Rizzoli, A. y Hudson, P. J. (2004). The role of host sex in parasite dynamics: field experiments on the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. *Ecology Letters*, 7(2), 88-94.

Finn, K. T. (2017). *Density-dependent effects on body size, philopatry, and dispersal in the Damaraland mole-rat (Fukomys damarensis)*. (Tesis Maestría en Ciencias, Universidad de Rhodes). Consultado 11 de agosto 2022. Disponible en: <http://core.ac.uk/download/pdf/145035572.pdf>

Flores-Guido, J. S. y Espejel-Carvajal, I. (1994). *Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense, Fascículo 3*. Mérida, México: Universidad Autónoma de Yucatán, 135 pp.

Ford, A. y Nigh, R. (2016). *The Maya forest garden: eight millennia of sustainable cultivation of the tropical woodlands* (Vol. 6). Nueva York: Routledge. 260pp.

García-Estrada, C., Romero-Almaraz, M. y Sánchez-Hernández, C. (2002). Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of southeastern Morelos, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana*, (85), 153-168.

Gebresilassie, W., Bekele, A., Belay, G. y Balakrishnan, M. (2006). Home range and reproduction of rodents in Maynugus irrigation field, northern Ethiopia. *SINET: Ethiopian Journal of Science*, 29(1), 57-62.

Gentili, S., Sigura, M. y Bonesi, L. (2014). Decreased small mammals species diversity and increased population abundance along a gradient of agricultural intensification. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 25(1), 39.

Glass, G. E., Childs, J. E., Korch, G. W. y LeDuc, J. W. (1988). Association of intraspecific wounding with hantaviral infection in wild rats (*Rattus norvegicus*). *Epidemiology & Infection*, 101(2), 459-472.

Godfrey, S. S., Bull, C. M., James, R. y Murray, K. (2009). Network structure and parasite transmission in a group living lizard, the gidgee skink *Egernia stokesii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(7), 1045–1056.

Grear, D. A., Perkins, S. E. y Hudson, P. J. (2009). Does elevated testosterone result in increased exposure and transmission of parasites?. *Ecology Letters*, 12(6), 528-537.

Grzyb, M. J., Belliveau, M. J. y Kratky, V. (2011). Persistent eyelid swelling in a child caused by *Cuterebra* myiasis. *Canadian Journal of Ophthalmology*, 46(6), 553-554.

Guzmán-Cornejo, C., Robbins, R. G., Guglielmone, A. A., Montiel-Parra, G. y Pérez, T. M. (2011). The *Amblyomma* (Acari: Ixodida: Ixodidae) of Mexico: identification keys, distribution and hosts. *Zootaxa*, 2998(1), 16-38.

Han, B. A., Schmidt, J. P., Bowden, S. E. y Drake, J. M. (2015). Rodent reservoirs of future zoonotic diseases. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(22), 7039-7044.

Harimalala, M., Ramihangihajason, T. R., Rakotobe Harimanana, R., Girod, R. y Duchemin, J. B. (2021). Illustrated morphological keys for fleas (Siphonaptera) in Madagascar. *Journal of Medical Entomology*, 58(4), 1701-1716.

Hawlena, H., Abramsky, Z. y Krasnov, B. R. (2005). Age-biased parasitism and density-dependent distribution of fleas (Siphonaptera) on a desert rodent. *Oecologia*, 146(2), 200-208.

Hawlena, H., Khokhlova, I. S., Abramsky, Z. y Krasnov, B. R. (2006). Age, intensity of infestation by flea parasites and body mass loss in a rodent host. *Parasitology*, 133(2), 187-193.

Hernández-Betancourt, S. F., Cimé-Pool, J. A. y Medina-Peralta, S. (2008a). Ecología poblacional de *Heteromys gaumeri* en la selva del sur de Yucatán, México. En *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, 427-448. Lorenzo, C., E. Espinoza y Ortega, J. (Eds.). D.F., México: Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C.

Hernández-Betancourt, S. F., Cimé-Pool, J. A., Medina-Peralta, S. y González-Villanueva, M. L. (2008b). Fluctuación poblacional de *Ototylomys phyllotis* Merriam, 1901 (Rodentia: Muridae) en una selva mediana subcaducifolia del sur de Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 24(2), 161-177.

Hernández Betancourt, S. F., López-Wilchis, R., Cimé Pool, J. A. y Medina Peralta, S. (2003). Área de actividad, movimiento y organización social de *Heteromys gaumeri* Allen y Chapman, 1897 (Rodentia: Heteromyidae) en una selva mediana subcaducifolia de Yucatán, México. *Acta Zoológica Mexicana*, (90), 77-91.

Hernández-Betancourt, S., Peralta, S. M., Chablé-Santos, J., Sélem-Salas, C. I., González-Pérez, M. P., Canseco-Balam, L. y Góngora-Salinas, J. (2012). Riqueza y abundancia de pequeños roedores en dos agroecosistemas y un acahual presentes en la Reserva Cuxtal, Mérida Yucatán. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 15(2), 329-336.

Hernández-Betancourt S. F. Rivadeneyra E., Aldana Guillermo J., Balam Ballote Y., Morales Breck, C., Rasmussen Terán M. y Medina Peralta, S. (2008) Diversidad y datos poblacionales de pequeños roedores como indicadores de cambio en la reserva de Cuxtal, Yucatán México. *Bioagrociencias*, 1,12-20.

Hernández-Betancourt, S., Sélem-Salas, C., Cimé-Pool, J. A. y Chablé-Santos, J. (2010). Diversidad de pequeños roedores de la Península de Yucatán. *Bioagrociencias*, 3(2), 28-31.

Hernández-Cortazar, I., Guardia, K. C. A., Torres-Castro, M., Acosta-Viana, K., Guzmán-Mar-n, E., Chan-Pérez, J. I., Ortega-Pacheco, A., Rodríguez-Vivas, R., Medina-Pinto, R. y Jiménez-Coello, M. (2018). Frequency of *Trypanosoma cruzi* infection in synanthropic and wild rodents captured in a rural community in southeast of Mexico. *Veterinary Medicine International*, 2018, 1-7.

Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy, J. M., Johnson, K. D., Birdsey, R., Tun-Dzul, F., Peduzzi, A., Caamal-Sosa, J. P., Sánchez-Santos, G. y López-Merlín, D. (2014). Improving species diversity and biomass estimates of tropical dry forests using airborne LiDAR. *Remote Sensing*, 6(6), 4741-4763.

Hernández-Xolocotzi, E. (1988). La agricultura tradicional en México. *Comercio Exterior*, 38(8), 673-678.

Hernández-Xolocotzi E., Arias L. M. y Pool L. (1994). *El sistema agrícola de roza-tumba-quema en Yucatán y su capacidad de sostenimiento*. En: Rojas, T. (coord.). *Agricultura Indígena: pasado y presente*. México: CIESAS, Pp. 343-357.

Hidalgo-Mihart, M. G., Juárez-López, R., Jesús-de la Cruz, A., Bravata-de la Cruz, Y., Iglesias-Hernández, J., Pérez-Garduza, F., Delfín-Alfonso, C. A. y González-Gallina, A. (2017). Range Extension of the Eastern Cottontail Rabbit (*Sylvilagus floridanus*) in Quintana Roo, Mexico. *Western North American Naturalist*, 77(4), 540-544.

Himsworth, C. G., Jardine, C. M., Parsons, K. L., Feng, A. Y. y Patrick, D. M. (2014). The characteristics of wild rat (*Rattus* spp.) populations from an inner-city neighborhood with a focus on factors critical to the understanding of rat-associated zoonoses. *PLoS ONE*, 9(3), e91654.

Hoffmann, A., Ojeda, M. y López, G. (1989). Los ectosimbiontes de *Peromyscus difficilis* (JA Allen, 1891; Rodentia: Cricetidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 40, 49-58.

Holz, P. H., Lumsden, L. F. y Hufschmid, J. (2018). Ectoparasites are unlikely to be a primary cause of population declines of bent-winged bats in south-eastern Australia. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 7(3), 423-428.

Horváth, A., March, I. J. y Wolf, J. H. D. (2001). Rodent diversity and land use in Montebello, Chiapas, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 36(3), 169-176.

Hussain, R. I. y Yousaf, I. (2019). Rodents (Muridae) Abundance and habitat shift between agricultural, non-agricultural land and human dwellings: A proposed strategy to decrease crop damage. *Pakistan Journal of Zoology*, 51(6).

Ibarra-Cerdeña, C. N., Valiente-Banuet, L., Sánchez-Cordero, V., Stephens, C. R. y Ramsey, J. M. (2017). *Trypanosoma cruzi* reservoir—triatomine vector co-occurrence networks reveal meta-community effects by synanthropic mammals on geographic dispersal. *PeerJ*, 5, e3152.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2017). Anuario estadístico y geográfico de Yucatán 2017. Consultado 6 de julio 2021. Disponible en: [https://www.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod\\_serv/contenidos/espanol/bvin/egi/productos/nueva\\_estruc/anuarios\\_2017/702825095116.pdf](https://www.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvin/egi/productos/nueva_estruc/anuarios_2017/702825095116.pdf)

IUCN. (2020). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020-2. Consulta 3 de noviembre 2020. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org>

Johnson, P. T., De Roode, J. C. y Fenton, A. (2015). Why infectious disease research needs community ecology. *Science*, 349(6252), 1259504.

Jost, L. y González-Oreja, J. A. (2012). Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoológica Lilloana*. 56(1-2), 3-14.

Keesing, F. y Ostfeld, R. S. (2021). Dilution effects in disease ecology. *Ecology Letters*, 24(11), 2490-2505.

Khalil, H., Hörnfeldt, B., Evander, M., Magnusson, M., Olsson, G. y Ecke, F. (2014). Dynamics and drivers of hantavirus prevalence in rodent populations. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 14(8), 537-551.

Kilpatrick, A. M., Daszak, P., Jones, M. J., Marra, P. P. y Kramer, L. D. (2006). Host heterogeneity dominates West Nile virus transmission. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1599), 2327-2333.

Kjellander, P., Gaillard, J. M. y Hewison, A. J. (2006). Density-dependent responses of fawn cohort body mass in two contrasting roe deer populations. *Oecologia*, 146(4), 521-530.

Korallo, N. P., Vinarski, M. V., Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Mouillot, D. y Poulin, R. (2007). Are there general rules governing parasite diversity? Small mammalian hosts and gamasid mite assemblages. *Diversity and Distributions*, 13(3), 353-360.

Krasnov, B. R., Bordes, F., Khokhlova, I. S. y Morand, S. (2012). Gender-biased parasitism in small mammals: patterns, mechanisms, consequences. *Mammalia*, 76, 1–13.

Krasnov, B. R., Stanko, M. y Morand, S. (2006). Age-dependent flea (Siphonaptera) parasitism in rodents: a host's life history matters. *Journal of Parasitology*, 92(2), 242-248.

Ku-Pech, E. M., Mijangos-Cortés, J. O., Andueza-Noh, R. H., Chávez-Pesqueira, M., Simá-Polanco, P., Simá-Gómez, J. L. y Arias-Reyes, L. M. (2020). Estrategias de manejo de la milpa maya en Xoy, Peto, Yucatán. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 7(1), e2244.

Lara-Lagunes, N., Jaume-Schinkel, S. y Ibáñez-Bernal, S. (2017). An incidental case of gastric pseudomyiasis in *Canis latrans* (Carnivora: Canidae) by a rabbit bot fly *Cuterebra* sp. (Diptera: Oestridae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2), 410-414.

Lara-Ponce, E., Caso-Barrera, L. y Aliphath-Fernández, M. (2012). El sistema milpa roza, tumba y quema de los Maya Itzá de San Andrés y San José, Petén Guatemala. *Ra Ximhai*, 8(2), 71-92.

Lau, M. S., Dalziel, B. D., Funk, S., McClelland, A., Tiffany, A., Riley, S., Metcalf, J. E. y Grenfell, B. T. (2017). Spatial and temporal dynamics of superspreading events in the 2014–2015 West Africa Ebola epidemic. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(9), 2337-2342.

Lawrence, D., Vester, H. F., Pérez-Salicrup, D., Eastman, J. R., Turner II, B. L. y Geoghegan, J. (2004). Integrated analysis of ecosystem interactions with land-use change: The southern Yucatán peninsular region. *Ecosystems and Land Use Change*, 277-92.

Light, J. E., Durden, L. A., OConnor, B. M., Preisser, W. C., Acosta, R. y Eckerlin, R. P. (2020). Checklist of ectoparasites of cricetid and heteromyid rodents in México. *Therya*, 11(1), 79-136.

Lin, J., Yan, K., Zhang, J., Cai, T. y Zheng, J. (2020). A super-spreader of COVID-19 in Ningbo city in China. *Journal of Infection and Public Health*, 13(7), 935-937.

Lloyd-Smith, J. O., Schreiber, S. J., Kopp, P. E. y Getz, W. M. (2005). Superspreading and the effect of individual variation on disease emergence. *Nature*, 438(7066), 355-359.

LoGiudice, K., Ostfeld, R. S., Schmidt, K. A. y Keesing, F. (2003). The ecology of infectious disease: effects of host diversity and community composition on Lyme disease risk. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(2), 567-571.

Loomis, R.B. (1969) Chiggers (Acarina, Trombiculidae) from vertebrates of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Miscellaneous Papers, Museum of Natural History, University of Kansas*, 50, 1–22.

López-Cancino, S. A., Tun-Ku, E., De la Cruz-Felix, H. K., Ibarra-Cerdeña, C. N., Izeta-Alberdi, A., Pech-May, A., Mazariegos-Hidalgo, C. J., Valdez-Tah, A. y Ramsey, J. M. (2015). Landscape ecology of *Trypanosoma cruzi* in the southern Yucatan Peninsula. *Acta Tropica*, 151, 58-72.

López-González, C. A., Hernández-Camacho, N., Aguilar-Tipacamú, G., Zamora-Ledesma, S., Olvera-Ramírez, A. M. y Jones, R. W. (2021). Gap analysis of the habitat interface of ticks and wildlife in Mexico. *Pathogens*, 10(12), 1541.

Lourenço, E. C., Lacerda, A. C. y Bergallo, H. G. (2020). Lice community structure infesting *Trinomys iheringi* (Thomas, 1911) - Occurrence, sex bias and climatic variables on tropical island. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 13, 299-306.

MacSwiney, G. M. C., Hernández-Betancourt, S., Panti-May, J. A. y Pech-Canché, J. M. (2012). Ecología poblacional del ratón yucateco *Peromyscus yucatanicus* (Rodentia: Cricetidae) en las selvas de Quintana Roo, México. En *Estudios sobre la biología de roedores silvestres de México*, 225-235. Cervantes F. A. y Ballesteros B. C. (Eds.). México: Universidad Nacional Autónoma de México.

Manrique-Saide, P., Hernandez-Betancourt, S. y Quintero, M. T. (2000). First record of *Cuterebra* sp. (Diptera: Cuterebridae) infection in *Ototylomys phyllotis* (Rodentia: Muridae). *Florida Entomologist*, 83(4), 487-487.

Mariaca, R. M. (2015). La milpa maya yucateca en el siglo XVI: evidencias etnohistóricas y conjeturas. *Etnobiología*, 13(1), 1-25.

Marineli, F., Tsoucalas, G., Karamanou, M. y Androutsos, G. (2013). Mary Mallon (1869-1938) and the history of typhoid fever. *Annals of Gastroenterology: Quarterly Publication of the Hellenic Society of Gastroenterology*, 26(2), 132.

McCauley, D. J., Salkeld, D. J., Young, H. S., Makundi, R., Dirzo, R., Eckerlin, R. P., Lambin, E. F., Gaffikin, L., Barry, M. y Helgen, K. M. (2015). Effects of land use on plague (*Yersinia pestis*) activity in rodents in Tanzania. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 92(4), 776.

Medina-Pinto, R. A., Torres-Castro, M. A., Medina-Pinto, R. A., Bolio-González, M. E. y Rodríguez-Vivas, R. I. (2019). Natural *Cysticercus fasciolaris* infection in rodents from a rural area in Yucatan, Mexico. *Veterinaria México*, 6(2), 1-10.

Méndez-Ramírez, I., Namihira-Guerrero, D., Moreno-Altamirano, L. y Sosa de Martínez, C. (1990). *El protocolo de investigación: lineamientos para su elaboración y análisis*. México: Trillas, 210 pp.

Mendoza, H., Rubio, A. V., García-Peña, G. E., Suzán, G. y Simonetti, J. A. (2020). Does land-use change increase the abundance of zoonotic reservoirs? Rodents say yes. *European Journal of Wildlife Research*, 66(1), 1-5.

Moore, S. L. y Wilson, K. (2002). Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science*, 297(5589), 2015-2018.

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. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1249-1261.

Moya-García, X., Caamal, A., Ku-Ku, B., Chan-Xool, E., Armendáriz, I., Flores, J., Moguel, J., Noh-Poot, M., Rosales, M. y Xool-Domínguez, J. (2003). La agricultura campesina de los mayas en Yucatán. *LEISA Revista de Agroecología*, 19(7), 7-17.

Mullen, G. R. y OConnor, B. M. (2019). Mites (Acari). En *Medical and veterinary entomology. Third Edition*, 533-602. Mullen, G. R. y Durden, L. A. (Ed.). San Diego, Estados Unidos: Academic Press.

Muñiz, A. M. y Barrera, A. (1979) Hallazgo de *Xenopsylla cheopis* en *Microtus m. mexicanus* en la ciudad de México. *Folia Entomológica Mexicana*, 42, 53–54.

Muñoz, C. I., Rendón, E., López, O., Ruiz, R. A., Aréchiga, N., Villanueva, C., Rodas, A. Z., Valle, C., Trillanes, C. y Arellano, O. (2016). *Colecta y conservación de muestras de fauna silvestre en condiciones de campo*. Ciudad de México, México: Universidad Autónoma Metropolitana, 136-140 pp.

Nava, S., Mangold, A. J., Simonato, G. E., Puntin, E. y Sproat, M. C. (2019). *Guía para la identificación de las principales especies de garrapatas que parasitan a los bovinos en la provincia de Entre Ríos, Argentina*. Buenos Aires, Argentina: Ediciones INTA, 32 pp.

Novelli, E. L. B., Diniz, Y. S., Galhardi, C. M., Ebaid, G. M. X., Rodrigues, H. G., Mani, F., Fernandes, A. A. H., Cicogna, A. C. y Novelli-Filho, J. L. V. B. (2007). Anthropometrical parameters and markers of obesity in rats. *Laboratory Animals*, 41(1), 111-119.

Novelo-Segura, F. J. Ruiz-Piña, H. A. y Flores, J. S. (2011). Mamíferos silvestres sinantrópicos asociados a huertos familiares en el estado de Yucatán: Evaluación de beneficios y perjuicios. En: Mesoamericana. Revista Oficial de la Sociedad Mesoamericana para la Biología y la Conservación. Edición Especial. Volumen 15 (2): 288.

Nunn, C. L., Altizer, S., Jones, K. E. y Sechrest, W. (2003). Comparative tests of parasite species richness in primates. *The American Naturalist*, 162(5), 597-614.

Ochoa-Gaona, S., Hernández-Vázquez, F., De Jong, B. H. y Gurri-García, F. D. (2007). Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del

sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Botanical Sciences*, (81), 65-80.

Orellana, R., Espadas, C., Conde, C. y Gay, C. (2009). *Atlas: Escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán*. Mérida, México: Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), 111 pp.

Paladsing, Y., Boonsri, K., Saesim, W., Changsap, B., Thaenkham, U., Kosoltanapiwat, N., Sonthayanon, P., Ribas, A., Morand, S. y Chaisiri, K. (2020). Helminth fauna of small mammals from public parks and urban areas in Bangkok Metropolitan with emphasis on community ecology of infection in synanthropic rodents. *Parasitology Research*, 119(11), 3675-3690.

Panti-May, J. A., De Andrade, R. R. C., Gurubel-González, Y., Palomo-Arjona, E., Sodá-Tamayo, L., Meza-Sulú, J., Ramírez-Sierra, M., Dumonteil, E., Vidal-Martínez, V. M., Machain-Williams, C., De Oliveira, D., Reis, M. G., Torres-Castro, M. A., Robles, M. R., Hernández-Betancourt, S. F. y Costa, F. (2017a). A survey of zoonotic pathogens carried by house mouse and black rat populations in Yucatan, Mexico. *Epidemiology & Infection*, 145(11), 2287-2295.

Panti-May, J. A., Digiani, M. C., Palomo-Arjona, E. E., Gurubel-González, Y. M., Navone, G. T., Machain-Williams, C., Hernández-Betancourt, S. F. y Robles, M. R. (2018). A checklist of the helminth parasites of sympatric rodents from two Mayan villages in Yucatán, México. *Zootaxa*, 4403(3), 495-512.

Panti-May, J. A., Gurubel-González, Y. M., Palomo-Arjona, E. E., Cetina-Trejo, R. C., Machain-Williams, C., Robles, M. R. y Hernández-Betancourt, S. F. (2018). Características poblaciones de *Rattus rattus* y *Mus musculus* presentes en comunidades rurales de Yucatán, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 21, 345-356

Panti-May, J. A., Hernández-Betancourt, S. F., Rodríguez-Vivas, R. I. y Robles, M. D. R. (2015a). Infection levels of intestinal helminths in two commensal rodent species from rural households in Yucatan, Mexico. *Journal of Helminthology*, 89(1), 42-48.

Panti-May, J. A., Palomo-Arjona, E., Gurubel-González, Y., Torres-Castro, M. A., Vidal-Martínez, V. M., Machain-Williams, C., Hernández-Betancourt, S. F., Robles, M. D. R. y Robles, M. R. (2017b). New host, geographical records, and factors affecting the prevalence of helminths infection from synanthropic rodents in Yucatán, Mexico. *Helminthologia*, 54(3), 231-239.

Panti-May, J. A., Torres-Castro, M., Hernández-Betancourt, S., Dzul-Rosado, K., Zavala-Castro, J., López-Avila, K. y Tello-Martín, R. (2015b). Detection of

*Rickettsia felis* in wild mammals from three municipalities in Yucatan, Mexico. *Ecohealth*, 12(3), 523-527.

Pape, T. (2001). Phylogeny of Oestridae (Insecta: Diptera). *Systematic Entomology*, 26(2), 133-171.

Paredes, J. L., Moreno, E. A., Premoli, G., Alarcón, M., Lugo de Yarbuh, A., Villarreal, J., Araujo, S. y Borges, R. (2009). Efectos de la ingestión de una dieta con alto contenido en grasas en ratas Wistar crónicamente infectadas con *Trypanosoma cruzi*. *Kasmera*, 37(1), 74-89.

Paull, S. H., Song, S., McClure, K. M., Sackett, L. C., Kilpatrick, A. M. y Johnson, P. T. (2012). From superspreaders to disease hotspots: linking transmission across hosts and space. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(2), 75-82.

Pence, D. B. y Genoways, H. H. (1974). *Neolabidophorus yucatanensis* gen. et sp. n. and a New Record for *Dermacarus ornatus* Fain, 1967 (Acarina: Glycyphagidae) from *Heteromys gaumeri* Allen and Chapman, 1897, Gaumer's Spiny Pocket Mouse (Rodentia: Heteromyidae). *The Journal of Parasitology*, 60, 712-715.

Peniche-Lara, G., Balmaceda, L., Perez-Osorio, C. y Munoz-Zanzi, C. (2018). Human Babesiosis, Yucatan State, Mexico, 2015. *Emerging Infectious Diseases*, 24(11), 2061-2062.

Peniche-Lara, G., Dzul-Rosado, K., Perez-Osorio, C. y Zavala-Castro, J. (2015). *Rickettsia typhi* in rodents and *R. felis* in fleas in Yucatán as a possible causal agent of undefined febrile cases. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 57(2), 129-132.

Perez-Orella, C. y Schulte-Hostedde, A. I. (2005). Effects of sex and body size on ectoparasite loads in the northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*). *Canadian Journal of Zoology*, 83(10), 1381-1385.

Perkins, S. E., Cattadori, I. M., Tagliapietra, V., Rizzoli, A. P. y Hudson, P. J. (2003). Empirical evidence for key hosts in persistence of a tick-borne disease. *International Journal for Parasitology*, 33(9), 909-917.

Poulin, R. (2004). Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology*, 5(5), 423-434.

Quijano-Hernández, E. y Calmé, S. (2002). Patrones de cacería y conservación de la fauna silvestre en una comunidad maya de Quintana Roo, México. *Etnobiología*, 2, 1-18.

Quintero, M. M. T., Vargas, M., Hernández, B. S., García, P. y Otero, N. J. (2001). Ectoparasitic mites on *Heteromys guameri* in the south of Yucatan, Mexico. En *Acarology: Proceedings of the 10th International Congress*, 583–585. Halliday, R. B., D. E. Walter, H. C. Proctor, R. A. Norton, y Colloff, M. J. (Eds.). Melbourne, Australia: Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation.

R Core Team (2021) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Disponible en: <https://www.R-project.org/>

Racey, P. A. (1988). Reproductive assessment in bats. En *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, 31-46. Kunz, T. H. (Ed.). Washington, Estados Unidos: Smithsonian Institute Press.

Rambo, A. P. S., Gonçalves, L. F., Gonzáles, A. I., Rech, C. R., Paiva, K. M. D. y Haas, P. (2021). Impact of super-spreaders on COVID-19: systematic review. *Sao Paulo Medical Journal*, 139, 163-169.

Ramírez-Barajas, P. J. y Naranjo-Piñera, E. J. (2007). La cacería de subsistencia en una comunidad de la zona maya, Quintana Roo, México. *Etnobiología*, 5, 65-85.

Ramírez-Cancino, L. y Rivera-Lorca, J. A. (2010). La ganadería en el contexto de la biodiversidad. En *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, 106-108. Durán, R y Méndez, R. (Eds.). Yucatán, México: CICY, PPDFMAM, CONABIO, SEDUMA.

Ramírez-Carrillo, L. A. (2020). The Thin Broken Line. History, Society, and the Environment on the Yucatan Peninsula. En *Culture, Environment and Health in the Yucatan Peninsula*, 9-36. Azcorra, H. y Dickinson, F. (Eds.). Cham, Suiza: Springer.

Reeves, W. K., Rogers, T. E., Durden, L. A. y Dasch, G. A. (2007). Association of *Bartonella* with the fleas (Siphonaptera) of rodents and bats using molecular techniques. *Journal of Vector Ecology*, 32(1), 118-122.

Reid, F. A. (2009) *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Nueva York, Estados Unidos: Oxford University Press, 368 pp.

Rodríguez-Canto, A., González, P., Flores, J., Nava, R., Dzib, L. A., Pérez, J. R., Thüerbeck, N. y González, J. A. (2016). *Milpas de las comunidades mayas y dinámica de uso del suelo en la Península de Yucatán*. Mérida, Yucatán: Centro Regional Universitario Península de Yucatán de la Universidad Autónoma Chapingo. USAID, M-REDD+. 436 pp.

Rodríguez-Macedo, M. (2016). *Efectos del tamaño y conectividad de los fragmentos sobre la composición de pequeños roedores en Laguna de Términos, Campeche, México*. (Tesis Maestría en Ciencias, El Colegio de la Frontera Sur). Consultado 22 de marzo 2021. Disponible en: <http://ecosur.repositorioinstitucional.mx/jspui/handle/1017/1434>

Rodríguez-Robayo, K. J., Méndez-López, M. E., Molina-Villegas, A. y Juárez, L. (2020). What do we talk about when we talk about milpa? A conceptual approach to the significance, topics of research and impact of the mayan milpa system. *Journal of Rural Studies*, 77, 47-54.

Rodríguez-Rojas, J. J., Rodríguez-Moreno, Á., Sánchez-Casas, R. M. y Hernández-Escareño, J. J. (2020). Molecular Detection of *Leptospira interrogans* and *Borrelia burgdorferi* in Wild Rodents from Mexico. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 20(11), 860-863.

Rodríguez-Vivas, R. I., Apanaskevich, D. A., Ojeda-Chi, M. M., Trinidad-Martínez, I., Reyes-Novelo, E., Esteve-Gassent, M. D. y de León, A. P. (2016). Ticks collected from humans, domestic animals, and wildlife in Yucatan, Mexico. *Veterinary Parasitology*, 215, 106-113.

Rodríguez-Vivas, R. I., Panti-May, J. A., Parada-Lopez, J., Hernández-Betancourt, S. F. y Ruiz-Piña, H. A. (2011). The occurrence of the larval cestode *Cysticercus fasciolaris* in rodent populations from the Cuxtal ecological reserve, Yucatan, Mexico. *Journal of Helminthology*, 85(4), 458.

Ronto, W. y Rakotondravony, D. (2019). Does forest loss affect body condition and individual ranging patterns in radiated tortoises (*Astrochelys radiata*, Shaw 1802)? *Herpetology Notes*, 12, 603-611.

Rosenfeld, C. S. y Roberts, R. M. (2004). Maternal diet and other factors affecting offspring sex ratio: a review. *Biology of Reproduction*, 71(4), 1063-1070.

Rózsa, L., Reiczigel, J. y Majoros, G. (2000). Quantifying parasites in samples of hosts. *The Journal of Parasitology*, 86(2), 228–232.

Rushmore, J., Caillaud, D., Matamba, L., Stumpf, R. M., Borgatti, S. P. y Altizer, S. (2013). Social network analysis of wild chimpanzees provides insights for predicting infectious disease risk. *Journal of Animal Ecology*, 82(5), 976-986.

Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México, Primera edición digital*. D. F., México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 504 pp.

Sánchez, C. A., Becker, D. J., Teitelbaum, C. S., Barriga, P., Brown, L. M., Majewska, A. A., Hall, R. J. y Altizer, S. (2018). On the relationship between body

condition and parasite infection in wildlife: a review and meta-analysis. *Ecology Letters*, 21(12), 1869-1884.

Sánchez-Montes, S., Guzmán-Cornejo, C., León-Paniagua, L. y Rivas, G. (2013). A checklist of sucking lice (Insecta: Phthiraptera: Anoplura) associated with Mexican wild mammals, including geographical records and a host-parasite list. *Zootaxa*, 3722, 183-203.

Sánchez-Montes, S., Cabrera-Garrido, M. Y., Ríos-Muñoz, C. A., Lira-Olguín, A. Z., Acosta-Gutiérrez, R., Mata-Galindo, M., Hernández-Vilchis, K., Navarrete-Sotelo, D. M., Colunga-Salas, P., León-Paniagua, L. y Becker, I. (2019). Detection of *Bartonella* and *Rickettsia* in small mammals and their ectoparasites in México. *Therya*, 10(2), 69-79.

Schulte-Fischedick, F. B., Stuckey, M. J., Aguilar-Setién, A., Moreno-Sandoval, H., Galvez-Romero, G., Salas-Rojas, M., Arechiga-Ceballos, N., Overgaauw, P. A. M., Kasten, R. W. y Chomel, B. B. (2016). Identification of *Bartonella* Species Isolated from Rodents from Yucatan, Mexico, and Isolation of *Bartonella vinsonii* subsp. *yucatanensis* subsp. nov. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 16(10), 636-642.

Shen, Z., Ning, F., Zhou, W., He, X., Lin, C., Chin, D. P., Zhu, Z. y Schuchat, A. (2004). Superspreading sars events, Beijing, 2003. *Emerging Infectious Diseases*, 10(2), 256-260.

Shileroyo, M., Magige, F., Ranke, P. S., Ogutu, J. O. y Røskaft, E. (2022). Ectoparasite load of small mammals in the Serengeti Ecosystem: effects of land use, season, host species, age, sex and breeding status. *Parasitology Research*, 121(3), 823-838.

Sikes, R. S., Gannon, W. L. y The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. (2011). Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*. 92(1):235-253.

Smith, B.D. (1995). *The emergence of agriculture*. Scientific American Library, New York. 232 pp.

Solís-Henández, A., Rodríguez-Vivas, R. I., Esteve-Gassent, M. D. y Villegas-Pérez, S. L. (2016). Prevalence of *Borrelia burgdorferi* sensu lato in synanthropic rodents in two rural communities of Yucatan, Mexico. *Biomédica*, 36, 109-117.

Soper, G. A. (1939). The curious career of Typhoid Mary. *Bulletin of the New York Academy of Medicine*, 15(10), 698.

Sosa-Escalante, J. E., Pech-Canché, J. M., MacSwiney, M. C. y Hernández-Betancourt, S. (2013). Mamíferos terrestres de la península de Yucatán, México: riqueza, endemismo y riesgo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(3), 1-21.

Sosa-Gutierrez, C. G., Vargas-Sandoval, M., Torres, J. y Gordillo-Pérez, G. (2016). Tick-borne rickettsial pathogens in questing ticks, removed from humans and animals in Mexico. *Journal of Veterinary Science*, 17(3), 353-360.

Sotomayor-Bonilla, J., Abella-Medrano, C. A., Chaves, A., Álvarez-Mendizábal, P., Rico-Chávez, O., Ibáñez-Bernal, S., Rostal, M. K., Ojeda-Flores, R., Barbachano-Guerrero, A., Gutiérrez-Espeleta, G., Aguirre, A. A., Daszak, P. y Suzán, G. (2017). Potential sympatric vectors and mammalian hosts of Venezuelan equine encephalitis virus in Southern Mexico. *Journal of Wildlife Diseases*, 53(3), 657-661.

Spaan, D., Ramos-Fernández, G., Bonilla-Moheno, M., Schaffner, C. M., Morales-Mávil, J. E., Slater, K. y Aureli, F. (2020). Anthropogenic habitat disturbance and food availability affect the abundance of an endangered primate: a regional approach. *Mammalian Biology*, 100(3), 325-333.

Ssuuna, J., Makundi, R. H., Isabirye, M., Sabuni, C. A., Babyesiza, W. S. y Mulungu, L. S. (2020). Rodent species composition, relative abundance, and habitat association in the Mabira Central Forest Reserve, Uganda. *Journal of Vertebrate Biology*, 69(2), 20021.

Stein, R. A. (2011). Super-spreaders in infectious diseases. *International Journal of Infectious Diseases*, 15(8), e510-e513.

Stojanovich, C. J. y Pratt, H. D. (1966). Anoplura: Key to North American species. En *Pictorial keys. Arthropods, reptiles, birds and mammals of public health significance. Department of Health, Education and Welfare, Public Health Service, Communicable Disease Center*, 69-87. Pratt, H. D. y Stojanovich, C. J. (Eds.). Atlanta, Estados Unidos: Public Health Service, Communicable Disease Center.

Sun, P., Lu, X., Xu, C., Sun, W. y Pan, B. (2020). Understanding of COVID-19 based on current evidence. *Journal of Medical Virology*, 92(6), 548-551.

Suzán, G., Armién, A., Mills, J. N., Marcé, E., Ceballos, G., Ávila, M., Salazar-Bravo, J., Ruedas, L., Armién, B. y Yates, T. L. (2008). Epidemiological considerations of rodent community composition in fragmented landscapes in Panama. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 684-690.

Terán, S. (2010) Milpa, biodiversidad y diversidad cultural. Contexto social y económico. En *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*, 496. Durán, R y Méndez, R. (Eds.). Yucatán, México: CICY, PPDFMAM, CONABIO, SEDUMA.

Terán, S. y Rasmussen, C. (2009). *La milpa de los mayas*. Segunda edición. Universidad Autónoma de México-Universidad de Oriente, Mérida, México, 396 pp.

Torres-Castro, M., Cruz-Camargo, B., Medina-Pinto, R., Reyes-Hernández, B., Moguel-Lehmer, C., Medina, R., Ortiz-Esquivel, J., Arcila-Fuentes, W., López-Ávila, A., Noh-Pech, H., Panti-May, A., Rodríguez-Vivas, I. y Puerto, F. I. (2018a). Detección molecular de leptospirosis patógenas en roedores sinantrópicos y silvestres capturados en Yucatán, México. *Biomédica*, 38(2), 51-58.

Torres-Castro, M. A., Gutiérrez-Ruiz, E., Hernández-Betancourt, S., Peláez-Sánchez, R., Agudelo-Flórez, P., Guillermo-Cordero, L. y Puerto, F. I. (2014). First molecular evidence of *Leptospira* spp. in synanthropic rodents captured in Yucatan, Mexico. *Revue de Médecine Vétérinaire*, 165(7-8), 213-218.

Torres-Castro, M., Hernández-Betancourt, S., Torres-León, M. y Puerto, F. I. (2016a). Lesiones histológicas asociadas a la posible infección por *Trypanosoma cruzi* (Chagas, 1909) en corazones de roedores sinantrópicos capturados en Yucatán, México. *Anales de Biología*, 38, 29-35.

Torres-Castro, M., Martínez-Ortiz, D., Panti-May, A., Koyoc-Cardena, E., López-Ávila, K., Dzul-Rosado, K., Zavala-Castro, J., Chablé-Santos, J. y Manrique-Saide, P. (2018b). *Rickettsia typhi* en roedores de una comunidad con antecedentes de tifo murino, de Yucatán, México. *Revista MVZ Córdoba*, 23(Suplemento), 6974-6980.

Torres-Castro, M. A., Medina-Espinosa, D. N., Panti-May, J. A., Hernández-Betancourt, S. F., Noh-Pech, H. R., Yeh-Gorocica, A. B., Gutiérrez-Ruiz, E. J., Zavala-Castro, J. E., y Puerto, F. I. (2016b). First molecular evidence of *Toxoplasma gondii* in synanthropic rodents (*Mus musculus* and *Rattus rattus*) captured in Yucatan, Mexico. *Revue de Médecine Vétérinaire*, 167(9-10), 250-255.

Torres-Castro, M., Poot-Pérez, M., Moguel-Lehmer, C., Reyes-Hernández, B., Panti-May, A., Noh-Pech, H., Hernández-Betancourt, S., Medina-Espinosa, N. y Puerto, F. I. (2017). Detección molecular de Flavivirus en suero sanguíneo de roedores capturados en Yucatán, México. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 28(2), 431-438.

Trivers, R. L. y Willard, D. E. (1973). Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 179(4068), 90-92.

Underwood, W. y Anthony, R. (2020). *AVMA Guidelines for the Euthanasia of Animals: 2020 Edition*. Schaumburg, Estados Unidos: American Veterinary Medical Association, 121 pp.

Urquiza-Haas, T., Peres, C. A. y Dolman, P. M. (2009). Regional scale effects of human density and forest disturbance on large-bodied vertebrates throughout the Yucatán Peninsula, Mexico. *Biological Conservation*, 142, 134-148.

Vado-Solís, I., Cardenas-Marrufo, M. F., Jimenez-Delgadillo, B., Alzina-López, A., Laviada-Molina, H., Suarez-Solis, V. y Zavala-Velazquez, J. E. (2002). Clinical-epidemiological study of leptospirosis in humans and reservoirs in Yucatán, México. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sao Paulo*, 44, 335-340.

Vado-Solís, I., Pérez-Osorio, C., Lara-Lara, J., Ruiz-Piña, H. A., Cárdenas-Marrufo, M., Milazzo, M. L., Fulhorst, C. F. y Zavala-Velázquez, J. (2003). Evidencia serológica de infección por hantavirus en población humana del estado de Yucatán, México. *Revista Biomédica*, 14(4), 221-225.

Vale, P. F., Choisy, M. y Little, T. J. (2013). Host nutrition alters the variance in parasite transmission potential. *Biology Letters*, 9(2), 20121145.

Van-Wynsberghe, N. R., Canto-Lara, S. B., Sosa-Bibiano, E. I., Rivero-Cárdenas, N. A. y Andrade-Narváez, F. J. (2009). Comparison of small mammal prevalence of *Leishmania (Leishmania) mexicana* in five foci of cutaneous leishmaniasis in the state of Campeche, Mexico. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 51(2), 87-94.

VanderWaal, K. L., Atwill, E. R., Hooper, S., Buckle, K. y McCowan, B. (2013). Network structure and prevalence of *Cryptosporidium* in Belding's ground squirrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(12), 1951-1959.

VanderWaal, K. L., Atwill, E. R., Isbell, L. A. y McCowan, B. (2014). Quantifying microbe transmission networks for wild and domestic ungulates in Kenya. *Biological Conservation*, 169, 136-146.

VanderWaal, K. L. y Ezenwa, V. O. (2016). Heterogeneity in pathogen transmission: mechanisms and methodology. *Functional Ecology*, 30(10), 1606-1622.

Vazquez-Prokopec, G. M., Perkins, T. A., Waller, L. A., Lloyd, A. L., Reiner Jr, R. C., Scott, T. W. y Kitron, U. (2016). Coupled heterogeneities and their impact on parasite transmission and control. *Trends in Parasitology*, 32(5), 356-367.

Weber, M. (2008). Un especialista, un generalista y un oportunista: uso de tipos de vegetación por tres especies de venados en Calakmul, Campeche. En *Mamíferos terrestres de la frontera Sur de México*, 146-164. Lorenzo, C., Espinoza, E. y Ortega, J. (Eds.). D.F., México: Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C.

Whitaker Jr, J. O. y Morales-Malacara, J. B. (2005). Ectoparasites and other associates (ectodytes) of mammals of Mexico. En *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa*, 535–666. Sánchez-Cordero, V. y Medellín, R. A. (Eds.). Ciudad México, México: Instituto de Biología, UNAM/Instituto de Ecología, UNAM/Conabio.

Witteck, A., Yerly, S. y Vernazza, P. (2009). Unusually high HIV infectiousness in an HIV-, HCV-and HSV-2-coinfected heterosexual man. *Swiss Medical Weekly*, 139(13-14), 207-209.

Woolhouse, M. E. J., Dye, C., Etard, J. F., Smith, T., Charlwood, J. D., Garnett, G. P., Hagan, P., Hii, J. I. K., Ndhlovu, P. D., Quinell, R. J., Watts, C. H., Chandiwana, S. K. y Anderson, R. M. (1997). Heterogeneities in the transmission of infectious agents: implications for the design of control programs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(1), 338-342.

Young, H. S., McCauley, D. J., Dirzo, R., Nunn, C. L., Campana, M. G., Agwanda, B., Otarola-Castillo, E. R., Castillo, E. R., Pringle, R. M., Veblen, K. E., Salkeld, D. J., Stewardson, K., Fleischer, R., Lambin, E. F., Palmer, T. M. y Helgen, K. M. (2017). Interacting effects of land use and climate on rodent-borne pathogens in central Kenya. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1722), 20160116.

Zaragoza-Quintana, E. P., Pech-Canché, J. M., Sosa-Escalante, J. E., Hernández-Betancourt, S. F., León-Paniagua, L. S. y MacSwiney, M. C. (2016). Los pequeños roedores de la Península de Yucatán: conocimiento y perspectivas en 114 años de investigación. *Therya*, 7(2), 299-314.

Zavala-Velázquez, J., Barrera-Pérez, M., Rodríguez-Félix, M. E., Guzmán-Marín, E. y Ruiz-Piña, H. (1996). Infection by *Trypanosoma cruzi* in mammals in Yucatan, Mexico: a serological and parasitological study. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sao Paulo*, 38(4), 289-292.

Zuñiga, C. I. R. (2009). Miasis: un problema de salud poco estudiado en México. *Revista de Enfermedades Infecciosas en Pediatría*, 22(88), 121-125.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. y Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Nueva York, Estados Unidos: Springer. 574 pp.