



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

EFFECTO DEL PAISAJE SOBRE LA DIVERSIDAD DE ROEDORES
Y PREVALENCIA DE ANTICUERPOS CONTRA HANTAVIRUS EN
UNA REGIÓN GANADERA DEL ESTE DE YUCATÁN, MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
MÉDICA VETERINARIA ZOOTECNISTA

PRESENTA

DEYRA JATZIRE ORTIZ CHABOLLA

Asesores:

Dr. Oscar Rico Chávez

Dr. Rafael Ávila Flores



Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

*A mis padres, a mi hermano,
a Cuquis y a Víctor,
gracias infinitas por el amor incondicional,
por estar ahí para mí a cada paso,
por ayudarme a ser quien soy,
por el apoyo para nunca rendirme,
y por siempre impulsarme
a volar.*

AGRADECIMIENTOS

A mis asesores:

Al Dr. Oscar Rico por la guía, los consejos y la paciencia. Por hacerme enfrentar nuevos retos y vencer miedos.

Al Dr. Rafael Ávila Flores por el acompañamiento y el buen humor.

Al Laboratorio de Ecología De Enfermedades Y Una Salud:

Por hacerme parte del equipo y permitirme tantas experiencias y conocer personas tan entregadas con la ciencia.

Agradezco a María José Tolsá, Paulina Álvarez, Alejandra Domínguez, Jesús Sotomayor, Concepción Pérez, Julio Barrón, Omar García, Rafael Ojeda y a todos los demás del grupo por la ayuda brindada, por enseñarme cosas nuevas, aconsejarme, dar críticas constructivas o, aunque solo fuera compartirme un artículo.

Al Laboratorio de Virología de la FMVZ UNAM:

Particularmente a la Dra. Rosa Elena Sarmiento por permitirme hacer una estancia corta en el laboratorio.

A Ana Laura Vigueras por todo el apoyo brindado en el trabajo de laboratorio.

Agradezco al Proyecto GANA:

Por los datos que se utilizaron para este trabajo y a todas las Instituciones nacionales e internacionales que financiaron el proyecto. Así mismo, agradezco al Odín Maldonado y al equipo que trabajó en campo.

A mis amigos:

A Fer y Tania por su amistad incondicional, por los consejos, por animarme con cada paso dado, por siempre estar ahí después de tantos años.

A Laura, Cecilia y Adrián gracias por las risas en el LEEYUS, por los ánimos, por las comidas compartidas y por su amistad.

CONTENIDO

DEDICATORIA	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
CONTENIDO	IV
LISTA DE MAPAS.....	VI
LISTA DE CUADROS.....	VI
LISTA DE FIGURAS	VI
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
OBJETIVO GENERAL	11
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
HIPÓTESIS.....	11
PREDICCIONES	11
MATERIAL Y MÉTODOS.....	12
Área de Estudio.....	12
Diseño del muestreo	12
Determinación de Tipo y Abundancia de Coberturas del Paisaje	15
Captura de Roedores	15
Toma de Muestras Sanguíneas.....	16
Análisis de Laboratorio	16
Análisis de Paisaje	17
Análisis de Diversidad de Roedores	19
Análisis de la Seroprevalencia de Hantavirus.....	21
Análisis Estadísticos.....	21
RESULTADOS	23

Estructura del Paisaje	23
Diversidad de roedores	26
Seroprevalencia	33
Análisis Estadísticos.....	36
DISCUSIÓN.....	40
CONCLUSIONES	50
BIBLIOGRAFÍA.....	51
ANEXO	66
Anexo 1. Técnica inmunoensayo enzimático-ELISA indirecto.	66

LISTA DE MAPAS

Mapa 1. Área de estudio donde se muestran la localización de las unidades de paisaje.	14
--	----

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Registro de especies seropositivas para hantavirus en México.	6
Cuadro 2. Especies de roedores reservorios de hantavirus.	7
Cuadro 3. Unidades de paisaje muestreados en la zona ganadera del noreste de Yucatán, México.	13
Cuadro 4. Composición del paisaje de cada unidad de paisaje.	23
Cuadro 5. Lista de ejemplares positivos a anticuerpos contra hantavirus.	35
Cuadro 6. Resultados de análisis de correlación del paisaje y la diversidad de roedores.	36
Cuadro 7. Matriz de valores obtenidos por ANCOVAs entre unidades de paisaje en temporada de secas.	37
Cuadro 8. Matriz de valores obtenidos por ANCOVAs entre unidades de paisaje en temporadas de lluvias.	38
Cuadro 9. Matriz de valores obtenidos por ANCOVAs de comparación de la unidad de paisaje entre temporadas.	38
Cuadro 10. Resultados del modelo lineal generalizado.	39

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Valores de los índices de paisaje obtenidos de cada unidad de paisaje.	24
Figura 2. Dendrograma de similitud de la composición entre las unidades de paisaje.	26
Figura 3. Árbol filogenético de las especies de roedores capturadas.	27
Figura 4. Valores de los índices de diversidad de cada unidad de paisaje en la temporada de secas.	27
Figura 5. Curvas de rango-abundancia de las unidades de paisaje durante la temporada de secas.	29

Figura 6. Diversidad filogenética de las unidades de paisaje en la temporada de secas.	30
Figura 7. Valores de los índices de diversidad de cada unidad de paisaje en la temporada de lluvias.....	31
Figura 8. Curvas de rango-abundancia de las unidades de paisaje durante la temporada de lluvias.....	32
Figura 9. Diversidad filogenética de las unidades de paisaje en temporada de lluvias.....	33
Figura 10. Prevalencias de las unidades de paisaje.....	34
Figura 11. Prevalencias globales registradas por especie de roedor.	35

RESUMEN

ORTIZ CHABOLLA DEYRA JATZIRE. Efecto del paisaje sobre la diversidad de roedores y la seroprevalencia de hantavirus en una región ganadera del noreste de Yucatán, México (Bajo la dirección de: MVZ Oscar Rico Chávez y Biol. Rafael Ávila Flores).

Las modificaciones al paisaje ocasionadas por factores antropogénicos como la ganadería pueden incrementar el riesgo y la incidencia de enfermedades de importancia en salud pública. En el presente trabajo se exploró el efecto del paisaje sobre la diversidad taxonómica y filogenética de comunidades de roedores y sobre la seroprevalencia de hantavirus en una zona ganadera del noreste de Yucatán, México. Se realizó el estudio en 17 unidades de paisaje en dos temporadas. La medición de la composición del paisaje se realizó a través de un índice de conservación y un índice de heterogeneidad. La diversidad taxonómica y filogenética de roedores de cada unidad de paisaje se calculó usando el índice de Diversidad Verdadera y el índice de Faith respectivamente. Se construyeron curvas de rango-abundancia para conocer la estructura de las comunidades de roedores y se compararon mediante un ANCOVA. La detección de anticuerpos IgG contra hantavirus genotipo Sin Nombre virus se hizo por medio de una ELISA indirecta. Para conocer la relación entre la composición del paisaje, la diversidad, abundancia de reservorios y la temporada sobre la seroprevalencia de hantavirus se utilizó un modelo lineal generalizado. Los resultados muestran una relación positiva entre la seroprevalencia y la diversidad filogenética, la conservación del paisaje y la abundancia de reservorios ($P < 0.05$). Los resultados sugieren que la seroprevalencia de hantavirus se explica por la abundancia de especies reservorias independientemente de la composición del paisaje. El presente trabajo demuestra la importancia del paisaje sobre la presencia de una enfermedad zoonótica en una escala local.

INTRODUCCIÓN

El paisaje es un mosaico interactivo de ecosistemas que puede ocurrir a cualquier escala, pudiendo abarcar desde miles de kilómetros hasta solo unos cuantos centímetros (Turner and Gardner, 2015). Todos los paisajes poseen una estructura, definida por la composición y configuración de sus elementos. La *composición* de un paisaje está determinada por el tipo y la abundancia de hábitats o tipos de coberturas presentes en este, mientras que la *configuración* es el arreglo espacial específico de estos elementos (Turner and Gardner, 2015). La estructura del paisaje tiene influencia sobre los ecosistemas que lo componen. Las complejas interacciones que ocurren entre los componentes de un ecosistema permiten que se lleven a cabo procesos ecológicos entre componentes bióticos y abióticos, resultando en servicios ecosistémicos, definidos como los bienes y beneficios que los humanos obtienen de la naturaleza (Bradley J. Cardinale et al., 2012).

Las actividades humanas propician que factores tales como la invasión de áreas naturales, la pérdida y fragmentación de hábitats (ocasionadas por la deforestación y los cambios en el uso del suelo), así como la introducción de especies exóticas, alteren la dinámica de los ecosistemas y por lo tanto de los procesos que ocurren a nivel de paisaje (Patz et al., 2004). La producción de alimentos a gran escala mediante la agricultura y ganadería ocasiona la homogenización del paisaje, lo que conduce a la pérdida de especies y, con ella, a la pérdida de funciones, procesos y servicios ecosistémicos (Cardinale et al., 2012; Mace et al., 2012; Tscharrntke et al., 2005). Uno de los servicios que se puede ver modificado por los efectos antropogénicos, es el servicio de regulación de enfermedades que se manifiesta a través del incremento en las tasas de emergencia o reemergencia de enfermedades infecciosas (Jones et al., 2008; Jonsson et al., 2010). Se ha descrito que las zonas con mayor riesgo para la emergencia de enfermedades son las zonas de bosques tropicales, con alta diversidad de mamíferos y que se encuentran experimentando cambios de uso de suelo relacionadas con prácticas agropecuarias (Allen et al., 2017; Jones et al., 2008).

En las últimas décadas, el incremento de las tasas de emergencia y reemergencia de enfermedades infecciosas se ha considerado una amenaza para la salud humana y animal (Daszak et al., 2000; Jones et al., 2008). Se le denomina enfermedad emergente infecciosa a una enfermedad nueva que se presenta en una población o a una enfermedad ya conocida cuya incidencia incrementa rápidamente o cuyo rango geográfico en el que se presenta se amplía (Jones et al., 2008; Morse, 1995) y enfermedad reemergente a aquella previamente conocida cuyo agente etiológico cambia o amplía sus hospedadores y/o vectores, incrementa su patogenicidad o se convierte en una nueva cepa como consecuencia de procesos evolutivos (Keesing et al., 2010; Vallart, 2017). Se ha calculado que cerca del 20% de las enfermedades emergentes existentes están asociadas a la modificación del paisaje (Murray and Daszak, 2013), entre las que destacan la malaria, el ébola, la enfermedad de Lyme, la rabia y las enfermedades causadas por los virus del Hendra y del Nipah (Daszak et al., 2001, 2000; Hassell et al., 2017; Patz et al., 2008). Se ha estimado que 60% de las enfermedades emergentes son zoonosis y el 72% de estas se originan en la fauna silvestre (Jones et al., 2008). Las causas por las que se ha dado la aparición de estas enfermedades son diversas, pero se relacionan inherentemente con la dinámica de interacciones que existe entre los humanos, los animales domésticos y la fauna silvestre (Daszak et al., 2000).

Ejemplos de enfermedades emergentes que se ha observado favorecidas por la alteración del paisaje son las enfermedades causadas por los hantavirus (Suzán et al., 2008). Estas se consideran como de importancia para la salud pública a nivel mundial (Mills et al., 1998) debido a que desde el primer brote reportado en Corea en 1950 hasta la actualidad han causado morbilidades y mortalidades sustanciales en los humanos (Guterres and Sampaio, 2018; Holmes and Zhang, 2015).

Los hantavirus, son un grupo de virus pertenecientes al orden *Bunyavirales*, familia *Hantaviridae* y al género *Orthohantavirus* (ICTV, 2017). Son virus RNA de sentido negativo envueltos (Holmes and Zhang, 2015; Jonsson et al., 2010), de forma esférica, cuya diámetro varía entre los 70 a 210 nm (Hjelle and Torres-Pérez, 2010; Schlegel et al., 2013). Se considera como hospederos primarios a los roedores,

principalmente de las familias Muridae y Cricetidae, pero también han sido identificados en mamíferos del orden Soricomorpha, como las musarañas (familia Soricidae) y los topos (familia Talpidae), así como en murciélagos (Guo et al., 2013; Holmes and Zhang, 2015; Schlegel et al., 2013). Se ha observado los hantavirus tienen una alta especificidad de hospedero, es decir, que cada virus tiene una especie de roedor como principal hospedero, explicada principalmente por la distribución geográfica, aunque también se ha identificado la transmisión entre especies de hospederos (Holmes and Zhang, 2015). En estos hospederos la infección viral es persistente sin causar enfermedad aparente pero resulta en la eliminación prolongada del virus al ambiente (Avsic-Zupanc et al., 2016; Mills et al., 2009).

Hasta el momento se han identificado 41 genotipos de hantavirus a nivel mundial, de los cuales alrededor la mitad se consideran patogénicos para los humanos (Avsic-Zupanc et al., 2016; Guterres and Sampaio, 2018). Se ha identificado que los genotipos patogénicos son únicamente los asociados a roedores, pues hasta ahora, no se conoce ningún genotipo asociado a soricomorfos o murciélagos que infecte o cause enfermedad en humanos (Holmes and Zhang, 2015). Los hantavirus patogénicos causan las enfermedades conocidas como: 1) síndrome renal con fiebre hemorrágica (SRFH) en Europa y Asia, con una tasa de mortalidad de 0.1 a 15% (Kariwa et al., 2012); y 2) síndrome pulmonar por hantavirus (SPH) en América con una mortalidad de hasta 40% (Avsic-Zupanc et al., 2016; Barragán et al., 2002; Jonsson et al., 2010). La infección por hantavirus en humanos se da de manera accidental y ocurre comúnmente a través de la inhalación de excreciones aerosolizadas de roedores portadores del virus, como lo son la orina, heces y saliva, aunque también puede ocurrir por contacto directo con estas excreciones (Avsic-Zupanc et al., 2016; Suzán et al., 2001), por mordida, además de existir un registro del contagio persona-persona (Ferrés et al., 2007; Martínez-Valdebenito et al., 2014).

Las técnicas de diagnóstico para la identificación de hantavirus, en animales y humanos, van desde pruebas serológicas, como el ELISA, hasta el uso de pruebas

moleculares, como el RT-PCR y la secuenciación, sin olvidar la posibilidad de realizar el aislamiento viral (PAHO/WHO, 1998; Vaheri et al., 2008). Las técnicas serológicas suelen ser las primeras en realizarse para el diagnóstico de hantavirus, pues se consideran prácticas y rápidas, facilitando que algunas puedan realizarse en campo y no necesariamente en laboratorio, en comparación con las técnicas moleculares (Machado et al., 2009). Así mismo, las pruebas serológicas son las pruebas preferidas para realizar monitoreos de la presencia de hantavirus en las poblaciones de sus hospederos (Vaheri et al., 2008). Sin embargo, es importante mencionar que presentan algunas limitantes, por ejemplo, la técnica de ELISA utilizada en el presente estudio se ha utilizado para la detección individuos seropositivos, mas no indica necesariamente la actual infección o la actual eliminación de virus (Schountz et al., 2007). Adicionalmente, debido a la alta homología entre genotipos de hantavirus, una prueba serológica no permite la identificación del genotipo viral (Cautivo et al., 2014; Machado et al., 2009), por lo que se debe complementar con estudios moleculares si el objetivo es la identificación del genotipo (Vaheri et al., 2008).

En México, se han realizado estudios para identificar la presencia de hantavirus en roedores silvestres en 18 estados de la República (Cuadro 1) (Arellano et al., 2012; Castro-Arellano et al., 2009; Chu et al., 2008; De la Garza Ortiz, 2003; Gonzáles Padrón, 2014; Hjelle et al., 1995; Kariwa et al., 2012; Mantooth et al., 2001; Milazzo et al., 2012; Rubio et al., 2015; Saasa et al., 2012; Suzán et al., 2001; Viguera, 2014), reconociendo especies de roedores con la capacidad de actuar como reservorios para la transmisión de hantavirus (Cuadro 2), definiendo a un reservorio como el individuo en el cual el agente infeccioso se mantiene, replica y se puede transmitir a un hospedador susceptible (Haydon et al., 2002; Suzán et al., 2009). En el presente trabajo se considerarán como reservorios a las especies de roedores que por medio de estudios moleculares se les ha confirmado la presencia de hantavirus.

Cuadro 1. Registro de especies seropositivas para *Hantavirus* en México.

Especie	Estado	Referencia
<i>Baiomys musculus</i>	Co, Ch	Chu et al., 2008; Milazzo et al., 2012
<i>Baiomys taylori</i>	Hi, Ch	González Padrón, 2014; Viguera, 2014
<i>Chaetodipus hispidus</i>	Ch	Viguera, 2014
<i>Dipodomys merriami</i>	Ch	González Padrón, 2014; Viguera, 2014
<i>Dipodomys spectabilis</i>	Ch	González Padrón, 2014; Viguera, 2014
<i>Baiomys taylori</i>	Ja	Milazzo et al., 2012
<i>Liomys irroratus</i>	Mo, Hi	Arellano et al., 2012; González Padrón, 2014
<i>Megadontomys thomasi</i>	Gu	Kariwa et al., 2012; Saasa et al., 2012
<i>Mus musculus</i>	Hi, Ve	González Padrón, 2014
<i>Neotoma albigula</i>	Ch	Viguera, 2014
<i>Neotoma mexicana</i>	Gu	Kariwa et al., 2012; Saasa et al., 2012
<i>Neotoma picta</i>	Gu	Kariwa et al., 2012; Saasa et al., 2012
<i>Onychomys arenicola</i>	Ch	González Padrón, 2014; Viguera, 2014
<i>Onychomys leucogaster</i>	Ch	Viguera, 2014
<i>Oryzomys alfaroi</i>	Pu	Rico, 2009
<i>Oryzomys couesi</i>	Co, Ch, Cp	Chu et al., 2008; Milazzo et al., 2012
<i>Osgoodomys banderanus</i>	Ja	González Padrón, 2014
<i>Perognathus flavus</i>	Hi	González Padrón, 2014
<i>Peromyscus beatae</i>	Gu, Gu	Kariwa et al., 2012; Saasa et al., 2012
<i>Peromyscus boylii</i>	Ch	Viguera, 2014
<i>Peromyscus difficilis</i>	Hi	González Padrón, 2014
<i>Peromyscus eremicus</i>	NL	Milazzo et al., 2012
<i>Peromyscus fuvvus</i>	Ve	González Padrón, 2014
<i>Peromyscus hyoceleles</i>	Mo, EM	Mantooth et al., 2001; Milazzo et al., 2012
<i>Peromyscus leucopus</i>	Ta, Ch	De la Garza Ortiz, 2003; Milazzo et al., 2012; González Padrón, 2014; Viguera, 2014; Moreno-Torres et al., 2014; Rubio, 2015.
<i>Peromyscus levipes</i>	Ta, NL, SL, Ve	De la Garza Ortiz, 2003; Castro-Arellano et al., 2009; González Padrón, 2014; Milazzo et al., 2012
<i>Peromyscus maniculatus</i>	Mx, NL, SL, Hi, Ve, Ch	González Padrón, 2014; Milazzo et al., 2012; Suzán et al., 2001; Viguera, 2014
<i>Peromyscus megalops</i>	Gu	Milazzo et al., 2012; Saasa et al., 2012
<i>Peromyscus melanotis</i>	Mo, EM, Ve	Mantooth et al., 2001; Milazzo et al., 2012
<i>Peromyscus melanophrys</i>	Hi	González Padrón, 2014
<i>Peromyscus ochraventer</i>	SL	Milazzo et al., 2012
<i>Peromyscus pectoralis</i>	NL	De la Garza Ortiz, 2003
<i>Peromyscus perfulvus</i>	Ja	González Padrón, 2014
<i>Peromyscus spicilegus</i>	Ja	Milazzo et al., 2012
<i>Peromyscus aztecus evides</i>	Gu	Saasa et al., 2012
<i>Rattus rattus</i>	Hi	González Padrón, 2014

<i>Reithrodontomys megalotis</i>	Mo, Za, Ve, Mo	Hjelle et al., 1995; Kariwa et al., 2012; Milazzo et al., 2012; Saasa et al., 2012
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	Gu, Mx, Mi	Suzán et al., 2001; Kariwa et al., 2012; Milazzo et al., 2012; Saasa et al., 2012
<i>Sigmodon mascotensis</i>	Co, Ch	Chu et al., 2008
<i>Sigmodon hispidus</i>	NL, Ca	De la Garza Ortiz, 2003; Gonzáles Padrón, 2014

Clave de estados: (Ca) Campeche, (Co) Colima, (Cp) Chiapas, (EM) Estado de México, (Gu) Guerrero, (Hi) Hidalgo, (Ja) Jalisco, (Mi) Michoacán, (Mo) Morelos, (Mx) Ciudad de México, (Na) Nayarit, (NL) Nuevo León, (Pu) Puebla, (SL) San Luis Potosí, (Ta) Tamaulipas, (Ve) Veracruz, (Za) Zacatecas. *Tomado y Modificado de:* Gonzáles Padrón, 2014.

Cuadro 2. Especies de roedores reservorios de hantavirus.

Especies Reservorias*	Hantavirus
<i>Mus musculus</i>	Sin Nombre Virus, Seoul Virus, Prospect Hill Virus, Dobrava-Belgrade Virus
<i>Neotoma mexicana</i>	El Moro Canyon Virus
<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	Maripa Virus, Choclo Virus
<i>Oryzomys couesi</i>	Catacamas Virus, Playa de Oro Virus
<i>Peromyscus aztecus</i>	Montano Virus
<i>Peromyscus beatae</i>	Montano Virus
<i>Peromyscus boylii</i>	Limestone Canyon Virus, Prospect Hill, Sin Nombre Virus
<i>Peromyscus eremicus</i>	Sin Nombre Virus
<i>Peromyscus hyoceleles</i>	Limestone Canyon Virus
<i>Peromyscus leucopus</i>	Monongahela Virus, New York Virus, Sin Nombre Virus
<i>Peromyscus levipes</i>	Limestone Canyon
<i>Peromyscus maniculatus</i>	Convict Creek Virus, El Moro Canyon, Monongahela Virus, Prospect Hill Virus, Sin Nombre Virus
<i>Peromyscus melanotis</i>	Limestone Canyon Virus
<i>Peromyscus mexicanus</i>	Rio Segundo Virus
<i>Peromyscus ochraventer</i>	Limestone Canyon Virus
<i>Peromyscus specilegus</i>	Limestone Canyon
<i>Rattus rattus</i>	Andes Virus, Andes-like Virus, Seoul Virus
<i>Reithrodontomys megalotis</i>	Sin Nombre Virus, El Moro Canyon Virus, Huitzilac Virus
<i>Reithrodontomys sumichrasti</i>	Rio Segundo Virus, Carrizal Virus
<i>Sigmodon mascotensis</i>	Playa de Oro Virus
<i>Sigmodon hispidus</i>	Black Creek Canal Virus

*Especies de roedores con distribución en México en las cuales se ha confirmado por medio de estudios (realizados no solo en México) la presencia de hantavirus por métodos moleculares.

Referencias: Saasa et al., 2012; Gonzáles Padrón, 2014; Milholland et al., 2018

La península de Yucatán es una región tropical que cuenta con una gran diversidad de especies de flora y de fauna, no obstante, es una de las regiones del país que históricamente ha sufrido mayor transformación de origen antrópico, por lo que sus ecosistemas han tenido constantes perturbaciones resultado de las actividades agrícolas, ganaderas, madereras y de la urbanización (Schultz, 2003). En el estado de Yucatán, la ganadería es la primera causa de deforestación, ya que contribuyó con 51% del total de cobertura vegetal perdida en el periodo de 2001-2013. Tan solo en la región noreste se perdieron cerca de 40,000 ha, lo que coloca a la región como la más deforestada por esta causa en todo el estado (Ellis et al., 2015). En consecuencia a la pérdida o degradación de los hábitats por los cambios de uso de suelo, la composición y estructura de las comunidades de roedores se ve afectada, así como la dinámica de sus interacciones (Fahrig, 2003). Por un lado, la fragmentación de los hábitats naturales puede favorecer el incremento de la densidad poblacional de algunas especies de roedores hospederos dentro del hábitat original remanente. Por otro, en dichos hábitats antropizados suelen prosperar las poblaciones de roedores hospederos de hantavirus (M.D. Dearing and Disney, 2010; Ruedas et al., 2004). Por esta razón se les considera como especies generalistas de hábitat, las cuales suelen ser las más competentes para la infección y la transmisión de hantavirus (M.D. Dearing and Disney, 2010; Keesing et al., 2010). En ambos escenarios se favorece la transmisión de los hantavirus, pues se aumenta la tasa de contacto entre roedores de la misma especie y/o entre roedores e individuos diferentes especies, como los humanos (Mackelprang et al., 2001).

Cabe resaltar que se han encontrado evidencias de que el efecto neto de una alta diversidad de especies en un ecosistema puede reducir el riesgo de transmisión de enfermedades, a esto se le denomina “efecto de dilución” (Keesing et al., 2006; Schmidt and Ostfeld, 2001). Se ha sugerido que el efecto de dilución ocurre principalmente en ciclos de patógenos de transmisión directa como los hantavirus (Suzán et al., 2009). En efecto, estudios han mostrado que en paisajes perturbados la prevalencia de hantavirus en sus hospederos reservorios es mayor (Rubio, 2015; Suzán et al., 2008). La diversidad biológica de un ecosistema no solo se limita únicamente a la cantidad de especies presentes en el, llamada “diversidad

taxonómica”, si no también puede ser medida acorde a otros aspectos como la singularidad de sus relaciones genealógicas, denominada “diversidad filogenética”, y/o los rasgos o características que presentan las especies para funcionar dentro de un ecosistema, llamada “diversidad funcional” (Magurran and McGill, 2011). La inclusión de estas otras medidas de diversidad en los estudios de enfermedades infecciosas puede ayudar a identificar de mejor manera cómo los cambios en la diversidad biológica alteran la dinámica de las enfermedades (Fountain-Jones et al., 2018; Levi et al., 2016; Suzán et al., 2015).

Existen un gran número de métricas para el paisaje que se pueden dividir en 5 grandes categorías: de composición, de configuración espacial, fractales, de superficie o textura y de conectividad (Turner and Gardner, 2015). Con cada una de las métricas se busca conocer un aspecto diferente del paisaje. Describir y medir aspectos del paisaje es necesario por varias razones: para realizar comparaciones entre diferentes paisajes o a través del tiempo; para conocer las consecuencias de factores de cambios en el paisaje; y finalmente, para conocer la relación entre el paisaje y los procesos ecológicos que se desarrollan en él (Turner and Gardner, 2015). Esta última razón resalta la utilidad del uso de las métricas del paisaje como un elemento de apoyo para la comprensión de la relación entre el paisaje y las enfermedades infecciosas, es decir, de la ecología de las enfermedades.

La gran mayoría de los estudios sobre hantavirus en el país se han centrado principalmente en su identificación o monitoreo en las poblaciones de roedores. Algunos otros han incluido la diversidad de roedores para conocer la relación que esta guarda con la prevalencia de hantavirus, limitándose a medir la diversidad a nivel taxonómico. Son pocos los estudios incluyen al paisaje para identificar su relación con la diversidad y la prevalencia de hantavirus, por lo que es importante la realización de más estudios que incorporen al paisaje para entender mejor la ecología de los hantavirus en México (Rubio et al., 2014b). No obstante, este tipo de estudios sí se han realizado en otros países del continente americano (Goodin et al., 2006; Langlois et al., 2001; Ribeiro Prist et al., 2016). Ahora bien, dada la situación en la que se encuentra el paisaje del este del estado de Yucatán,

consecuencia a las grandes presiones impuestas por la expansión de la ganadería en la zona, es importante conocer cómo es que el paisaje está moldeando a las comunidades de roedores y cómo afecta la dinámica de los hantavirus. En presente estudio, se utilizan dos métricas para conocer dos aspectos de la composición del paisaje: la heterogeneidad y el estado de conservación del paisaje; y se realiza la medición de la diversidad en los niveles taxonómico y filogenético, para saber cómo afectan la seroprevalencia de hantavirus en los roedores, como una aproximación un mejor entendimiento de la ecología de los hantavirus.

OBJETIVO GENERAL

Analizar el efecto de la composición del paisaje sobre la diversidad taxonómica y filogenética de los roedores y sobre la prevalencia de anticuerpos contra hantavirus en paisajes ganaderos del noreste de Yucatán.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Caracterizar la composición del paisaje de 17 unidades de producción ganadera del este de Yucatán utilizando las métricas de índice de conservación e índice de heterogeneidad.

Describir la diversidad taxonómica y filogenética de las comunidades de roedores de 17 unidades de producción ganadera del noreste de Yucatán.

Calcular la prevalencia de anticuerpos contra hantavirus en los roedores de 17 unidades de producción ganadera del noreste de Yucatán.

Analizar la relación entre la composición del paisaje y la diversidad de las comunidades de roedores de 17 unidades de producción ganadera del noreste de Yucatán.

Analizar la relación que la diversidad de las comunidades de roedores guarda con la prevalencia de anticuerpos contra hantavirus en 17 unidades de producción ganadera del noreste de Yucatán.

HIPÓTESIS

La composición del paisaje determina la diversidad y composición de las comunidades de roedores, influenciando a su vez la prevalencia de anticuerpos contra hantavirus.

PREDICCIONES

A mayor grado de conservación y menor grado heterogeneidad del paisaje se espera una mayor diversidad de roedores y una menor seroprevalencia de Hantavirus.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de Estudio

El estudio se realizó en la región ganadera del noreste del estado de Yucatán, la cual comprende a los municipios de Tizimín (21°08'33" N 88°09'53" O, 20 msnm), Sucilá (21°09'16" N 88°18'49" O, 20 msnm), Panabá (21°17'47" N 88°16'14" O, 17 msnm), Buctzotz (21°12'06" N, 88°47'34" O), Calotmul (21°01'08" N, 88°10'31" O) y Cenotillo (20°57'56"N, 88°36'09" O). La región cuenta con un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano, correspondiente al tipo Aw. La temperatura media anual es de 26.7°C y la precipitación media anual es de 1284 mm. La topografía del área se caracteriza por ser llanura, es decir que el relieve es plano o casi plano. Los suelos dominantes de la región son el leptosol, phaeozem, luvisol y cambisol. En cuanto a su vegetación la región aún posee áreas con selva perennifolia o subcaducifolia, pero se encuentra dominada por pastizales (naturales, cultivados o inducidos). Su principal actividad económica es la producción de ganado bovino aunque tiene pequeñas áreas destinadas a la agricultura (Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 2015). Esta región fue seleccionada para la realización del estudio debido a que es relativamente homogénea con relación al clima, suelo y topografía, por lo que asumimos que las diferencias entre niveles de biodiversidad y servicios ecosistémicos serían resultado de las prácticas pecuarias y de la composición del paisaje en cada uno de los sitios en los que se trabajó en el presente estudio.

Diseño del muestreo

El muestreo se llevó a cabo en 17 ranchos ganaderos (ver Cuadro 3 y Mapa 1), que fueron consideradas en este trabajo unidades de paisaje (en adelante denominadas UP). Todas las UP fueron muestreadas durante la temporada de secas (marzo-julio); sin embargo, durante la temporada de lluvias (julio-agosto) únicamente 8 UPs fueron muestreadas.

La selección de UPs fue bajo criterio de tener representado un gradiente de estructuras del paisaje y formas de producción ganadera (intensivo, extensivo, silvopastoril, agrosilvopastoril o mixto), que tuvieran un tamaño mínimo de 150 ha y

que estuvieran separadas entre sí por una distancia mínima de 5 km para reducir la autocorrelación espacial. Para la selección final de UPs se consideraron cuestiones logísticas como la accesibilidad a los sitios y los permisos de los propietarios.

Cuadro 3. Unidades de Paisaje muestreados en la zona ganadera del Noreste de Yucatán, México.

Unidad de Paisaje	Tipo de Producción	Ubicación		Temporada de muestreo
		Latitud	Longitud	
Boochen	Extensivo	21°10'34.82"N	88°18'53.72"O	S, LI
Buenos Aires	Extensivo	21°22'13.64"N	88°12'28.07"O	S, LI
La Ceiba	Semi-intensivo	21°0'29.78"N	88°11'49.42"O	S
El Chaparral	Semi-intensivo	21°9'26.58"N	88°19'35.40"O	S
La Dama	Extensivo	21°13'17.35"N	87°44'12.56"O	S
La Mora	Extensivo	21°12'22.73"N	88°11'51.20"O	S
Guadalupe	Extensivo	21°13'15.56"N	87°48'30.33"O	S, LI
Macaan Cux	Semi-intensivo	21°9'57.03"N	88°24'55.37"O	S, LI
La Rosita	Semi-intensivo	21°7'24.17"N	87°51'45.86"O	S, LI
Santa Cecilia	Extensivo	21°15'3.20"N	88°10'22.11"O	S
Santa Cruz	Intensivo	21°9'16.63"N	87°54'47.40"O	S, LI
Monforte	Intensivo	21°11'57.16"N	88°32'22.38"O	S
San Isidro	Extensivo	21°9'22.30"N	88°14'48.08"O	S
Tres Lobos	Semi-intensivo	21°13'20.32"N	88°16'50.10"O	S
Villa La Herradura	Extensivo	21°11'26.30"N	87°54'10.60"O	S, LI
Vista Alegre	Extensivo	21°21'52.48"N	87°44'21.97"O	S
Diablo	Semi-intensivo	21°13'2.06"N	88°26'11.45"O	S

*Temporada de muestreo S=secas, LI=Lluvias

Mapa 1. Área de estudio donde se muestran la localización de las Unidades de Paisaje (circulo negro). Los mapas A y B muestran con mayor detalle el terreno donde se sitúan las UPs. Se muestran las cabeceras municipales (diamante amarillo) como referencia.

Zona Ganadera del Noroeste, Yucatan, Mex.

Sitios de Muestreo



Proyecto GANA 2013



Proyecto GANA 2013

Determinación de Tipo y Abundancia de Coberturas del Paisaje

La caracterización del paisaje de todas las UPs se hizo con base al tipo de cobertura vegetal que presentaban y el porcentaje del área total que cada cobertura tenía con relación al área total de la UP. La caracterización de la vegetación y uso de suelo se basó en los datos reportados para el estudio de la caracterización de la vegetación y uso de suelo en ranchos del oriente de Yucatán desarrollado como parte del proyecto Ganadería y Ambiente (GANA; Galindo et al., 2013). En dicho estudio, se realizaron encuestas a los propietarios de cada UP para conocer el tipo de coberturas presentes en sus terrenos y para cuantificar la abundancia de las diferentes coberturas presentes. Los tipos de cobertura observados se agruparon en cuatro categorías: arbolado, uso forestal, uso agrícola y pastizal. En la categoría de “arbolado” se concentraron coberturas que se caracterizaban por presentar árboles, tales como bosques, acahuales, tolchés y cercos vivos. “Uso forestal” corresponde a plantaciones forestales, mientras que “Uso agrícola” agrupa a cultivos de corte y cultivos agrícolas. Por último, la categoría de “pastizal” hace referencia a los pastizales inducidos donde se pastorea al ganado. Los datos de tipo de cobertura y su abundancia recabados fueron utilizados para el cálculo de dos índices para medición del paisaje descritos más adelante.

Captura de Roedores

Los datos de captura de roedores utilizados fueron los datos reportados por el estudio de evaluación de la biodiversidad y captura de carbono en paisajes ganaderos de Yucatán que forma parte del proyecto Ganadería y Ambiente (GANA; Galindo et al., 2013). En el cual para la captura de roedores se utilizaron trampas Sherman® (8x9x23 cm). En cada UP se colocaron 120 trampas cebadas con una mezcla de avena y esencia de vainilla para la captura de los roedores en cada UP. Las trampas se distribuyeron en transectos, asignando el número de trampas para cada transecto según la proporción al área cubierta por cada tipo de cobertura respecto al área total de la UP. Las trampas fueron colocadas con una distancia entre sí de entre 5 a 10 metros (Mills et al., 1995). El esfuerzo de muestreo fue de 3 días con sus noches por cada temporada.

Se creó un registro individual por cada ejemplar de roedor capturado con los siguientes datos: fecha de captura, nombre de la UP, clave de identificación del ejemplar, especie, sexo, estado reproductivo, peso, datos morfométricos (longitud de la cola, longitud del cuerpo, longitud de la pata derecha y longitud de la oreja derecha), tipo de asociación vegetal donde se dio la captura y observaciones (Mills et al., 1995). La identificación de los ejemplares se realizó con base en sus atributos morfométricos y características externas, usando como referencia guías de identificación (Ceballos, 2014; Reid, 2009).

Toma de Muestras Sanguíneas

Las muestras sanguíneas fueron obtenidas mediante punción del seno retro-orbitario ocular con capilar de vidrio, técnica descrita por Mills et al. (1995) y avalada por la NOM-062-ZOO-1999 (SAGARPA, 2001). Posteriormente, la sangre colectada fue depositada en una tira de papel filtro (Advantec Nobuto Blood Filter Strip®) marcada con la identificación del ejemplar. Los ejemplares fueron marcados temporalmente en la parte superior de la base de la cola con plumón indeleble (Arriaga et al., 2015; SAGARPA, 2001) y liberados en el sitio donde fueron capturados siempre que se determinó que se encontraban sin signos de hemorragia y en buen estado de salud.

Análisis de Laboratorio

El análisis de laboratorio de las muestras sanguíneas se realizó como producto también del proyecto Ganadería y Ambiente (GANA; Galindo et al., 2013). La detección de anticuerpos IgG contra hantavirus del genotipo Sin Nombre Virus (SNV) se realizó mediante un inmunoensayo enzimático acorde a lo descrito por Schountz et al. (2007). La técnica utilizada se describe en el Anexo 1. Técnica inmunoensayo enzimático-ELISA indirecto. Se utilizó un conjugado de proteína A/G de *Staphilococcus aureus* y *Streptococcus pneumoniae*, marcada con peroxidasa de rábano picante, el cual reconoce a la fracción Fc de las IgGs. Este protocolo se estandarizó con el uso de muestras de suero a una dilución 1/100 y un punto de corte de 0.2 de densidad óptica (DO), que reporta una especificidad de 82.9% y una sensibilidad de 97.1%. Esta técnica ofrece la ventaja de detectar anticuerpos IgG de una mayor variedad de especies de roedores (Cautivo et al.,

2014; Schountz et al., 2007; Viguera, 2014). Al tener una alta afinidad por la IgG, esta técnica no es útil para la discriminación otras clases de inmunoglobulinas, como la IgM, la cual indica infecciones recientes (Schountz et al., 2007).

Análisis de Paisaje

La caracterización del paisaje de las UP se basó en dos aspectos: la heterogeneidad y el grado de conservación, los cuales se midieron con índices descritos a continuación:

Índice de Heterogeneidad

La heterogeneidad composicional del paisaje se midió a partir del número de coberturas presentes en cada UP usando el *índice de Shannon* (Dusek and Popelkova, 2012; Fahrig et al., 2011; McGarigal and Marks, 1994) . El índice de Shannon para paisaje se define como:

$$HP = - \sum_{i=1}^m p_i \ln p_i$$

Donde m es el número de coberturas y p_i es la representación proporcional del i -ésimo tipo de cobertura del paisaje en el área total. La HP expresa la incertidumbre con la que se puede predecir a qué cobertura pertenecerá un punto de la UP seleccionado al azar. Se entiende que un alto valor de HP indicará una alta diversidad de paisaje (heterogeneidad). El valor resultante puede ir de 0 a 1, indicando que valores cercanos a 1 se consideran como una UP con alta heterogeneidad (Turner and Gardner, 2015). Se utilizó la función *diversity* de la paquetería *Vegan* para calcularlo (J Oksanen et al., 2017).

Se realizó la conversión del índice de Shannon del paisaje a *Diversidad Verdadera*, que en este caso se describirá como *Número Efectivo de Coberturas*, para facilitar su interpretación (Dušek and Popelková, 2017). La conversión se realiza con la siguiente ecuación:

$$IH = \exp\left(- \sum_{i=1}^m P_i \ln P_i\right)$$

El valor resultante del índice (que se denominó IH) puede ir de 0 en adelante, indicando que valores más altos se consideran como una UP con alta heterogeneidad. El número efectivo de coberturas para cada UP fue calculado con la función d de la paquetería Vegetarian (Charney and Record, 2012)

Índice de Conservación

Para caracterizar el paisaje de las UP con base en su grado de conservación se propuso un índice, llamado Índice de Conservación (IC). Este calcula el promedio del grado de conservación del paisaje, dado que todas las UP presentaban más de un tipo de cobertura, es decir, todos eran heterogéneos. El IC se calculó con la siguiente fórmula:

$$IC = \sum (\%AC \times VC)$$

El IC puede tomar valores entre 0 y 10, donde %AC se refiere al porcentaje de área de la UP ocupada por cierta cobertura vegetal, y VC se refiere al valor otorgado a cada cobertura: arbolado=1.0, forestal=0.75, agrícola=0.50, pastizal=0.25 y sin vegetación=0. El valor asignado a cada cobertura es una medida relativa de la complejidad estructural de la vegetación y de los procesos de perturbación a los que está sujeta. UPs con valores altos de IC (cercano al 10) se interpretan como sitios con poca perturbación.

Similitud del Paisaje

Para conocer que tan parecidos son los paisajes entre UP se calculó el índice de Morisita (Magurran and McGill, 2011), el cual mide la similitud entre las unidades de paisaje usando los datos de la abundancia de sus coberturas. Este índice se calcula con la siguiente fórmula:

$$\beta = 1 - \frac{2 \sum x_{ij}x_{ik}}{(\lambda_j + \lambda_k)N_jN_k}$$

Donde x_{ij} es la abundancia de superficie del i tipo de cobertura en la UP j , x_{ik} es el la abundancia de superficie del i tipo de cobertura en la UP k , N_j es el número total de coberturas en la UP j , N_k el número total de coberturas en la UP k y $\lambda_j \setminus \lambda_k$ es el

índice de diversidad de Simpson para la UP j o k (Barwell et al., 2015). Sus valores resultantes pueden ir de 0 (no hay similitud) hasta 1 (similitud total). Para el cálculo de este índice se utilizó la función `vegdist` de la paquetería Vegan (Jari Oksanen et al., 2017) implementada en el software libre de R (Team, 2017).

Análisis de Diversidad de Roedores

Análisis de Diversidad Taxonómica

Para el análisis de la diversidad taxonómica de roedores se calculó la riqueza específica, el índice de Shannon y la diversidad verdadera, mientras que para conocer la estructura y composición de las comunidades de cada UP se construyeron curvas de rango-abundancia. Por otro lado, para conocer la diversidad filogenética se usó el índice de Faith. Estos cálculos se realizaron con el software libre de R (Team, 2017, 2015).

- *Riqueza Específica*

La riqueza específica (S) se define como el número de especies presentes en cada UP, sin que se tome en cuenta su abundancia o importancia (Magurran, 2004; Moreno, 2001). Estos valores fueron calculados usando la función `specnumber` de la paquetería Vegan (J Oksanen et al., 2017).

- *Índice de Shannon (H)*

Mide el grado promedio de incertidumbre con el que se predice a qué especie pertenece un individuo escogido al azar. Se calcula con la siguiente ecuación:

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

Donde p_i es la proporción de individuos de la i -ésima especie. Un valor resultante alto indica una alta diversidad de especies. Se obtienen valores de 0 cuando solo hay 1 especie (Magurran, 2004; Moreno, 2001). Se utilizó la función `diversity` de la paquetería Vegan (J Oksanen et al., 2017).

- *Diversidad Verdadera (D)*

Los valores obtenidos del índice de Shannon para cada UP fueron convertidos a diversidad verdadera (también llamada “número efectivo de especies”) para facilitar su interpretación y la realización de comparaciones entre las UPs (Jost, 2006). Para realizar la conversión se utilizó la siguiente ecuación:

$$D = \exp\left(-\sum_{i=1}^s P_i \ln P_i\right)$$

El número efectivo de especies para cada UP fue calculado con la función *d* de la paquetería *Vegetarian* (Charney and Record, 2012).

- *Curvas de Rango-Abundancia*

Para visualizar la distribución de las abundancias de las especies que componen las comunidades de roedores de cada UP se construyeron curvas de rango-abundancia. Estas curvas muestran de manera gráfica el orden jerárquico de las especies con base en su abundancia relativa. El eje Y expresa la contribución de cada especie en la abundancia total de la comunidad y el eje de las X muestra el orden o rango de abundancia de cada especie respecto a las demás.

El tipo de pendiente de la curva permite reconocer si las comunidades son equitativas (pendientes ligeras) o si contienen especies dominantes (pendientes pronunciadas) (Magurran, 2004; Barrientos Medina et al., 2016). Las proporciones para cada especie por UP fueron calculadas con la función *rankabundance* de la librería *BiodiversityR* (Kindt and Coe, 2005).

Análisis de Diversidad Filogenética de Roedores

La diversidad filogenética nos indica qué tan diferentes o singulares son las especies de una comunidad basándose en sus relaciones genealógicas y en los diferentes modelos de evolución de genes y caracteres (Moreno, 2001). Una comunidad considerada como diversa es aquella que tiene una colección de especies altamente variada, es decir, sus especies pertenecerán a muchos grupos taxonómicos a partir del nivel de género (Faith, 1994; Magurran, 2004).

La obtención de los valores de diversidad filogenética (PD) para cada UP por cada temporada se realizó con el índice de Faith, que calcula la suma de las distancias de todas las ramas del árbol taxonómico desde su raíz. Valores bajos de PD indican que las especies consideradas son filogenéticamente cercanas, mientras que valores altos sugieren una comunidad más diversa (Faith, 1994, 1992). El árbol utilizado como base para realizar el cálculo de PD fue el super-árbol filogenético de mamíferos publicado por Bininda-Emonds en 2004. Se usó la función `pd` de la librería `Picante` para calcular el índice de Faith de cada UP (Kembel et al., 2010)

Análisis de la Seroprevalencia de Hantavirus

La seroprevalencia en los roedores capturados fue calculada con base en los resultados obtenidos por el análisis serológico. Se calculó una prevalencia puntual (PP) para cada UP por temporada y para cada especie capturada con la siguiente fórmula:

$$PP = \frac{\# \textit{Positivos}}{\# \textit{total de individuos muestreados}}$$

Para reducir la variación en la confiabilidad de las estimaciones de prevalencias debido a la variación del número de individuos analizados de cada UP y de cada especie (tamaño de muestra (N)), se realizó la ponderación de las prevalencias transformando el número de individuos analizados a \log_{10} (Arriero and Møller, 2008), es decir, que la prevalencia fue calculada con la siguiente fórmula:

$$\textit{Prev Pon} = (\log_{10}(N) * PP) \times 100$$

El cálculo de la seroprevalencia se realizó con la función `epi.prev` de la librería `epiR` (Stevenson et al., 2018).

Análisis Estadísticos

Correlación del Paisaje y la Diversidad de Roedores

Se realizó un análisis de correlación de Spearman para conocer la existencia de la relación entre el paisaje y la diversidad de las UP, por lo que se utilizaron los dos índices de paisaje, Índice de conservación e índice de heterogeneidad; y para la diversidad, la diversidad verdadera y la diversidad filogenética.

Análisis de Covarianza para comparar Curvas de Rango-Abundancia

Se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para valorar si existían diferencias significativas entre las estructuras de las comunidades de roedores a través de la comparación de las pendientes de las curvas de rango-abundancia de la comunidad (Abella-Medrano et al., 2015; Ortega-Álvarez and MacGregor-Fors, 2009) de cada UPs. Se realizaron comparaciones por temporada entre cada UP y por la misma UP entre temporadas. Debido a que solo se muestrearon en ambas temporadas 7 UPS, únicamente se realizaron ANCOVAs entre dichas UPs.

Modelo Lineal Generalizado

Una vez obtenidos los datos de diversidad y los índices de paisaje, para realizar una evaluación de la relación que estos tienen con la seroprevalencia se utilizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM).

Para conocer las variables explicativas relevantes para la realización de este análisis primero se construyó una matriz de correlación entre ellas, con la finalidad de evitar la co-linearidad (inclusión en el modelo de variables explicativas altamente correlacionadas entre sí).

El modelo final se construyó teniendo como variable respuesta a la seroprevalencia y como variables explicativas la diversidades taxonómicas y filogenéticas, los índices de paisaje (índice de heterogeneidad e índice de perturbación), la temporada y la abundancia relativa acumulada de las especies de roedores reservorios de hantavirus de cada sitio. Para este modelo se utilizó una distribución de errores del tipo binomial y una función de vínculo de tipo logit. Para este análisis se utilizó la función `glm` de la paquetería Stats implementada en el software libre R (Team, 2017).

RESULTADOS

Estructura del Paisaje

Todos los sitios presentaron al menos un tipo de cobertura arbolada, con un rango del 0.4% al 100%. Dieciséis de las diecisiete UPs presentaron coberturas de pastizales, destacándose como la cobertura más dominante, representada en 10 sitios con más del 90% de su extensión. Los valores mínimos de pastizal (excluyendo a la UP donde no se tenía pastizal) fueron mayores al 45% de la extensión de las UPs. Cuatro de las UPs presentaron cobertura agrícola, desde un 2% hasta un 20%. Únicamente una UP presentó cobertura forestal que comprendía el 59.1% de su extensión total (Cuadro 4).

Cuadro 4. Composición del paisaje de cada Unidad de Paisaje. La extensión de cada cobertura esta expresada en %.

Unidad de Paisaje	Arbolado	Forestal	Agrícola	Pastizal
Santa Cruz	32.8	59.1	8.1	0.0
La Ceiba	53.2	0	0	46.8
San Isidro	50.2	0	0	49.8
Monforte	50	0	0	50.0
Villa	22.9	0	11.4	65.7
Diablo	18	0	0	82.0
Chaparral	9.2	0	20	70.8
Guadalupe	6.5	0	0	93.5
Santa Cecilia	5.9	0	0	94.1
La Dama	2.6	0	0	97.4
Boochen	2.1	0	0	97.9
Vista Alegre	1.2	0	2	96.8
Macan-Cux	1.8	0	0	98.2
Buenos Aires	1.3	0	0	98.7
La Mora	0.9	0	0	99.1
La Rosita	0.48	0	0	99.5
Tres Lobos	0.4	0	0	99.6

Modificado de Proyecto GANA (Galindo et al., 2013)

Índice de Heterogeneidad

De acuerdo con los valores del índice de heterogeneidad (IH) obtenidos para cada UP, Santa Cruz, Villa la Herradura y El Chaparral obtuvieron los tres primeros sitios del HP pues sus valores fueron los más altos, con un 0.88, 0.86 y 0.78,

respectivamente. La UP con el valor de índice más bajo fue Tres Lobos con un valor de 0.026 (Figura 1).

Índice de Conservación

En cuanto al índice de conservación (IC) el valor más alto fue Santa Cruz con 8.11, seguida de La Ceiba que obtuvo 6.49. Las UPs con los valores más bajos fueron La Rosita y Tres Lobos con 2.56, debido a que estos sitios presentaron la mayor extensión de pastizal (>99%) y una porción muy pequeña de cobertura arbolada (<0.5%) (Figura 1).

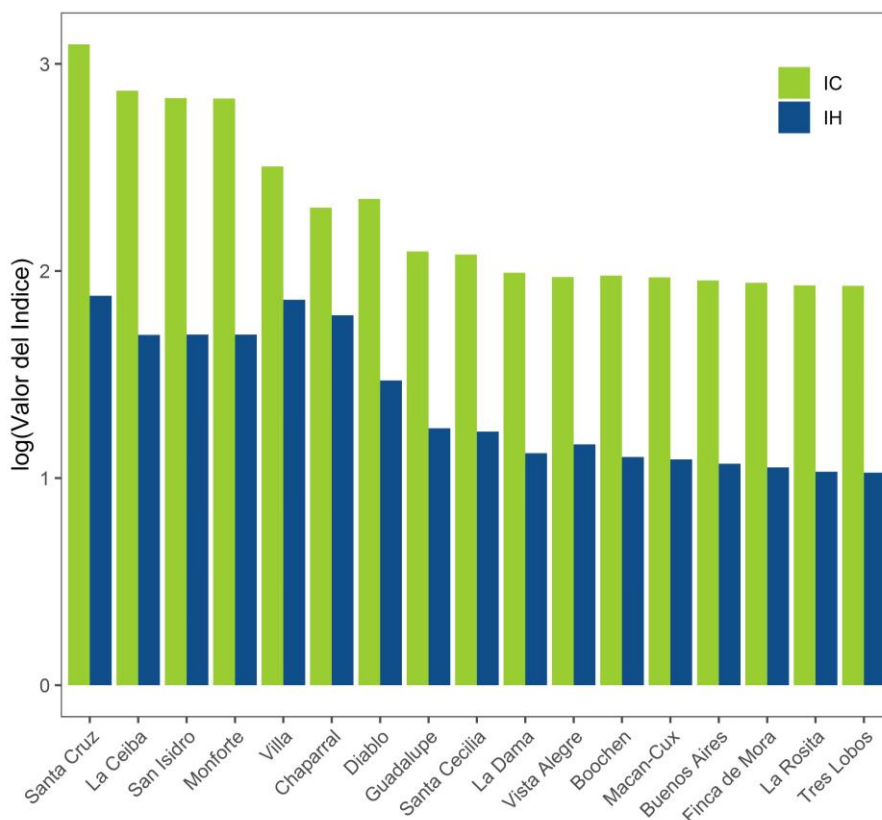


Figura 1. Valores de los índices de paisaje obtenidos de cada unidad de paisaje.

Similitud del Paisaje

El análisis de similitud basado en el índice de Morisita arrojó que existen 2 grandes grupos de las UPs (Figura 2), en donde Santa Cruz destaca como la UP más diferente en cuanto a su composición de paisaje, pues se observa sola en una rama del dendograma (en rojo).

El otro gran grupo está conformado por el resto de las UP, aunque se observan 2 subgrupos, uno conformado por las UP La Ceiba, San Isidro y Monforte (en verde), y el otro por el resto de las UP en las que predominan las áreas de pastizal (en azul).

La UP Santa Cruz fue la que se situó por si sola en una rama pues fue la que más difirió de las demás en cuanto a su composición de paisaje al ser la única UP que presentó cobertura forestal y no presentar cobertura de pastizal.

El grupo donde se situaron las UPs de la Ceiba, San Isidro y Monforte se caracterizó por que cada una de estas UPs estaba compuesta en $\geq 50\%$ por cobertura arbolada, aunque el resto fuera pastizal.

En el último grupo, que contuvo a 3 subgrupos, se situaron la mayoría de las UPs y se caracterizó por que estos sitios se componían en mayor cantidad de cobertura de pastizal, abarcando desde un 66% hasta un 99% por esta cobertura. En primer subgrupo se observa a Villa La Herradura y El Chaparral debido a que presentaron la menor cantidad de pastizal de las UPs de este grupo, además de tener cobertura agrícola y arbolada. Estas dos UPs son las que le seguían en cuanto a DP a Santa Cruz. Sin embargo, no están agrupadas junto a esta ya que presentaban 65.7% y 70.8% de pastizal. La UP Diablo se situó en un subgrupo solo, ya que si bien tiene un 82% de pastizal también presentó un 18% de cobertura arbolada. El último subgrupo contenía al resto de UPs que estaban en casi su totalidad compuestas por pastizal ($\geq 90\%$) y el resto por una pequeña porción de cobertura arbolada la cual correspondía principalmente a cercas vivas.

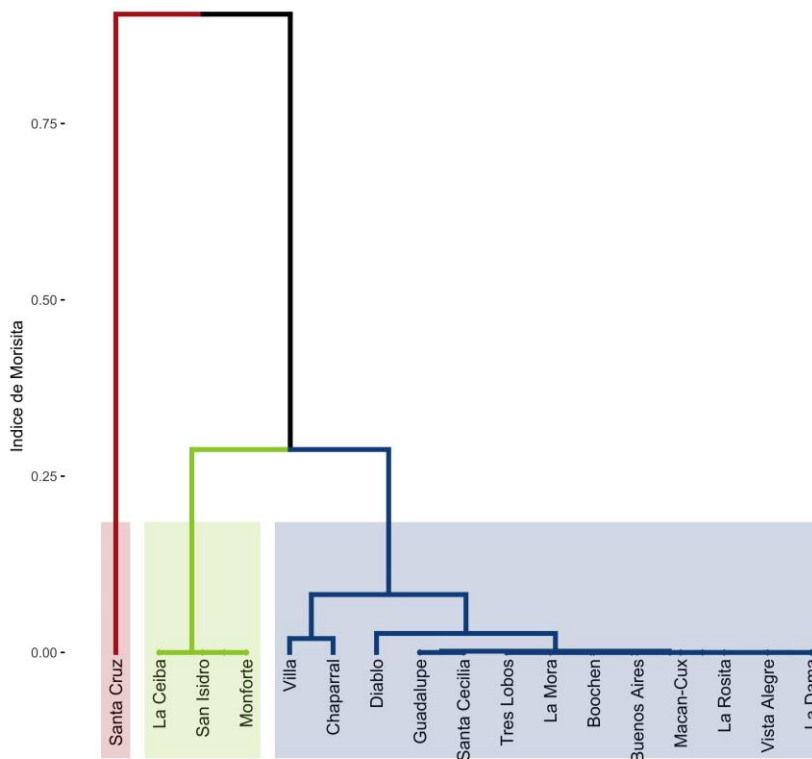


Figura 2. Dendrograma de similitud de composición entre las unidades de paisaje.

Diversidad de roedores

Fueron capturados en total 353 roedores en ambas temporadas del muestreo, pertenecientes a 3 familias, 9 géneros y 11 especies (Figura 3), con un esfuerzo de captura de 9,360 noches trampa. De éstas, seis especies son consideradas (de acuerdo con la literatura) como reservorios de hantavirus.

Temporada de Secas

Análisis de Diversidad Taxonómica de Roedores

La UP que obtuvo la mayor diversidad fue Vista Alegre con una riqueza específica (SR) de 8 especies de roedores con 5.85 especies efectivas (D). En el segundo y tercer lugar están El Chaparral y La Ceiba, ambos con SR de 7 y D de 5.07 y 4.89, respectivamente. La diversidad más baja la tuvo la UP Diablo, pues solo tuvo una SR de 1, por lo que D fue 1 especie efectiva (Figura 4).

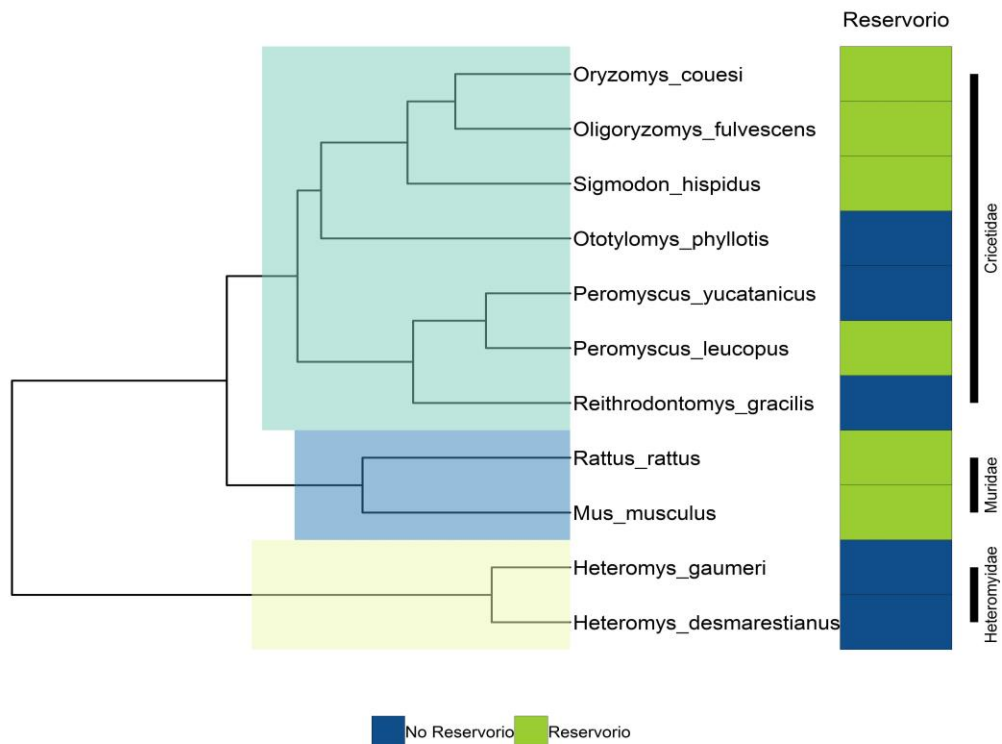


Figura 3. Árbol Filogenético de las especies de roedores capturadas. Se observan los géneros y familias a las que pertenecen. Los recuadros de color indican si la especie es considerada como reservorio (verde) o no reservorio (azul).

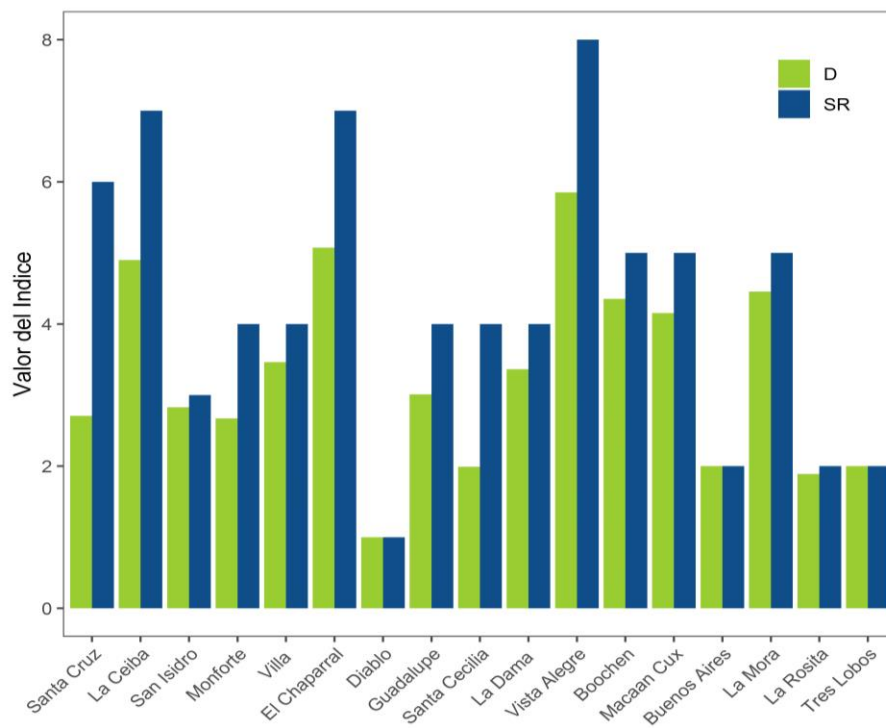


Figura 4. Valores de los índices de diversidad de cada unidad de paisaje en la temporada de secas. Los sitios se muestran ordenados con base en el valor de IC que obtuvieron. D: Diversidad verdadera; SR: Riqueza específica.

Curvas de Rango Abundancia

En la Figura 5 se observan las curvas de rango-abundancia resultantes de cada unidad de paisaje durante la temporada de secas. El acomodo de las curvas es de acuerdo con el dendograma de similitud del paisaje.

La UP que más diversa en cuanto a riqueza de especies y equitatividad, es decir, en la similitud de abundancia relativa (AR) de sus especies, fue Vista Alegre. Le siguen El Chaparral, La Ceiba y Santa Cruz. En contraste, la UP menos diversa en riqueza de especies fue Diablo, con solo una especie y la menos equitativa Santa Cecilia, pues la especie *Heteromys gaumeri* tuvo una AR de 80%.

La especie *Sigmodon hispidus* fue la más dominante en las UP pues fue la especie más abundante en 4 de las 17 UPs. *Heteromys gaumeri* y *Peromyscus yucatanicus* fueron las siguientes especies más dominantes dominando 3 UP cada una. En cambio, las especies que fueron las menos abundantes y por lo tanto se consideran como especies raras, fueron *Reithrodontomys gracilis* y *Oryzomys couesi* al solo encontrarse en una vez.

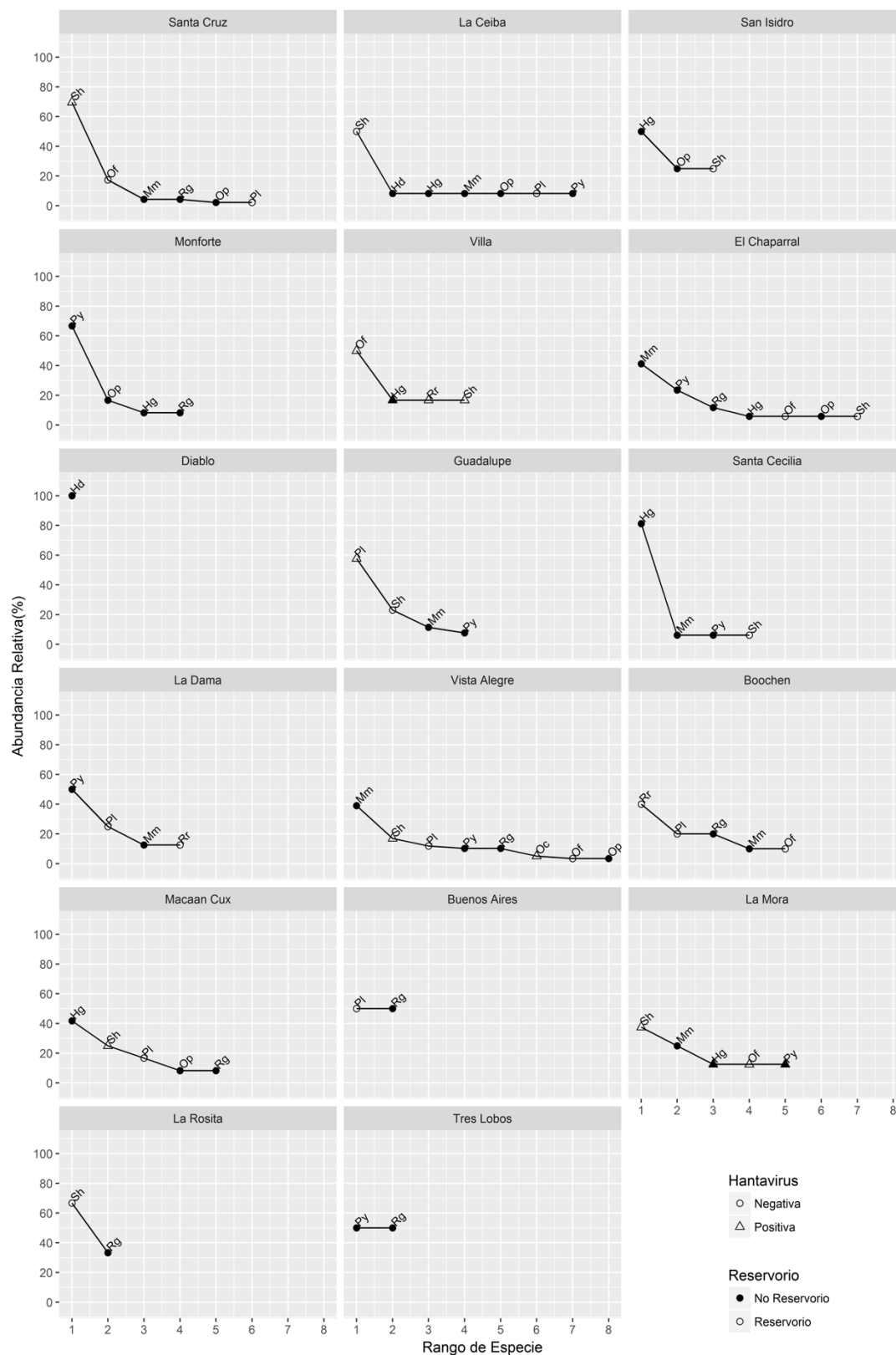


Figura 5. Curvas de Rango-Abundancia de las unidades de paisaje durante la temporada de secas.

El acomodo de las UP es de acuerdo con el dendograma de similitud. Se muestra si la especie de roedor se considera como reservoria (figura sin relleno) o no reservoria (figura rellena) y si se obtuvieron individuos seropositivos (triangulo) o no (círculo).

Análisis de Diversidad Filogenética de Roedores

La UP con la diversidad filogenética más alta fue El Chaparral con una PD de 322.4 (SR 7), seguida de La Ceiba con 300.4 (SR 7) y Vista Alegre con 272.1 (SR 8). El valor más bajo lo obtuvo la UP Diablo con 78.2 que corresponde a solo 1 especie (Figura 6).

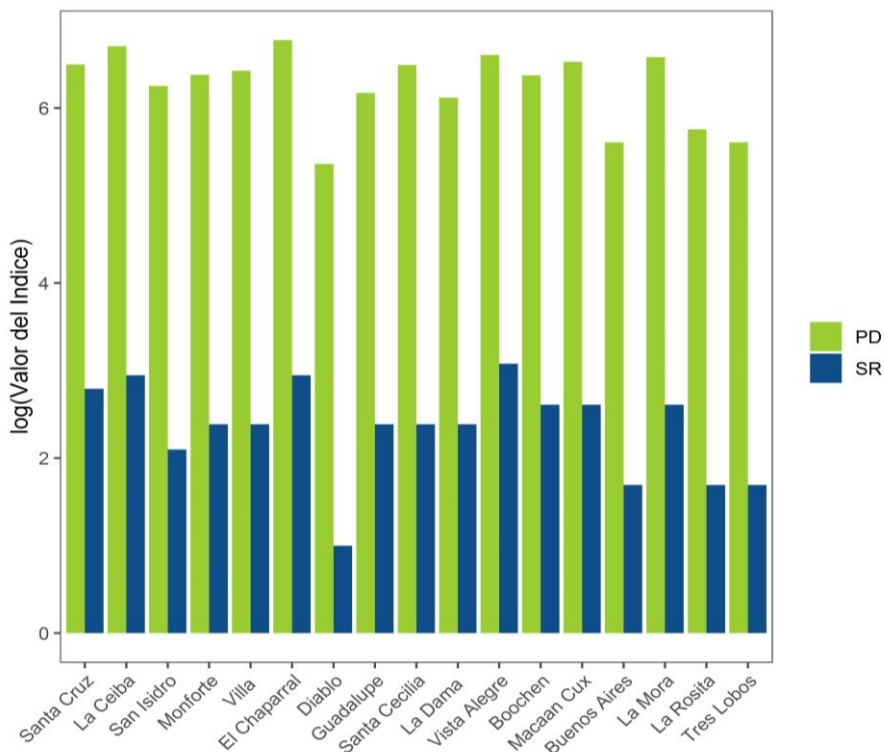


Figura 6. Diversidad Filogenética de las unidades de paisaje en la temporada de secas.

Temporada de Lluvias

Análisis de Diversidad Taxonómica de Roedores

En esta temporada las UPs que presentaron la mayor diversidad fueron Guadalupe y Villa con un SR de 7 especies y 5.11 especies efectivas (D). Santa Cruz fue la siguiente UP más diversa con 5 especies (SR) y 4.76 especies efectivas. El sitio con menor diversidad fue Buenos Aires con SR de 3 especies y una D de 2.29 (Figura 7).

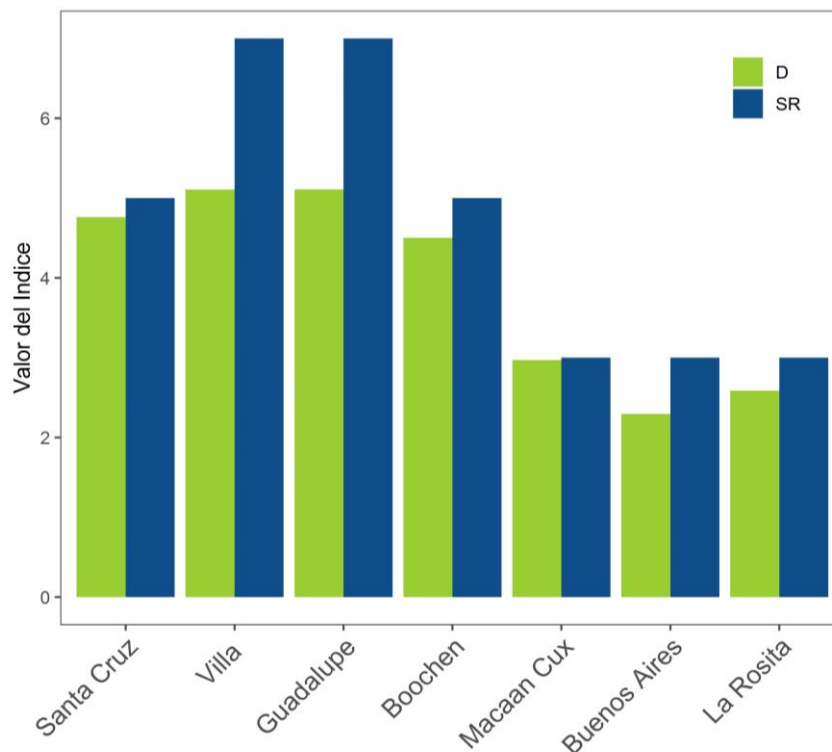


Figura 7. Valores de los índices de diversidad de cada unidad de paisaje en la temporada de lluvias. Los sitios se muestran ordenados con base en el valor de IC que obtuvieron. D: Diversidad verdadera, SR: Riqueza específica.

Curvas de Rango-Abundancia

Las curvas de rango-abundancia resultantes de UP durante la temporada de lluvias se observan en la Figura 8. El acomodo de las curvas es de acuerdo con el dendrograma de similitud del paisaje.

En la temporada de lluvias, las UP más diversas de acuerdo con su riqueza de especies (7 especies) y equitatividad fueron Guadalupe y Villa. Mientras que las UP menos diversas en riqueza de especies fueron Macaan Cux y La Rosita. Así como la UP menos equitativa fue Buenos Aires.

La especie más dominante fue *Heteromys gaumeri*, pues dominó 5 de 7 de las comunidades de las UP. En comparación, la especie más rara fue nuevamente *Oryzomys couesi*, pues solo apareció en una ocasión

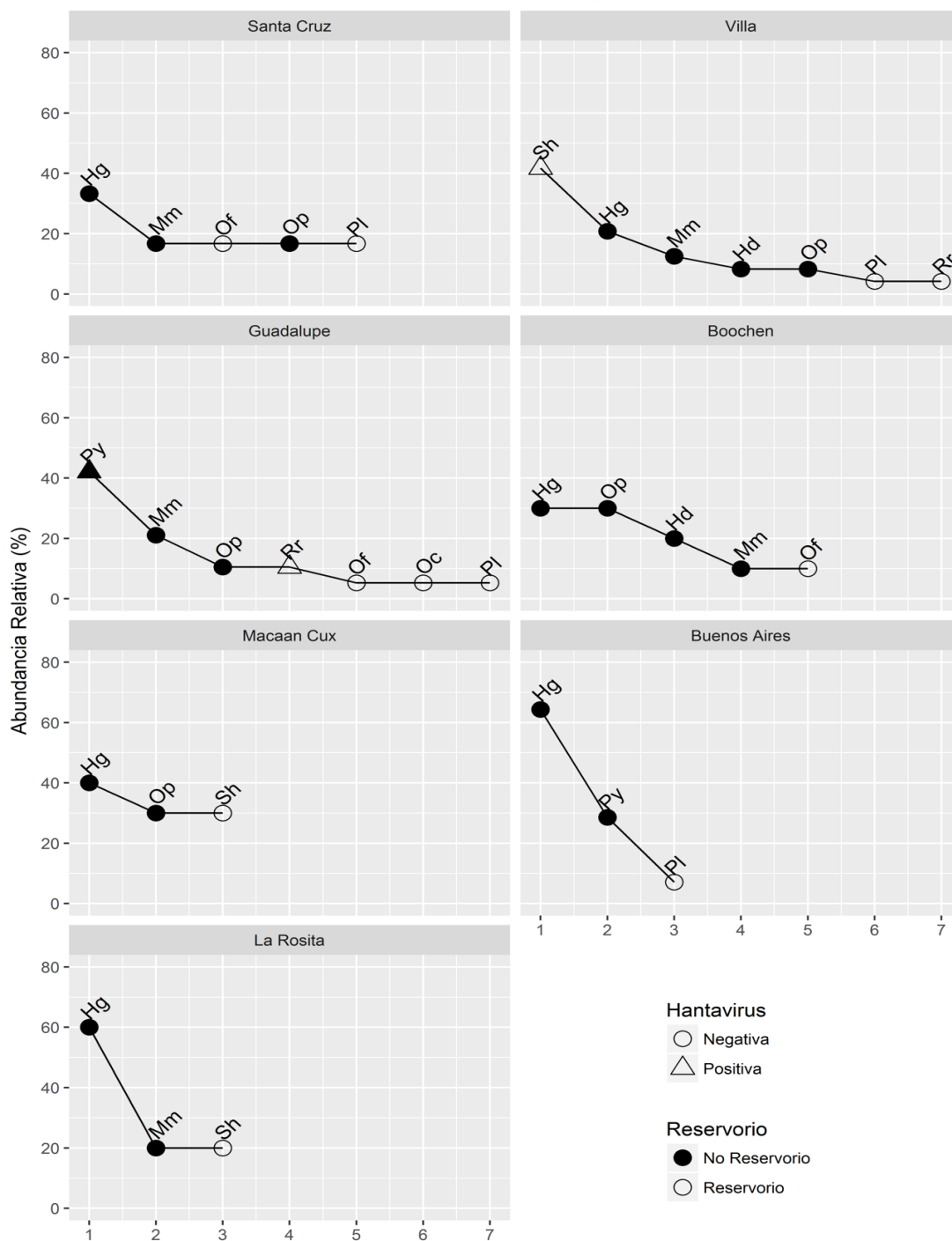


Figura 8. Curvas de Rango-Abundancia de las unidades de paisaje durante la temporada de lluvias.

El acomodo de las UP es de acuerdo con el dendograma de similitud. Se muestra si la especie de roedor se considera como reservoria figura sin relleno) o no reservoria (figura rellena) y si se obtuvieron individuos seropositivos (triangulo) o no (círculo).

Análisis de Diversidad Filogenética de Roedores

Durante esta temporada los valores de PD más altos fueron obtenidos por Villa la Herradura, Santa Cruz y Guadalupe con 317.7 (SR 7), 277.6 (SR 5) y 256.4 (SR 7). Mientras que el valor más bajo lo obtuvo Bueno Aires con 168.2 (SR 3) (Figura 9).

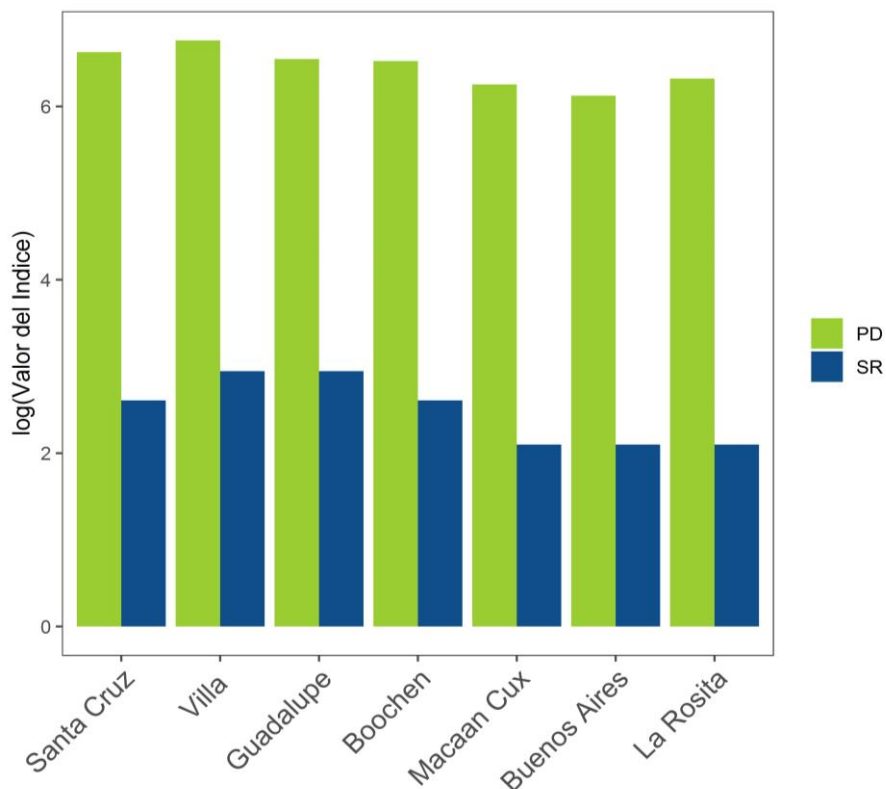


Figura 9. Diversidad Filogenética de las unidades de paisaje en temporada de lluvias.

Seroprevalencia

Se realizó el inmuno-ensayo enzimático (ELISA) a un total de 347 muestras, de las cuales 25 resultaron positivas (Cuadro 5), dando una prevalencia global del 7.20%.

Durante la temporada de secas se encontró a 19 individuos positivos de 250 individuos analizados (7.60%). De las 18 UP muestreadas en esta temporada, únicamente 6 sitios, Finca la Mora, Guadalupe, Macaan Cux, Santa Cruz, Villa la Herradura y Vista Alegre, tuvieron ejemplares positivos (Figura 10). La UP que presentó la prevalencia más alta fue La Mora con 56.44%. Le siguen Villa con

53.96%, Guadalupe con 11.50%, Macaan-Cux con 10%, Vista Alegre con un 9% y por último Santa Cruz con 7.23%.

En la temporada de lluvias se tuvieron a 6 individuos positivos de 97 analizados, dando una prevalencia de total de 6.19%. Solo 2 UPs presentaron individuos positivos, Villa y Guadalupe, con prevalencias de 23.68% y 13.46% respectivamente.

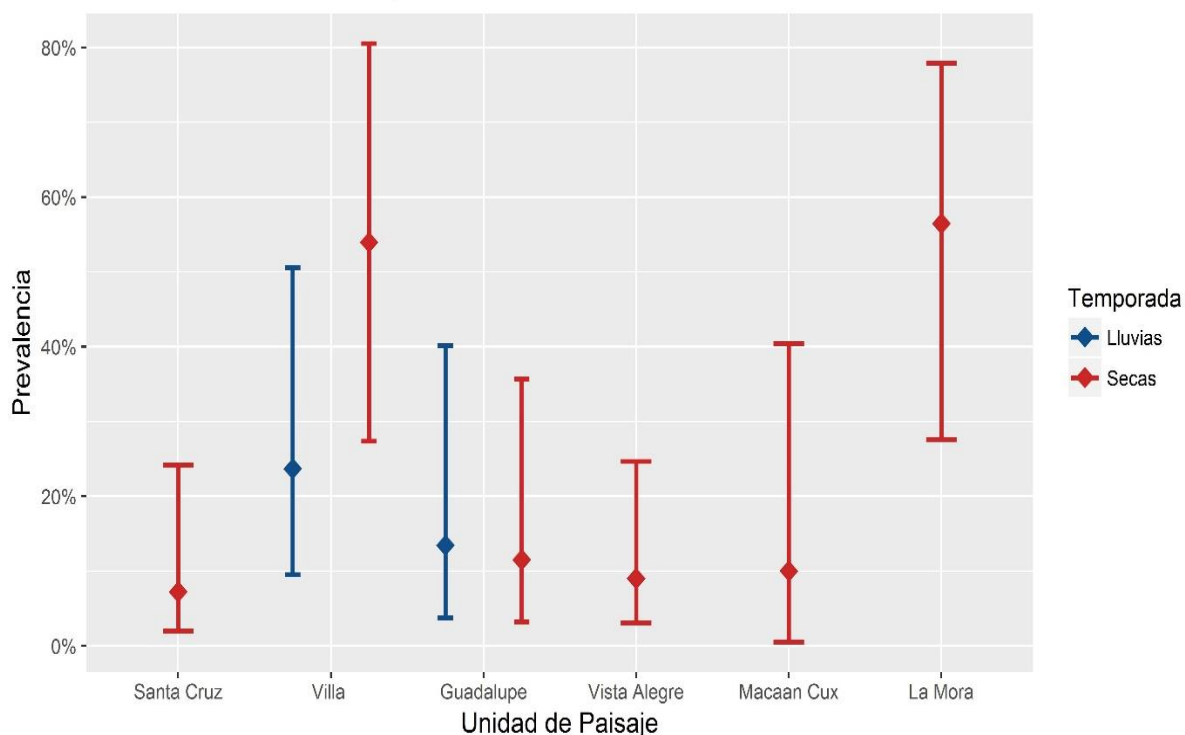


Figura 10. Prevalencias de las Unidades de Paisaje. Las líneas verticales indican los intervalos de confianza (95%).

Únicamente 2 UPs presentaron prevalencia en ambas temporadas. En Villa se vio una variación de la prevalencia de 23.68% en lluvias al 56.44% en secas, es decir una variación de un 30% entre temporadas, mientras que Guadalupe tuvo una variación de 13.46% en lluvias a 11.50% en secas (variación del 2.31%), por lo que se observa una prevalencia mayor durante la temporada de lluvias.

La prevalencia entre las diferentes especies encontradas durante este estudio fue variable. De las 11 especies encontradas, 7 presentaron individuos positivos (Figura 11). La especie *Sigmodon hispidus* presentó la prevalencia más alta de 30.34%. Le

siguen la especie *Rattus rattus* con 21.21%, *Oryzomys couesi* con un 15%, *Oligoryzomys fulvescens* con 12.20%, *Heteromys gaumeri* con 10%, y finalmente, obteniendo las prevalencias más bajas, están las especies del género *Peromyscus*, *P. leucopus* y *P. yucatanicus* con 8.48 y 7.23, respectivamente.

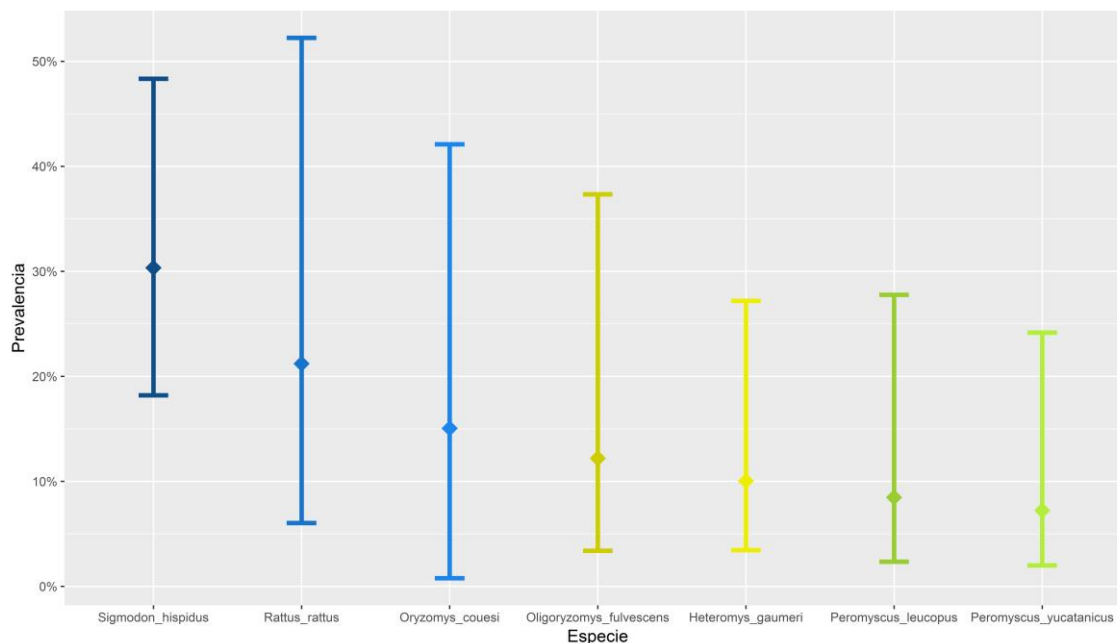


Figura 11. Prevalencias globales registradas por especie de roedor. Las líneas verticales indican los intervalos de confianza (95%).

Cuadro 5. Lista de ejemplares positivos a anticuerpos contra hantavirus.

Temporada	UP	ID	Especie	Sexo	Edad
Secas	La Mora	FM2	<i>Heteromys gaumeri</i>	M	A
Secas	La Mora	FM6	<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	M	A
Secas	La Mora	FM7	<i>Peromyscus yucatanicus</i>	M	A
Secas	La Mora	FM4	<i>Sigmodon hispidus</i>	M	J
Secas	La Mora	FM8	<i>Sigmodon hispidus</i>	H	A
Secas	Guadalupe	G23	<i>Peromyscus leucopus</i>	H	A
Secas	Guadalupe	G25	<i>Peromyscus leucopus</i>	M	J
Lluvias	Guadalupe	2G13	<i>Peromyscus yucatanicus</i>	M	A
Lluvias	Guadalupe	2G18	<i>Rattus rattus</i>	M	A
Secas	Macaan Cux	MC9	<i>Sigmodon hispidus</i>	M	J
Secas	Santa Cruz	SC3	<i>Sigmodon hispidus</i>	H	J
Secas	Santa Cruz	SC44	<i>Sigmodon hispidus</i>	M	A
Secas	Villa	VH2	<i>Heteromys gaumeri</i>	H	J

Secas	Villa	VH3	<i>Heteromys gaumeri</i>	M	J
Secas	Villa	VH7	<i>Oligoryzomys fulvescens</i>	M	A
Secas	Villa	VH9	<i>Rattus rattus</i>	M	A
Secas	Villa	VH8	<i>Sigmodon hispidus</i>	H	J
Secas	Villa	VH12	<i>Sigmodon hispidus</i>	M	J
Lluvias	Villa	2VH2	<i>Sigmodon hispidus</i>	M	A
Lluvias	Villa	2VH7	<i>Sigmodon hispidus</i>	M	J
Lluvias	Villa	2VH9	<i>Sigmodon hispidus</i>	H	A
Lluvias	Villa	2VH10	<i>Sigmodon hispidus</i>	M	A
Secas	Vista Alegre	VA59	<i>Oryzomys couesi</i>	H	A
Secas	Vista Alegre	VA50	<i>Sigmodon hispidus</i>	M	A
Secas	Vista Alegre	VA58	<i>Sigmodon hispidus</i>	M	A

Análisis Estadísticos

Correlación del Paisaje y la Diversidad de Roedores

Los valores resultantes de la correlación entre el paisaje y la diversidad de roedores no se pudo encontrar correlación debido que ninguna fue estadísticamente significativa (Cuadro 6).

Cuadro 6. Resultados de análisis de correlación del paisaje y la diversidad de roedores.

Correlación	ρ	p
D-IC	-0.08467	0.738
D-IH	0.295302	0.234
PD-IC	0.080537	0.751
PD-IH	0.470831	0.057

ANCOVAS

En las comparaciones realizada entre las UPs en la temporada de secas (Cuadro 7) solo se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre Boochen-Guadalupe, Boochen-Santa Cruz, y Guadalupe-Macaan Cux.

Cuadro 7. Matriz de valores obtenidos por ANCOVAS entre unidades de paisaje en temporada de secas.

SECAS	Boochen	Buenos Aires	Guadalupe	La Rosita	Macaan Cux	Santa Cruz	Villa la Herradura
Boochen							
Buenos Aires	$F_{1,6}=0.8057$ $P=0.43554$						
Guadalupe	$F_{1,8}=12.072$ $P=0.017763$	$F_{1,5}=1.8698$ $P=0.30489$					
Rosita	$F_{1,6}=0.8369$ $P=0.42774$	$F_{1,3}=0.1384$ $P=0.7098$	$F_{1,5}=0.0108$ $P=0.92655$				
Macaan Cux	$F_{1,9}=1.0059$ $P=0.3546$	$F_{1,6}=2.7061$ $P=0.198514$	$F_{1,8}=10.537$ $P=0.022796$	$F_{1,6}=1.0437$ $P=0.38215$			
Santa Cruz	$F_{1,10}=4.9122$ $P=0.062211$	$F_{1,7}=0.335$ $P=0.593738$	$F_{1,9}=0.7885$ $P=0.4087$	$F_{1,7}=0.0376$ $P=0.85567$	$F_{1,10}=4.0958$ $P=0.08266$		
Villa La Herradura	$F_{1,8}=0.0750$ $P=0.795099$	$F_{1,5}=0.1791$ $P=0.7133$	$F_{1,7}=2.6965$ $P=0.175913$	$F_{1,5}=0.1035$ $P=0.7782$	$F_{1,8}=0.0393$ $P=0.850578$	$F_{1,9}=2.6663$ $P=0.153610$	

F: Valor de F de Fisher , P: Valor de significancia

En la temporada de lluvias (Cuadro 8) se encontraron diferencias significativas ($p < 0.5$) para todas las comparaciones con la UP Buenos Aires, exceptuando a Buenos Aires-La Rosita.

Las comparaciones de las comunidades de roedores entre las dos temporadas de una misma UP se muestran en el Cuadro 9. Únicamente se encontraron diferencias significativas en Guadalupe, Macaan Cux y Santa Cruz.

Cuadro 8. Matriz de valores obtenidos por ANCOVAS entre unidades de paisaje en temporadas de lluvias.

LLUVIAS	Boochen	Buenos Aires	Guadalupe	La Rosita	Macaan Cux	Santa Cruz	Villa la Herradura
Boochen							
Buenos Aires	F_{1,7}=21.473 P= 0.009778						
Guadalupe	F _{1,11} =0.9417 P=0.36026	F_{1,9}=10.001 P=0.01950					
Rosita	F _{1,7} =2.1810 P=0.213778	F _{1,5} =1.1499 P=0.39580	F _{1,9} =0.6328 P= .4566532				
Macaan Cux	F _{1,7} =1.6906 P=0.263375	F_{1,5}=22.7157 P=0.04131	F _{1,9} =2.3743 P=0.174278	F _{1,5} =3.4903 P=0.20268			
Santa Cruz	F _{1,9} =1.735 P=0.235839	F_{1,7}=27.998 P= 0.006123	F_{1,11}=3.6847 P=0.091178	F _{1,7} =4.3308 P=0.1059	F _{1,7} =0.0192 P=0.896421		
Villa La Herradura	F _{1,11} =1.4852 P= 0.257672	F_{1,9}=12.783 P=0.01171	F _{1,13} =0.0156 P=0.90312	F _{1,9} = 0.7392 P=0.42292	F _{1,9} = 3.4686 P= 0.1118	F_{1,11}= 5.1931 P=0.05217	

F: Valor de F de Fisher , P: Valor de significancia

Cuadro 9. Matriz de valores obtenidos por ANCOVAS de comparación de la unidad de paisaje entre temporadas.

S \ II	Boochen	Buenos Aires	Guadalupe	La Rosita	Macaan Cux	Santa Cruz	Villa la Herradura
Boochen	F _{1,9} =0.3465 P=0.5775479						
Buenos Aires		F _{1,4} =2.7712 P=0.34437					
Guadalupe			F_{1,10}=8.7456 P=0.021186				
Rosita				F _{1,4} =0.0065 P=0.9489			
Macaan Cux					F_{1,7}=11.563 P=0.027265		
Santa Cruz						F_{1,10}=6.4598 P=0.038573	
Villa La Herradura							F _{1,10} =0.0043 P=0.9498

F: Valor de F de Fisher , P: Valor de significancia

Modelo Lineal Generalizado

Las variables que explicaron de mejor manera la respuesta de la seroprevalencia de hantavirus fueron la diversidad taxonómica (D), la diversidad filogenética (PD), el índice de conservación del paisaje (IC), el índice de heterogeneidad (DP), la temporada (TEMP) y la abundancia relativa acumulada de especies reservorias (ABRES). Por lo que se especificó el modelo de la siguiente manera:

$$\text{Modelo: (POS, NEG)} \sim D + PD + IC + DP + TEMP + ABRES$$

El modelo resultante tuvo una Pseudo-R² de 0.633, es decir que está explicando la variabilidad de la respuesta en un 63.3%, y el valor obtenido del Criterio de información de Aikake (AIC) fue de 55.714. Los valores de las variables explicativas obtenidos, así como su valor de significancia (p) se observan en el Cuadro 10. De las variables de diversidad de roedores, únicamente la variable PD fue estadísticamente significativa ($p < 0.05$) mostrando una relación con la seroprevalencia ligeramente positiva. La variable diversidad taxonómica no fue significativa, sin embargo, la relación que mostraba con la variable de respuesta era negativa. En cuanto a los índices de paisaje, solo el IC mostró significancia estadística ($p < 0.05$) con una relación ligeramente positiva. Se observó que la abundancia relativa de los reservorios tuvo una relación positiva con la variable respuesta, con significancia estadística ($p < 0.05$).

Cuadro 10. Resultados del Modelo Lineal Generalizado

Variables Explicativas	Valor Estimado	P	PseudoR²	AIC
D	-0.91839	0.065144	0.633	55.714
PD	0.05181	0.005676		
IC	0.05181	0.000174		
DP	0.27666	0.748130		
TEMP	0.43580	0.607538		
ABRES	0.08982	0.000335		

p: Nivel de Significancia, AIC: Criterio de Información de Aikake

DISCUSIÓN

El objetivo general del presente estudio es conocer la relación del paisaje sobre la diversidad de roedores y la seroprevalencia de hantavirus, particularmente de la región del este de Yucatán. La inclusión del GLM fue una aproximación buena que permitió ver esta relación existente entre dichas variables, resaltando que las únicas variables que se encontraron estadísticamente significativas fueron el índice de conservación del paisaje (IC), la diversidad filogenética (PD) y la abundancia de especies reservorias (ABRES) las cuales mostraron una relación positiva con la seroprevalencia de hantavirus.

El IC mostró una relación ligeramente positiva con la seroprevalencia, lo que sugiere que en paisajes más conservados se encontraría mayores seroprevalencias de hantavirus. Lo anterior contrasta con estudios que han encontrado que paisajes con mayor perturbación presentan mayor seroprevalencia (Goodin et al., 2006; Langlois et al., 2001; Rubio et al., 2014a; Suzán et al., 2008). No obstante, es importante recalcar que todas las UP que figuraron en el presente estudio correspondían a ranchos ganaderos, cuyo paisaje estaba compuesto por varios tipos de coberturas. Al no incluir UP de paisaje conservado, la relación arrojada por el glm puede no reflejar la relación verdadera. Una explicación probable es que las UP con valores más altos de IC, al tener mayor abundancia de coberturas de mejor grado de conservación albergan mayor cantidad de roedores (en cuanto a número de especies o densidad) y por consiguiente aumenta la probabilidad de presentar una seroprevalencia mayor. Lo anterior concuerda con los resultados del estudio hecho por Langlois et al. en 2001, donde observaron que los roedores abandonan o transitan por parches de hábitat malo en búsqueda de hábitat bueno, concentrándose en estos, lo que aumenta la densidad poblaciones llevando al aumento de la transmisión de hantavirus.

Por otra parte, es importante resaltar que la PD también mostró una relación positiva leve con significancia estadística. No así, la variable D, que midió la diversidad taxonómica, pues mostró una fuerte relación negativa con la seroprevalencia, pero no fue significativa. Este contraste entre en la relación que muestran las diferentes

variables de diversidad es un ejemplo de la importancia de incluir medidas de los diferentes niveles de la diversidad en los estudios de las enfermedades infecciosas. Si solo se hubiese incluido la diversidad taxonómica (correspondiente a la variable D y calculada, en este estudio con el índice de Shannon y Número efectivo de especies), se habría concluido que se apoyaba la teoría del efecto de dilución (Schmidt and Ostfeld, 2001). Al incluir la PD se observa lo contrario: a mayor diversidad filogenética aumenta la probabilidad de una mayor seroprevalencia. Como consecuencia de la modificación del paisaje, se podría tener más especies de roedores conviviendo en los mismos espacios, resultando quizás en el aumento de la probabilidad de que los hantavirus puedan saltar de hospederos, es decir, que se transmitan entre especies de hospederos (Holmes and Zhang, 2015) y por lo tanto un aumento en la seroprevalencia.

La variable restante que mostró significancia fue la ABRES, por lo que según el modelo a mayor abundancia reservorios se aumentaría la probabilidad de tener individuos seropositivos a hantavirus. Las abundancias de los roedores reservorios pueden verse influenciadas por una variedad de factores, desde climatológicos hasta antropogénicos (Mills et al., 2010), pero varios estudios han identificado que la composición y la estructura de las comunidades de roedores es un factor importante que influye en la dinámica de los hantavirus, por lo que el aumento en la abundancia de los roedores reservorios deriva en un aumento en la seroprevalencia (Bagamian et al., 2012; Blasdell et al., 2011; Castro-Arellano et al., 2009; Clay et al., 2009; M. Denise Dearing and Disney, 2010; Disney and Ruedas, 2009; Suzán et al., 2009). En el estudio experimental realizado por Suzán et al. en 2009 se vio que el aumento de las abundancias relativas de roedores reservorios de hantavirus, después de la remoción de especies no reservorias de las comunidades, incrementó las tasas de transmisión y por lo tanto la seroprevalencia de hantavirus.

En este estudio se encontraron animales positivos a la detección de anticuerpos contra hantavirus en 6 sitios de los 17 muestreados en total. Hasta nuestro conocimiento, este es el primer registro documentado de la ocurrencia de anticuerpos contra hantavirus en roedores del noreste del estado de Yucatán. Este

hallazgo contrasta con los resultados del estudio realizado en este mismo estado por Vado-Solís et al. (2003) en el cual no se encontraron roedores positivos. Sin embargo, varios estudios realizados en otros estados del país han identificado roedores seropositivos a hantavirus (Arellano et al., 2012; Castro-Arellano et al., 2009; Chu et al., 2008; Hjelle et al., 1995; Kariwa et al., 2012; Mantooth et al., 2001; Milazzo et al., 2012; Rubio et al., 2015; Saasa et al., 2012; Suzán et al., 2001; Viguera, 2014). Con la adición de este estudio a esta lista, actualmente son 19 los estados de México donde los hantavirus están presentes en las poblaciones de roedores.

Adicionalmente, el presente estudio es el primero en el que se detectaron individuos seropositivos a hantavirus de las especies de roedores *Heteromys gaumeri* y *Peromyscus yucatanicus*, lo que no se había encontrado en anteriores estudios, como por ejemplo en el realizado por Vado-Solís et al. en 2003 también en el estado de Yucatán. En dicho estudio se realizó el muestreo en zonas de actividades pecuarias, como ranchos ganaderos y granjas porcícolas, cercanas a poblaciones rurales en 9 municipios del estado, incluyendo Tizimin, y mencionan que la especie que capturaron con mayor abundancia fue *P. yucatanicus*, pero no identificaron individuos seropositivos.

Por otro lado, a pesar de que no se detectaron individuos seropositivos de la especie *Reithrodontomys gracilis* en este estudio, sí se ha identificado a algunos genotipos de hantavirus en otras especies de roedores de este género, como *R. megalotis* y *R. sumichrasti* (Hjelle et al., 1995; Saasa et al., 2012), imposibilitando descartar que esta especie sea susceptible al virus. A pesar de la creencia común de que cada hantavirus tiene un hospedero particular, lo que es sugerente de procesos de co-evolución, se ha considerado también que la ocurrencia de anticuerpos en especies cercanas filogenéticamente o simpátricas (Esto es, especies diferentes que ocupan un mismo hábitat) puede explicarse debido a se está transmitiendo un mismo genotipo de hantavirus entre las especies diferentes (Holmes and Zhang, 2015; Mantooth et al., 2001).

Es importante señalar que en el presente estudio se realizó la detección de los hantavirus únicamente por medio de serología para SNV. Sin embargo, debido a que se presenta reactividad cruzada entre genotipos de hantavirus en las pruebas serológicas (Schountz et al., 2007; Vaheri et al., 2008), no fue posible determinar la identidad del hantavirus presente en la zona donde se realizó el estudio. Futuros estudios para la identificación de los hantavirus presentes en la zona ganadera de Yucatán son necesarios.

Al hacer una comparación de las seroprevalencias registradas entre temporadas, resultó evidente que en la temporada de secas se presentaron más sitios con seroprevalencia, si bien el número de UP muestreadas no fue el mismo en entre temporadas. Solo dos de las seis UP en total que presentaron seroprevalencia la presentaron en ambas temporadas. Se ha visto que la dinámica de los hantavirus en las poblaciones de sus hospederos es afectada por factores climatológicos, como lo es la temporada (Bagamian et al., 2012; Forbes et al., 2018; Mills et al., 2010). En este estudio la temporada de secas corresponde a los meses de marzo a julio (primavera-verano). Los encontrado por Dearing et al., en 2009 en su estudio sobre la seroprevalencia de Sin Nombre Virus en *P. maniculatus* sostiene que las infecciones por hantavirus pueden depender de la temporada, pues al igual que en el presente estudio, los autores encontraron una mayor cantidad de individuos seropositivos en la temporada de primavera-verano.

La presentación de mayores seroprevalencias durante la temporada de secas comúnmente se vincula con la época de reproducción. Es durante esta época que se aumenta la tasa de contactos, sea entre individuos de la misma especie o entre individuos de diferentes especies (Glass et al., 1988; Mills, 2005) resultado de cambios en el comportamiento, como el aumento de la agresividad en machos propiciando un aumento en la transmisión, o de los procesos fisiológicos necesarios para la reproducción, que pueden volver más susceptibles a los hospederos. (Bagamian et al., 2012). Esto es por el efecto inmunodepresor dado por las hormonas esteroides sexuales y/o debido al costo metabólico de la reproducción en los individuos (Dearing et al., 2009; Mills, 2005). En el presente estudio, algunas

hembras capturadas durante la temporada de secas fueron identificadas como preñadas o en lactación, lo que secunda la idea que las mayores seroprevalencias encontradas en esta temporada se debieron a lo anterior. No obstante, vale la pena mencionar que en algunos otros estudios también se ha observado que el aumento de la precipitación, que marca la temporada de lluvias, puede tener también un efecto positivo en la prevalencia, al aumentar la disponibilidad de recursos, lo que y favorece el incremento de la abundancia de las poblaciones de reservorios (Mills, 2005).

Con respecto a la seroprevalencia y el paisaje, cabe destacar que cinco de los sitios que mostraron seroprevalencia (Villa, Guadalupe, Vista Alegre, Macaan-Cux y La Mora) pertenecían al grupo de sitios con menores valores en los índices de paisaje, sin embargo, el sitio restante fue Santa Cruz, considerado con base en la caracterización de su paisaje como la UP con el mayor grado de conservación.

En la península de Yucatán se tiene el registro histórico de 13 especies de roedores pertenecientes a las familias Heteromyidae y Cricetidae, y de dos especies introducidas de la familia Muridae, *Rattus rattus* y *Mus musculus* (Zaragoza-Quintana et al., 2016). Las especies *Peromyscus yucatanicus* y *Heteromys gaumeri* se consideran endémicas de la provincia biogeográfica de la Península de Yucatán (Zaragoza-Quintana et al., 2016). Debido a que en el presente estudio se registraron 11 de las 14 (78.5%) especies reportadas para el estado de Yucatán, podemos considerar que sus resultados son representativos de lo que ocurre en las comunidades de roedores de la región.

Resulta interesante que las UP que albergaron comunidades de roedores más diversas fuesen las que presentaron altos niveles de seroprevalencia de hantavirus, sin embargo, es importante conocer la identidad o el rol de las especies en la ecología de los hantavirus. Se encontró que dichas comunidades están compuestas en su mayoría por especies hospederas de hantavirus. Se ha confirmado que los hantavirus se transmiten de manera horizontal dependiendo de las densidades de las poblaciones de sus hospederos (Mills et al 1999), por lo que la alta abundancia de especies reservorias en algunos ranchos podría explicar la seroprevalencia

observada. Esta situación se repite prácticamente en todos los sitios muestreados ya que sus comunidades muestran desde 1 hasta 5 especies reservorias. El efecto de dilución, que se ha asociado a patógenos de transmisión directa como el hantavirus (Suzán et al., 2009), sugiere que en sitios con alta diversidad se reduce la transmisión de los patógenos (Schmidt and Ostfeld, 2001). Blasdell et al., en 2011 encontraron que sitios con menor riqueza específica de roedores presentaron mayor seroprevalencia, lo que apoya el efecto de dilución contrario a lo que se observó en este estudio. Aunque las comunidades fueron diversas, se encontró una alta presencia de especies reservorias de hantavirus que además tendieron a ser las dominantes.

Las curvas de rango-abundancia permitieron observar la composición y estructura de las comunidades de roedores pertenecientes a cada una de las UP. Es así como se logró ver qué en las comunidades, con pocas excepciones, presentaban especies reservorias de los hantavirus. La presencia de estas especies puede estar explicada por las características del paisaje, ya que cada especie suele tener sus preferencias de hábitat. Por ejemplo, la presencia de *M. musculus* se encuentra generalmente asociada a sitios con cultivos, pastizales o cerca de asentamientos humanos (Cimé-Pool 2006) y *P. yucatanicus* puede considerarse una especie de rápida adaptación a los cambios de su hábitat (Panti-May et al. 2012). En contraste, *S. hispidus* está asociada a sitios con coberturas herbáceas densas (Cimé-pool et al., 2007). Sin olvidar que se ha observado que la fragmentación del hábitat incrementa la abundancia de especies reservorias, especialmente en ambientes tropicales asociados a actividades agropecuarias (Daily et al., 2014; M.D. Dearing and Disney, 2010). Por ejemplo, Cimé-Pool et al. (2007; 2010) encontraron altas abundancias de *P. yucatanicus* y de *H. gaumeri* al realizar un estudio en agrosistemas de Yucatán

Además, el explorar las curvas de cada UP por temporada, permitió observar cambios en la composición y estructura de las comunidades. De particular interés son los cambios en las especies dominantes y en su abundancia, que pueden ser resultado de la disponibilidad de recursos en cada temporada. Por ejemplo, la alta

abundancia *P. yucatanicus* que se observó en algunas UP en la temporada de secas, ha sido relacionada con el incremento en la producción de semillas de leguminosas, su principal fuente de alimento (Cimé-pool et al., 2007). Mientras que se han observado mayores abundancias de *H. gaumeri* en la época de lluvias gracias al aumento en la disponibilidad de su alimento, principalmente frutas y granos en esta temporada (Cimé-pool et al., 2007). En la temporada de secas, 14 de las 17 comunidades de roedores tenían la presencia de especies de roedores reservorios de hantavirus. Resulta importante notar que en 10 de estas comunidades las especies dominantes fueron *H. gaumeri*, *P. yucatanicus*, *S. hispidus*, *M. musculus* y *P. leucopus*, siendo estas últimas 3 consideradas especies reservorias de hantavirus. En comparación, en la temporada de lluvias 6 de las 7 comunidades presentaron especies reservorias, aunque solo en una comunidad se registró la dominancia de *S. hispidus* el resto de las comunidades estuvieron dominadas en su mayoría por *H. gaumeri*. Es interesante como con el cambio de temporada de secas a lluvias la especie que se vuelve dominante es *H. gaumeri*.

De particular interés es que en las comunidades de roedores de las UP se observara la presencia de algunas especies con bajas abundancias, las cuales se pueden considerar como especies raras, como el caso de *O. phyllotis* (y en algunos sitios de *P. yucatanicus*). Estas abundancias se podrían explicar debido al tipo de muestreo, ya que se sólo se colocaron trampas a nivel del suelo, disminuyendo la probabilidad de capturar especies de hábitos arborícolas y semi-arborícolas (Zaragoza-Quintana et al., 2016). Para lograr encontrar una mejor representación de las comunidades de roedores de Yucatán sería indicado diseñar el muestreo para la captura de las especies por sus diferentes hábitos, pues sus abundancias podrían ser subestimadas.

Con respecto, a la relación entre la diversidad de las comunidades de roedores y el paisaje se encontró lo siguiente: Por un lado, tras la realización de las comparaciones de las comunidades de las UP por medio de los ANCOVAS, no fue posible la identificación de la existencia de algún patrón. Al comparar las comunidades, se esperaba que encontrar diferencias significativas entre las

comunidades de sitios que obtuvieron altos valores en sus índices de paisaje contra sitios con bajos valores de estos. Sin embargo, ya fuera en la comparación de las UP en una temporada específica, o de las temporadas de una UP, no se pudo adjudicar a algo factor en específico la existencia de diferencias cuando en efecto las hubo. Por otro lado, resulta peculiar que hubo UP con altos valores de diversidad taxonómica y filogenética cuyos paisajes obtuvieron valores medios o bajos en cuanto al índice de conservación y el de heterogeneidad, como por ejemplo La Ceiba y Vista Alegre. Esto concuerda con lo reportado por Cimé-pool et al. en 2007, estudio en el cual al comparar la diversidad entre dos agrosistemas en el norte de Yucatán, encontraron que el pastizal fue el que presentó mayor diversidad taxonómica. De igual manera, otro estudio realizado por Cimé-pool et al. en 2010 en el que se compararon sitios con un gradiente en de perturbación, también se encontró que el sitio con mayor riqueza específica y diversidad fue el pastizal hipotetizando que se debió al incremento de la heterogeneidad del paisaje.

Existieron casos en los que las UP que presentaron alta heterogeneidad del paisaje también presentaron, como El Chaparral, tuvieron comunidades diversas. Fahrig et al. (2011) mencionan que una alta diversidad en sitios que presentan una alta heterogeneidad de paisaje se explica porque estos sitios tienen complementación del paisaje, esto es que presenten diferentes coberturas que en ocasiones le sean útiles a las especies. Dicha complementación permite tal vez la persistencia de las metacomunidades de roedores, aparentando un incremento en la biodiversidad.

En general, al analizar las diversidades obtenidas para cada UP, no se observa que tengan correlación con sus valores obtenidos de los índices de paisaje (D-IC: $\rho = -0.085$, $p = 0.74$; D-DP: $\rho = 0.29$, $p = 0.23$; PD-IC: $\rho = 0.080$, $p = 0.75$; PD-DP: $\rho = 0.47$, $p = 0.05$). Lo esperado era que los sitios con mejores valoraciones de paisaje fuesen aquellos que presentaran las comunidades más diversas. Se observaron sitios con valores bajos del índice de conservación y/o con alta heterogeneidad, pero en ocasiones tenían valores altos de diversidad, por lo que podemos decir que en el presente estudio no se pudo detectar que el paisaje se encuentre determinando la composición de las comunidades de roedores

Parece ser que en el presente estudio no se pudo encontrar una relación clara entre la diversidad y el paisaje ya que los resultados sugieren que el paisaje a esta escala no está determinando la diversidad de las comunidades de roedores. Lo anterior se piensa que puede ser consecuencia de dos aspectos de la metodología del presente trabajo: Primero, que la escala en la que se trabajó no fue la adecuada pues al trabajar a nivel de UP, es decir una escala local o una escala fina, los resultados obtenidos de cada una pueden no ser suficientes para poder hacer inferencias sobre la relación paisaje-diversidad de roedores. En otras investigaciones, como las realizados por Langlois et al. (2001), Goodin et al. (2006) y Ribeiro Prist et al. (2016), una escala regional o más gruesa para la caracterización del paisaje sí permitió encontrar vínculo significativos entre paisaje y diversidad. En suma, la escala del estudio debe de concordar con la escala en la que se desarrolle el proceso que nos interesa, es decir una escala regional que considere a la matriz adyacente (Cale and Hobbs, 1994), de otra manera puede no encontrarse un patrón o relación entre el fenómeno de interés y el paisaje (Li and Wu, 2004). Luego, las métricas para el paisaje utilizadas pudieron no ser suficientes para realizar una buena caracterización del paisaje de las UP. Únicamente se tomaron en cuenta los tipos y proporciones de coberturas, así como su grado de conservación dentro de los límites de las UP, estableciéndolas como sitios aislados. Sin embargo, se debe recordar que los roedores no son especies inmóviles por lo que sería recomendable en futuros estudios tomar en cuenta los componentes que rodean las unidades de paisaje, ya que podrían ser estos los que influyan en la presencia y abundancia de las especies de roedores. La inclusión de otras características del paisaje de los sitios de muestreo, tales como la heterogeneidad espacial, número de parches, tamaño de parches, distancia entre parches, entre muchos otros, podría brindar más información para poder identificar mejor la relación del paisaje con la diversidad de roedores (Cale and Hobbs, 1994).

Lafferty y Wood (2013) sugieren que la diversidad como único amortiguador de las enfermedades no es un fenómeno universal, y que rara vez es el único factor local. De ahí que la ecología de los hantavirus puede verse afectada con la perturbación del paisaje, pues por un lado, la invasión de los hábitats de estos hospederos por

actividades antrópicas aumenta la tasa de contacto humano-roedor favoreciendo así la transmisión del virus y el aumento de casos de la enfermedad en los humanos (Bordes et al., 2015). Por otro lado, la modificación de los ecosistemas puede favorecer a las especies hospederas pues estas suelen ser especies generalistas que prosperan en ambientes perturbados, con lo que aumenta la prevalencia del virus y se incrementa la probabilidad de que cualquier contacto humano-roedor resulte en infección con el virus (Panti-May et al., 2012). En apoyo a lo dicho por Lafferty y Wood, Langlois et al. (2001) encontraron que la composición del paisaje tenía un efecto más fuerte en la incidencia de hantavirus en *P. maniculatus* que otras variables como la dinámica de la población de roedores, la temporalidad o el genotipo viral.

CONCLUSIONES

Este es el primer estudio que identifica seroprevalencia de hantavirus en las comunidades de roedores de Yucatán, sumando actualmente 19 estados donde se han estudiado a los hantavirus en las poblaciones de roedores silvestres.

La inclusión de métricas de la diversidad de las comunidades de roedores a nivel taxonómico y filogenético permitió tener nuevas perspectivas para el estudio de los hantavirus en las poblaciones de roedores silvestres, particularmente porque mientras la diversidad taxonómica apoyaba (según los análisis estadísticos) el efecto de dilución se encontró que la diversidad filogenética decía lo contrario.

La exploración de las comunidades desde su composición y estructura (dominancia), permitió ver que conocer la identidad de las especies es importante para el estudio de enfermedades infecciosas, porque si bien se encontraron sitios con alta diversidad taxonómica y filogenética, sus comunidades estaban compuestas en gran mayoría por especies reservorias de hantavirus.

Futuros estudios que busquen identificar la relación entre el paisaje, la diversidad de roedores y los hantavirus deberán realizarse a diferentes escalas y con diferentes métricas para la medición para analizar la interacción entre estos tres factores.

Entender cómo se encuentran circulando los hantavirus en el estado de Yucatán es interesante debido al número reducido de especies de roedores que presenta, varias de las cuales son reservorias de estos virus. Continuar con el estudio de los hantavirus en México es muy importante para la generación de conocimiento sobre la ecología de estos virus y la prevención de las enfermedades que causan en los humanos.

BIBLIOGRAFÍA

- Abella-Medrano, C.A., Ibáñez-Bernal, S., MacGregor-Fors, I., Santiago-Alarcon, D., 2015. Spatiotemporal variation of mosquito diversity (Diptera: Culicidae) at places with different land-use types within a neotropical montane cloud forest matrix. *Parasites and Vectors* 8, 1–11. <https://doi.org/10.1186/s13071-015-1086-9>
- Allen, T., Murray, K.A., Zambrana-Torrel, C., Morse, S.S., Rondinini, C., Di Marco, M., Breit, N., Olival, K.J., Daszak, P., 2017. Global hotspots and correlates of emerging zoonotic diseases. *Nat. Commun.* 8, 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-00923-8>
- Arellano, E., Castro-arellano, I., Suzán, G., Gonzáles-Cózatl, F.X., Jiménez Morales, R., 2012. Antibody Seroprevalence to Hantaviruses in Rodents from Reserva De La Biosfera Sierra De Huautla , Morelos. *West. North Am. Nat.* 72, 105–109.
- Arriaga, E., Uribe, R., Pedraza, G., Mata, E., 2015. Métodos para la Identificación de Animales de Laboratorio.
- Arriero, E., Møller, A.P., 2008. Host ecology and life-history traits associated with blood parasite species richness in birds. *J. Evol. Biol.* 21, 1504–1513. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01613.x>
- Avsic-Zupanc, T., Saksida, A., Korva, M., 2016. Hantavirus infections. *Clin. Microbiol. Infect.* 1–11. <https://doi.org/10.1111/1469-0691.12291>
- Bagamian, K.H., Douglass, R.J., Alvarado, A., Kuenzi, A.J., Amman, B.R., Waller, L.A., Mills, J.N., 2012. Population Density and Seasonality Effects on Sin Nombre Virus Transmission in North American Deermice (*Peromyscus maniculatus*) in Outdoor Enclosures. *PLoS One* 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037254>
- Barragán, A., Loaiza, M.H., Flores, A., De la Garza, F., Alcocer, J.M., Fernández, I.,

2002. Hantavirus: un problema latente de salud pública en México. *Cienc. UANL V*, 197–203.
- Barrientos Medina, R., Leirana Alcocer, J., Navarro Alberto, J., 2016. Métodos Gráficos para la Exploración de Patrones de Diversidad en Ecología. *Bioagrobiencias* 9, 11–18.
- Barwell, L.J., Isaac, N.J.B., Kunin, W.E., 2015. Measuring β diversity with species abundance data. *J. Anim. Ecol.* 84, 1112–1122. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12362>
- Bininda-Emonds, O.R.P., 2004. Phylogenetic supertrees: Combining information to reveal the Tree of Life. *Comput. Biol.* 4, 550p.
- Blasdell, K., Cosson, J.F., Chaval, Y., Herbreteau, V., Douangboupha, B., Jittapalapong, S., Lundqvist, A., Hugot, J.P., Morand, S., Buchy, P., 2011. Rodent-borne hantaviruses in Cambodia, Lao PDR, and Thailand. *Ecohealth* 8, 432–443. <https://doi.org/10.1007/s10393-011-0725-7>
- Bordes, F., Blasdell, K., Morand, S., 2015. Transmission ecology of rodent-borne diseases: New frontiers. *Integr. Zool.* 10, 424–435. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12149>
- Cale, P.G., Hobbs, R.J., 1994. Landscape Heterogeneity indices: problems of scale and applicability, with particular reference to animal habitat description. *Pacific Conserv. Biol.* 1, 183–183. <https://doi.org/https://doi.org/10.1071/PC940183>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., A.Wardle, D., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Corrigendum: Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 489, 326–326. <https://doi.org/10.1038/nature11373>
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P.,

- Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity 0–9. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Castro-Arellano, I., Suzán, G., Flores León, R., Morales Jiménez, R., Lacher, T.E., 2009. Survey for Antibody to Hantaviruses in Tamaulipas, México. *J. Wildl. Dis.* 45, 207–212.
- Cautivo, K., Schountz, T., Acuña-Retamar, M., Ferrés, M., Torres-Pérez, F., 2014. Rapid Enzyme-Linked Immunosorbent Assay for the Detection of Hantavirus-Specific Antibodies in Divergent Small Mammals. *Viruses* 2028–2037. <https://doi.org/10.3390/v6052028>
- Ceballos, G., 2014. *Mammals of Mexico*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Charney, N., Record, S., 2012. *Vegetarian: Jost Diversity Measures for Community Data*. R package version 1.2.
- Chu, Y., Owen, R.D., Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M. de L., Jonsson, C.B., 2008. Genetic characterization and phylogeny of a hantavirus from Western Mexico. *Virus* 131, 180–188. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2007.09.007>
- Cimé-pool, J.A., Hernández-Betancourt, S.F., Barrientos, R.C., Castro-Luna, A.A., 2010. Diversidad de Pequeños Roedores en una Selva Caducifolia Espinosa Noreste de Yucatán, México. *Therya* 1, 23–39. <https://doi.org/10.12933/therya-10-2>
- Cimé-pool, J.A., Hernández-Betancourt, S.F., Chablé-santos, J.B., 2007. Comunidad de Pequeños Roedores en Dos Agroecosistemas del Estado de Yucatán, México. *Rev. Mex. Mastozoología* 11, 57–68.
- Clay, C.A., Lehmer, E.M., St. Jeor, S., Dearing, M.D., 2009. Sin Nombre Virus and

Rodent Species Diversity : A Test of the Dilution and Amplification Hypotheses. PLoS One 4. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006467>

Daily, G.C., Ceballos, G., Pacheco, J., Suzán, G., Sanchez-Azofeifa, A., 2014. Countryside Biogeography of Neotropical Mammals: Conservation Opportunities in Agricultural Landscapes of Costa Rica. *Conserv. Biol.* 17, 1814–1826. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00298.x>

Daszak, P., Cunningham, A.A., Hyatt, A., 2000. Emerging Infectious Diseases of Wildlife. Threats to Biodiversity and Human Health. *Science* (80-.). 287, 443–449. <https://doi.org/10.1126/science.287.5452.443>

Daszak, P., Cunningham, A.A., Hyatt, A.D., 2001. Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta Trop.* 78, 103–116. [https://doi.org/10.1016/S0001-706X\(00\)00179-0](https://doi.org/10.1016/S0001-706X(00)00179-0)

De la Garza Ortiz, F.L., 2003. Identificación de la Presencia del Virus Sin Nombre en Roedores Silvestres del Noreste de México (Hantavirus: Bunyaviridae). Universidad Autónoma de Nuevo León.

Dearing, M.D., Dizney, L., 2010. Ecology of hantaviruses in a changing world. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1195, 99–112.

Dearing, M.D., Dizney, L., 2010. Ecology of hantavirus in a changing world. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1195, 99–112. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05452.x>

Dearing, M.D., Previtali, M.A., Jones, J.D., Ely, P.W., Wood, B.A., 2009. Seasonal Variation in Sin Nombre Virus Infections in Deer Mice: Preliminary Results. *J. Wildl. Dis.* 45, 430–436.

Dizney, L.J., Ruedas, L.A., 2009. Increased Host Species Diversity and Decreased Prevalence of Sin Nombre Virus 15. <https://doi.org/10.3201/eid1507.081083>

Dusek, R., Popelkova, R., 2012. Theoretical view of the Shannon index in the

evaluation of landscape diversity. *AUC Geogr.* 47, 5–13.

Dušek, R., Popelková, R., 2017. Landscape diversity of the Czech Republic. *J. Maps* 13, 486–490. <https://doi.org/10.1080/17445647.2017.1329672>

Ellis, E.A., Romero-Montero, J.A., Hernández-Gómez, I.U., 2015. Evaluación y mapeo de los determinantes de la deforestación en la Península Yucatán, Alianza MexicoREDD+. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.4132.1682>

Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515.

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>

Faith, D.P., 1994. Phylogenetic Pattern and the Quantification of Organismal Biodiversity. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 345, 45–58. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0085>

Faith, D.P., 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biol. Conserv.* 61, 1–10. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)

Ferrés, M., Vial, P., Marco, C., Yañez, L., Godoy, P., Castillo, C., Hjelle, B., Delgado, I., Lee, S., Mertz, G.J., 2007. Prospective Evaluation of Household Contacts of Persons with Hantavirus Cardiopulmonary Syndrome in Chile. *J. Infect. Dis.* 195, 1563–1571. <https://doi.org/10.1086/516786>

Forbes, K.M., Sironen, T., Plyusnin, A., 2018. Hantavirus maintenance and transmission in reservoir host populations. *Curr. Opin. Virol.* 28, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2017.09.003>

Fountain-Jones, N.M., Pearse, W.D., Escobar, L.E., Alba-casals, A., Carver, S.,

- Davies, T.J., Kraberger, S., Vandegrift, K., Worsley-tonks, K., Craft, M.E., 2018. Towards an eco-phylogenetic framework for infectious disease ecology. *Biol. Rev.* 93, 950–970. <https://doi.org/10.1111/brv.12380>
- Galindo, F., Améndola, L., Avedaño, S., Ávila, R., Broom, D., Balmford, A., Maldonado, E.O.F., Finck, B., García, O., Gardener, T., Gómez, T., González-Rebeles, C., Ku Vera, J.C., López, L.I., Márquez, A.A., Martínez, M., Méndez, M., Méndez, D., Muñoz, C., Olea, R., Phalan, B., Piñeiro, Á.T., Quintero, J., Quintero, R., Aviles, L.R., Ramírez, A., Tapia, A.R., Sanginés García, L., Solorio Sánchez, F.J., Suzán, G., Williams, D.R., Zarza, H., 2013. Proyecto Ganadería y Ambiente (GANA): Nuevas Políticas Sobre el Uso del Suelo en México para un Balance entre Servicios Ambientales y Productividad Ganadera. Informe Final.
- Glass, G.E., Childs, J.E., Korch, G.W., Leduc, J., 1988. Association of Intraespecific Wounding with Natural Infection in Wild Rats (*Rattus norvegicus*). *Epidemiol. Infect.* 101, 459–472.
- González Padrón, S.K., 2014. Diversidad y abundancia de roedores reservorios de hantavirus en un gradiente de impacto antropoénico en México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Goodin, D.G., Koch, D.E., Owen, R.D., Chu, Y., Hutchinson, J.M.S., Jonsson, C.B., 2006. Land cover associated with hantavirus presence in Paraguay. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15, 519–527. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822x.2006.00244.x>
- Guo, W.P., Lin, X.D., Wang, W., Tian, J.H., Cong, M.L., Zhang, H.L., Wang, M.R., Zhou, R.H., Wang, J.B., Li, M.H., Xu, J., Holmes, E.C., Zhang, Y.Z., 2013. Phylogeny and Origins of Hantaviruses Harbored by Bats, Insectivores, and Rodents. *PLoS Pathog.* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003159>
- Guterres, A., Sampaio, E.R., 2018. Hantaviruses and a neglected environmental determinant. *One Heal.* 5, 27–33. <https://doi.org/10.1016/j.onehlt.2017.12.002>

- Hassell, J.M., Begon, M., Ward, M.J., Fèvre, E.M., 2017. Urbanization and Disease Emergence: Dynamics at the Wildlife–Livestock–Human Interface. *Trends Ecol. Evol.* 32, 55–67. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.09.012>
- Haydon, D.T., Cleaveland, S., Taylor, L.H., Laurenson, M.K., 2002. Identifying Reservoirs of Infection : A Conceptual and Practical Challenge. *Emerg. Infect. Dis.* 8, 1468–1473.
- Hjelle, B., Anderson, B., Torres-Martínez, N., Wanming, S., Gannon, W.L., Yates, T.L., 1995. Prevalence and Geographic Variation of Hantaviruses of New World Harvest Mice (*Reithrodontomys*): Identification of a Divergent Genotype from a Costa Rican *Reithrodontomys mexicanus*. *Virology* 2007, 452–459.
- Hjelle, B., Torres-Pérez, F., 2010. Hantaviruses in the Americas and their role as emerging pathogens. *Viruses* 2, 2559–2586. <https://doi.org/10.3390/v2122559>
- Holmes, E.C., Zhang, Y.Z., 2015. The evolution and emergence of hantaviruses. *Curr. Opin. Virol.* 10, 27–33. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2014.12.007>
- ICTV, 2017. Virus Taxonomy: 2016 Release [WWW Document]. *Taxon. Inf.* URL <https://talk.ictvonline.org/taxonomy/> (accessed 5.15.17).
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 2015. Anuario estadístico y geográfico de Yucatán. INEGI, México.
- Jones, K.E., Patel, N.G., Levy, M.A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J.L., Daszak, P., 2008. Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* 451, 990–993. <https://doi.org/10.1038/nature06536>
- Jonsson, C., Moraes Figueireido, L.T., Vapalahti, O., 2010. A Global Perspective on Hantavirus Ecology, Epidemiology, and Disease. *Clin. Microbiology Rev.* 23, 412–441. <https://doi.org/10.1128/CMR.00062-09>
- Jost, L., 2006. Entropy and diversity. *OIKOS* 113, 2.

- Kariwa, H., Yoshida, H., Sánchez-hernández, C., Romero-Almaraz, M. de L., Almazán-Catalán, J.A., Ramos, C., Miyashita, D., Seto, T., Takano, A., Totani, M., Murata, R., Saasa, N., Ishizuka, M., Sanada, T., Yoshii, K., Yoshimatsu, K., Arikawa, J., Takashima, I., 2012. Genetic diversity of hantaviruses in Mexico : Identification of three novel hantaviruses from Neotominae rodents. *Virus Res.* 163, 486–494. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2011.11.013>
- Keesing, F., Belden, L.K., Daszak, P., Dobson, A., Harvell, C.D., Holt, R.D., Hudson, P., Jolles, A., Jones, K.E., Mitchell, C.E., Myers, S.S., Bogich, T., Ostfeld, R.S., 2010. Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature* 468, 647–652. <https://doi.org/10.1038/nature09575>
- Keesing, F., Holt, R.D., Ostfeld, R.S., 2006. Effects of species diversity on disease risk. *Ecol. Lett.* 9, 485–498. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00885.x>
- Kembel, S.W., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., Cornwell, W.K., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Morlon, H., Webb, C.O., 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26, 1463–1464.
- Kindt, R., Coe, R., 2005. BiodiversityR: Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies.
- Lafferty, K.D., Wood, C.L., 2013. It's a myth that protection against disease is a strong and general service of biodiversity conservation: Response to Ostfeld and Keesing. *Trends Ecol. Evol.* 28, 503–504. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.06.012>
- Langlois, J.P., Fahrig, L., Merriam, G., Artsob, H., 2001. Landscape structure influences continental distribution of hantavirus in deer mice. *Landsc. Ecol.* 16, 255–266.
- Levi, T., Massey, Ai.L., Holt, R.D., Keesing, F., Ostfeld, R.S., Peres, C.A., 2016. Does biodiversity protect humans against infectious disease? Comment. *Ecology* 97, 536–542.

- Li, H., Wu, J., 2004. Use and misuse of landscape indices. *Landsc. Ecol.* 19, 389–399.
- Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: A multilayered relationship. *Trends Ecol. Evol.* 27, 19–25. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.08.006>
- Machado, A.M., de Figueiredo, G.G., Sabino dos Santos Jr, G., Figueiredo, L.T.M., 2009. Laboratory diagnosis of human hantavirus infection: novel insights and future potential. *Future Virol.* 4, 383–389. <https://doi.org/10.2217/fvl.09.15>
- Mackelprang, R., Dearing, M.D., St. Jeor, S., 2001. High Prevalence of Sin Nombre Virus in Rodent Populations, Central Utah: A Consequence of Human Disturbance? *Emerg. Infect. Dis.* 7, 480–482. <https://doi.org/10.3201/eid0703.010328>
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Magurran, A.E., McGill, B.J., 2011. *Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Mantooth, S.J., Milazzo, M.L., Bradley, R.D., Hice, C.L., Ceballos, G., Tesh, R.B., Fulhorst, C.F., 2001. Geographical distribution of rodent-associated hantaviruses in Texas. *J. Vector Ecol.* 26, 7–14.
- Martinez-Valdebenito, C., Calvo, M., Vial, C., Mansilla, R., Marco, C., Palma, R.E., Vial, P., Valdivieso, F., Mertz, G., Ferrés, M., 2014. Person-to-person Household and Nosocomial Transmission of Andes Hantavirus, Southern Chile, 2011. *Emerg. Infect. Dis.* 20, 1637–1644.
- McGarigal, K., Marks, B.J., 1994. *FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Quantifying Landscape Structure*, General Technical Reports. Portland, OR.
- Milazzo, M.L., Cajimat, M.N.B., Romo, H.E., Estrada-Franco, J.G., Ignacio Iñiguez-

- Dávalos, L., Bradley, R.D., Fulhorst, C.F., 2012. Geographic distribution of hantaviruses associated with neotomine and sigmodontine rodents, Mexico. *Emerg. Infect. Dis.* 18, 571–576. <https://doi.org/10.3201/eid1804.111028>
- Milholland, M.T., Castro-Arellano, I., Suzán, G., García-Peña, G.E., Lee Jr, T.E., Rohde, R.E., Aguirre, A.A., Mills, J.N., 2018. Global Diversity and Distribution of Hantaviruses and Their Hosts. *Ecohealth*. <https://doi.org/10.1007/s10393-017-1305-2>
- Mills, J., Amman, B., Glass, G., 2009. Ecology of Hantaviruses and their Hosts in North America. *Vector Borne Zoonotic Dis.* 9. <https://doi.org/10.1089/vbz2009.0018>
- Mills, J.N., 2005. Regulation of Rodent-Borne viruses in the natural host: implications for human disease. *Arch. Virol. Suppl* 19, 45–57.
- Mills, J.N., Amman, B.R., Glass, G.E., Florida, S., 2010. Ecology of Hantaviruses and Their Hosts in North America. *Vector-Borne Zoonotic Dis.* 10, 563–675.
- Mills, J.N., Childs, J.E., Control, D., 1998. *Ecologic Studies of Rodent Reservoirs : Their Relevance for Human Health* 4, 529–537.
- Mills, J.N., Childs, J.E., Ksiazek, T.G., Peters, C.J., Velleca, W.M., 1995. *Methods for trapping and sampling small mammals for Virologic Testing*. U.S. Department of health & human services, Public Health Service, Center for Disease Control and Prevention, Atlanta, Georgia.
- Moreno-Torres, K., Gual-Sill, F., Morales-Jiménez, A., Rubio, A. V., Ceballos, G., Suzán, G., 2014. Serological Survey Of Hantavirus In Rodents From Prairie Dog Ecosystems In Chihuahua, Mexico. *Southwest. Nat.* 59, 590–594.
- Moreno, C.E., 2001. *Manual de métodos para medir la biodiversidad*, M&T Manuales y Tesis SEA. GORFI, S.A., Zaragoza, España.

- Morse, S.S., 1995. Factors in the Emergence of Infectious Diseases. *Emerg. Infect. Dis.* 1, 7–15. <https://doi.org/https://dx.doi.org/10.3201/eid0101.950102>
- Murray, K.A., Daszak, P., 2013. Human ecology in pathogenic landscapes: Two hypotheses on how land use change drives viral emergence. *Curr. Opin. Virol.* 3, 79–83. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2013.01.006>
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Helene, W., Szoecs, E., 2017. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-4.
- Oksanen, J., Guillaume Blanchet, F. Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2017. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-3.
- Ortega-Álvarez, R., MacGregor-Fors, I., 2009. Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity, and composition. *Landsc. Urban Plan.* 90, 189–195. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.11.003>
- PAHO/WHO, 1998. *Hantavirus En Las Américas Guía Para El Diagnóstico, El Tratamiento, La Prevención Y El Control* 35.
- Panti-May, J.A., Hernández-Betancourt, S., Ruíz-Piña, H., Medina-Peralta, S., 2012. Abundance and population parameters of commensal rodents present in rural households in Yucatan, Mexico. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 66, 77–81. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2011.10.006>
- Patz, J.A., Daszak, P., Tabor, G.M., Aguirre, A.A., Pearl, M., Epstein, J., Wolfe, N.D., Kilpatrick, A.M., Foufopoulos, J., Molyneux, D., Bradley, D.J., Members of the Working Group on Land Use Change and Disease Emergence, 2004. *Unhealthy Landscapes: Policy Recommendations on Land Use Change and Infectious Disease Emergence*. *Environ. Health Perspect.* 112, 1092–1098.

- Patz, J.A., Olson, S.H., Uejio, C.K., Gibbs, H.K., 2008. Disease Emergence from Global Climate and Land Use Change. *Med. Clin. North Am.* 92, 1473–1491. <https://doi.org/10.1016/j.mcna.2008.07.007>
- Reid, F., 2009. *A Field Guide to the Mammals of Central America & Southeast Mexico.*, 2nd Ed. ed. Oxford University Press, New York, USA.
- Ribeiro Prist, P., Uriarte, M., Reverberi Tambosi, L., Prado, A., Pardini, R., D'Andrea, P.S., Metzger, J.P., 2016. Landscape, Environmental and Social Predictors of Hantavirus Risk in São Paulo, Brazil. *PLoS One* 11, 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163459>
- Rubio, A. V., 2015. Diversidad de roedores y su relación con la dinámica de agentes infecciosos y frecuencia de encuentros entre reservorios del noroeste de Chihuahua. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rubio, A. V., Ávila-Flores, R., Suzán, G., 2014a. Responses of Small Mammals to Habitat Fragmentation: Epidemiological Considerations for Rodent-Borne Hantaviruses in the Americas. *Ecohealth* 11, 526–533.
- Rubio, A. V., Suzán, G., Ávila-Flores, R., 2014b. Responses of Small Mammals to Habitat Fragmentation: Epidemiological Considerations for Rodent-Borne Hantaviruses in the Americas. *Ecohealth* 11, 526–533. <https://doi.org/10.1007/s10393-014-0944-9>
- Rubio, A. V., Viguera-galván, A.L., Schountz, T., Moreno-torres, K., List, R., Sarmiento-silva, R.E., Ávila-flores, R., Suzán, G., 2015. Abundance of hantavirus hosts in a landscape with black-tailed prairie dog colonies in northwestern Mexico. *Mamm. Biol.* 80, 491–495. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.06.004>
- Ruedas, L.A., Salazar-Bravo, J., Tinnin, D.S., Armien, B., Cáceres, L., García, A., Ávila Díaz, M., Gracia, F., Suzán, G., Peters, C.J., Yates, T.L., Mills, J.N., 2004. Community ecology of small mammal populations in Panamá following an

outbreak of Hantavirus pulmonary syndrome. *J. Vector Ecol.* 29.

Saasa, N., Sánchez-Hernández, C., de Lourdes Romero-Almaraz, M., Guerrero-Ibarra, E., Almazán-Catalán, A., Yoshida, H., Miyashita, D., Ishizuka, M., Sanada, T., Seto, T., Yoshii, K., Ramos, C., Yoshimatsu, K., Arikawa, J., Takashima, I., Kariwa, H., 2012. Ecology of hantaviruses in Mexico: Genetic identification of rodent host species and spillover infection. *Virus Res.* 168, 88–96. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2012.06.020>

SAGARPA, 2001. Norma Oficial Mexicana NOM-062-ZOO-1999, Especificaciones técnicas para la producción, cuidado y uso de los animales de laboratorio. Diario Oficial de la Nación.

Schlegel, M., Jacob, J., Krüger, D.H., Rang, A., Ulrich, R.G., 2013. Hantavirus Emergence in Rodents, Insectivores and Bats: What Comes Next?, *The Role of Animals in Emerging Viral Diseases*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-405191-1.00010-7>

Schmidt, K.A., Ostfeld, R.S., 2001. Biodiversity and The Dilution Effect in Disease Ecology. *Ecology* 82, 609–619. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0609:BATDEI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0609:BATDEI]2.0.CO;2)

Schountz, T., Calisher, C.H., Richens, T.R., Rich, A.A., Doty, J.B., Hughes, M.T., Beaty, B.J., 2007. Rapid Field Immunoassay for Detecting Antibody to Sin Nombre Virus in Deer Mice. *Emerg. Infect. Dis.* 13, 1604–1607.

Schultz, G.P., 2003. Structure and Diversity of the Forests at El Edén Ecological Reserve., in: Gómez-Pompa, A., Allen, M.F., Fedick, S.L., Jiménez-Osornio, J.J. (Eds.), *The Lowland Maya Area: The Millennia at the Human-Wildland Interface*. The Haworth Press, Albuquerque, USA, pp. 91–114.

Stevenson, M., Nunes, T., Heuer, C., Marshall, J., Sanchez, J., Thornton, R., Reiczigel, J., Robison-Cox, J., Sebastiani, Paola Solymos, P., Yoshida, K., Jones, G., Pirikahu, S., Firestone, S., Kyle, R., Popp, J., Jay, M., 2018. epiR:

Tools for the Analysis of Epidemiological Data.

- Suzán, G., Ceballos, G., Mills, J., Ksiazek, T.G., Yates, T., 2001. Serologic Evidence of Hantavirus Infection in Sigmodontine Rodents in Mexico. *J. Wildl. Dis.* 37, 391–393.
- Suzán, G., García-Peña, G.E., Castro-Arellano, I., Rico, O., Rubio, A. V., Tolsá, M. j., Roche, B., Hosseini, P.R., Rizzoli, A., Murray, K.A., Zambrana-Torrel, C., Vittecoq, M., Bailly, X., Aguirre, A.A., Daszak, P., Prieur-Richard, A.H., Mills, J.N., Guégan, J.-F., 2015. Metacommunity and phylogenetic structure determine wildlife and zoonotic infectious disease patterns in time and space. *Ecol. Evol.* 5, 865–873. <https://doi.org/10.1002/ece3.1404>
- Suzán, G., Marcé, E., Giermakowski, J.T., Armien, B., Pascale, J., Mills, J., Ceballos, G., Andres, G., Aguirre, A.A., Salazar-Bravo, J., Armien, A., Parmenter, R., Yates, T., 2008. The Effect of Habitat Fragmentation and Species Diversity Loss on Hantavirus Prevalence in Panama. *Anim. Biodiversity Emerg. Dis. Ann. New York Acad. Sci.* 1149, 80–83. <https://doi.org/10.1196/annals.1428.063>
- Suzán, G., Marce, E., Giermakowski, J.T., Mills, J.N., Ceballos, G., Ostfeld, R.S., Armien, B., Pascale, J.M., Yates, T.L., 2009. Experimental evidence for reduced rodent diversity causing increased hantavirus prevalence. *PLoS One* 4.
- Team, R.C., 2017. R: A language and environment for computing.
- Team, R., 2015. RStudio: Integrated Development for R.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - Ecosystem service management. *Ecol. Lett.* 8, 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Turner, M.G., Gardner, R.H., 2015. *Landscape Ecology in Theory and Practice*, 2nd ed. Springer, New York, USA.

- Vaheri, A., Vapalahti, O., Plyusnin, A., 2008. How to diagnose hantavirus infections and detect them in rodents and insectivores. *Rev. Med. Virol.* 18, 277–288. <https://doi.org/10.1002/rmv>
- Vallart, B., 2017. Zoonosis emergentes y reemergentes [WWW Document]. Editoriales. URL <http://www.oie.int/es/para-los-periodistas/editoriales/detalle/article/emerging-and-re-emerging-zoonoses/> (accessed 12.14.17).
- Vigueras, A.L., 2014. Relación entre la estructura de comunidades y la infección por hantavirus en dos escalas espaciales en roedores del noroeste de Chihuahua, México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zaragoza-Quintana, E.P., Pech-Canché, J.M., Sosa-Escalante, J.E., Hernández Betancourt, S.F., León-Paniagua, L.S., MacSwiney, M.C., 2016. Small rodents in the Yucatan Peninsula: knowledge and perspectives in 114 years of research. *Therya* 7, 299–314. <https://doi.org/10.12933/therya-16-367>

ANEXO

Anexo 1. Técnica inmunoensayo enzimático-ELISA indirecto.

1. Resuspensión de las muestras sanguíneas conservadas en tiras de papel filtro Nobuto en 500 μ l de PBS para la obtención del suero, una vez obtenido el suero se mantuvieron a -20°C .
2. Sensibilización de placas con antígeno positivo (SPR 569) a una dilución de 1:8000 (5ml de PBS 1X+ 0.6 μ l Ag+) y antígeno negativo SPR 568Ba una dilución de 1:5000 (5ml de PBS 1X + 1 μ l Ag -) se incubaron durante toda la noche en cámara húmeda a 4°C .
3. Lavado con buffer de lavado (PBS 1X+ Tween 20) 5 veces.
4. Adición de buffer de bloqueo 100 μ l por pozo (leche descremada al 5% y tween 20 al 0.5%), adición de sueros controles el positivo se colocó en el pozo 1^a a una dilución de 1:1600 (11 μ l) y el control negativo fue colocado en el pozo 1B a una dilución de 1:25 (33 μ l) los sueros a analizar también se colocaron a una dilución de 1:25 (33 μ l por pozo), posteriormente se incubaron en cámara húmeda a 37°C durante una hora.
5. Lavado con buffer de lavado, 5 veces.
6. Adición del conjugado a una dilución de 1:2500 (4 μ l α -*Peromyscus leucopus* + 4 μ l de α *Rattus norvegicus* + 10ml de buffer de bloqueo), posteriormente se incubaron en cámara húmeda a 37°C durante una hora.
7. Lavado con buffer de lavado, 5 veces.
8. Adición de 100 μ l del sustrato o revelador por pozo a una dilución 1:1 (5ml de ABTS + 5ML de H_2O_2), posteriormente se incubaron durante 30min a 37°C .
9. Lectura de la placa a 405nm.

Interpretación:

- Valor de corte: para calcular este valor los controles fueron probados a diferentes diluciones (1:100, 1:400, 1:1600 y 1:6400) posteriormente el promedio y la desviación estándar del valor de densidades ópticas de estos sueros controles fueron acumuladas y usadas para calcular un valor igual a la media más 3 desviaciones estándar, este valor obtenido

representa nuestro valor de corte para la positividad del ensayo, el valor calculado fue de 0.453nm.

- Para cada suero corrido consistió en restar el valor de la densidad óptica del panel de Ag- al valor de la densidad óptica del panel del Ag- para dar un ajuste neto del valor de DO para cada suero analizado.
- El ajuste neto del valor de la DO para cada suero fue comparado con el valor de corte, cualquier valor mayor o igual que el de corte se consideraría positivo.