



## **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**PROGRAMA DE MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA  
SALUD ANIMAL  
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA**

**EL PAISAJE AGROPECUARIO Y SU EFECTO SOBRE LA DIVERSIDAD DE AVES, LA  
ABUNDANCIA DE RESERVORIOS Y SOBRE LA PREVALENCIA DEL VIRUS DEL OESTE DEL NILO  
EN YUCATÁN, MÉXICO**

**TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRA EN CIENCIAS**

**PRESENTA:  
ALEJANDRA DOMÍNGUEZ MENESES**

**TUTOR PRINCIPAL:  
DR. GERARDO SUZÁN AZPIRI.  
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA. UNAM.**

**COMITÉ TUTOR:  
DRA. ROSA ELENA SARMIENTO SILVA.  
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA. UNAM.**

**DR. DIEGO SANTIAGO ALARCÓN.  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO, JUNIO 2018.**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## **DEDICATORIA**

A Miguel Ángel De la Torre Suires.  
Porque mucho de lo que hoy soy como persona,  
como médico y como artista, se lo debo a usted.  
A su apoyo y a su ejemplo.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado para realizar mis estudios de maestría.

Al proyecto PAPIIT-UNAM IV200715 y al Posgrado en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal, UNAM, por la oportunidad de cursar este programa y por el apoyo económico PAEP, que me permitió realizar una estancia de investigación.

A mi tutor, Dr. Gerardo Suzán Azpiri, por sus consejos, confianza y dedicación y al comité tutorial, Dra. Rosa Elena Sarmiento Silva y Dr. Diego Santiago Alarcón, por su apoyo, orientación y acertadas recomendaciones para el desarrollo de este trabajo.

A los jurados, Dra. Susana Elisa Mendoza Elvira y Dr. Francisco Aurelio Galindo Maldonado, por su disponibilidad para revisar y enriquecer este trabajo con su experiencia y conocimientos.

A mis maestros, Dr. Oscar Rico Chávez, Dr. Rafael Ojeda Flores y Dr. Juan E. Martínez Gómez, así como a la Dra. Concepción Pérez Salaberria, y M.C. María José Tolsá, por su tiempo y paciencia, y porque con sus consejos y enseñanzas, realizaron valiosas aportaciones para el desarrollo de esta tesis.

Al Laboratorio de Arbovirología del C.I.R. “Dr. Hideyo Noguchi” de la Universidad Autónoma de Yucatán, en especial al Dr. Carlos Machain Williams y la Bióloga Rosy Cetina, por su colaboración en la detección serológica del virus del oeste del Nilo.

A todos los participantes del proyecto, en especial a Diana Zamora e Isaac Delgadillo por su colaboración durante el arduo trabajo de campo, y a José Alberto Lobato García, por su talento e invaluable apoyo en la identificación de las especies de aves.

A los propietarios y trabajadores de los ranchos por permitirnos realizar el trabajo de campo y apoyarnos con entusiasmo e interés en nuestras labores, así como a quienes nos brindaron hospedaje y alimento.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Enfermedades y Una Salud por su apoyo académico y moral, por las risas y por las lágrimas. En verdad me hicieron sentir parte de la familia.

A mis padres, por el amor y el apoyo incondicional para perseguir mis sueños.

A mi hermana Patricia; por ser modelo de integridad, esfuerzo, trabajo, estudio y alegría incansable.

A Claudia Cruz y Luis Beretta, mis almas gemelas, por acompañarme a cada paso de mi vida.

A mis amigas; Mariemma Escorcía, Cynthia Fernández, Alexis Ibarra, Laura Barceló y Alma Gutiérrez. Estamos juntas en esto.

A la familia Camelo Sotelo, por ser uno de los pilares que me sostuvo para llegar hasta aquí.

A Gisela González Hidalgo, por ayudarme a mantenerme a flote con amor y paciencia durante todos estos años.

Al Dr. Gerardo Olvera, por impulsarme a crecer y a creer.

## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	3
REVISIÓN DE LA LITERATURA .....	10
1. Deforestación, fragmentación y su efecto sobre la diversidad. ....	10
1.1. Usos de suelo agropecuarios en México y el Estado de Yucatán. ....	13
2. Virus del oeste del Nilo. ....	16
2.1. Características y clasificación. ....	16
2.2. Estructura y genoma del VON. ....	18
2.3. Replicación viral. ....	18
2.4. Relaciones antigénicas. ....	20
2.5. Caracterización de los epítopes y mecanismo de neutralización. ....	20
2.6. Métodos de diagnóstico del VON. ....	21
2.7. Detección molecular y serológica de la proteína NS1. ....	22
3. VON: Panorama en México y el estado de Yucatán. ....	23
3.1. Importancia de las aves como modelo de estudio. ....	25
CAPÍTULO I. PAISAJES AGROPECUARIOS Y SU EFECTO SOBRE LA DIVERSIDAD DE AVES EN EL ESTADO DE YUCATÁN. ....	28
RESUMEN.....	29
ABSTRACT .....	31
INTRODUCCIÓN .....	33
MATERIAL Y MÉTODOS.....	35
RESULTADOS .....	42
DISCUSIÓN.....	47
REFERENCIAS .....	65
ANEXOS .....	69
CAPÍTULO II. ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE AVES RESERVORIOS DEL VIRUS DEL OESTE DEL NILO Y SEROPREVALENCIA EN PAISAJES AGROPECUARIOS EN EL ESTADO DE YUCATÁN. ....	80

RESUMEN.....	81
ABSTRACT .....	83
INTRODUCCIÓN .....	85
MATERIAL Y MÉTODOS.....	88
RESULTADOS.....	94
DISCUSIÓN .....	97
REFERENCIAS .....	113
ANEXOS.....	119
DISCUSIÓN GENERAL.....	121
REFERENCIAS.....	129

## RESUMEN

Los cambios de uso de suelo y la fragmentación de los hábitats con fines agropecuarios pueden afectar patrones de diversidad a través de diferentes escalas espaciales. Estos cambios en la estructura y composición de las comunidades tienen repercusiones sobre procesos ecológicos, como las interacciones parásito-hospedero y las dinámicas de las enfermedades infecciosas. El estado de Yucatán es una de las regiones con mayor diversidad en nuestro país, y una de las más afectadas por la conversión de uso de suelo para la producción agropecuaria. Desde la llegada del virus del oeste del Nilo (VON) a México, se ha reportado la emergencia y prevalencia de este virus en aves silvestres, sin embargo, es escasa la información acerca de los aspectos ecológicos que pueden estar influenciando la presencia del virus en nuestro país. El presente trabajo es el primer estudio enfocado en identificar la relación entre diferentes usos de suelo agropecuario a escala local y regional, con la diversidad de aves silvestres y la prevalencia serológica del VON en Yucatán.

En el primer capítulo, se analizaron y compararon la diversidad  $\alpha$  y  $\beta$ , taxonómica y por gremio trófico, de los ensamblajes de aves silvestres residentes capturadas en redes de niebla, bajo tres tipos de uso de suelo agropecuario: monocultivo, silvopastoril intensivo y silvopastoril nativo. Los análisis fueron llevados a cabo a dos escalas: local (unidad de producción o rancho) y regional (paisaje circundante). Nuestros resultados a nivel local mostraron una mayor riqueza y equitatividad en el uso de suelo silvopastoril nativo, así como un alto recambio de especies con respecto al uso silvopastoril intensivo y monocultivos, resaltando la necesidad de conservar fragmentos y remanentes de vegetación nativa para la conservación de las comunidades tanto a nivel taxonómico como funcional en los paisajes agropecuarios. El uso silvopastoril intensivo favoreció la presencia de un mayor número de especies que los monocultivos, sin embargo, identificamos la necesidad de continuar realizando investigación acerca de la interacción entre las aves silvestres y el uso de *L. leucocephala*. A escala regional, encontramos que el tipo de paisaje dominante en una matriz puede tener un efecto significativo sobre los ensamblajes de aves,

y que una matriz homogénea con un bajo porcentaje de cobertura arbórea puede presentar mayor riqueza y equitatividad, además de favorecer un elevado recambio de especies, frente a otras regiones con mayor cobertura forestal, por lo que resulta indispensable considerar la identidad y características de cada especie presente al realizar estos análisis, así como la amplitud de la escala a estudiar.

En el segundo capítulo comparamos la estructura de los ensamblajes de aves silvestres residentes en función de su competencia como reservorios de VON, y la seroprevalencia de la infección por VON en dichos ensamblajes mediante detección por ELISA de bloqueo de epítopes. A nivel local se presentó un gradiente en las abundancias de reservorios y en la dominancia de los ensamblajes frente a la perturbación del hábitat, donde el uso silvopastoril nativo fue el más equitativo y el que presentó la menor abundancia de reservorios competentes. A escala regional no observamos diferencias significativas en la estructura de los ensamblajes. Al analizar la influencia del uso de suelo a nivel local y regional, así como de la riqueza de especies y la dominancia de los ensamblajes sobre la seroprevalencia de VON, mostramos que las características del uso silvopastoril intensivo y del paisaje regional homogéneo, tienen un efecto positivo significativo sobre la prevalencia. La falta de una relación significativa entre la riqueza de especies, dominancia y prevalencia de VON, sugiere que pueden ser otros factores, como la composición de las comunidades de los vectores y las preferencias alimenticias de los mismos, el índice de competencia de cada especie aviar, y las características del paisaje, los que determinen la dinámica de transmisión y mantenimiento de la infección por VON en la región. El presente trabajo permitió emitir recomendaciones sobre las líneas de investigación a seguir para el fortalecimiento de los conocimientos sobre el impacto de la ganadería sobre la biodiversidad y las dinámicas de transmisión del VON; lo que proporcionará mejores herramientas para la toma de decisiones sobre el manejo del paisaje y los usos de suelo, proponiendo alternativas para un manejo agropecuario productivo, sustentable y con un bajo impacto en la salud pública.

## ABSTRACT

Land-use changes and habitat fragmentation for agricultural purposes can affect diversity patterns across different spatial scales. These changes in the structure and composition of the communities impact on ecological processes, such as parasite-host interactions and the dynamics of infectious diseases. The state of Yucatan is one of the most diverse regions in our country, but also one of the most affected by land use conversion for agricultural production. Since the arrival of West Nile Virus (WNV) in Mexico, emergence and prevalence of this virus in wild birds have been reported, however, there is scarce information about the ecological features that may influence the presence of the virus in our country. The present study is the first one focused on the relationship between different agricultural land uses at local and regional scale, with the diversity of wild birds and the serological prevalence of VON in Yucatan.

In the first chapter, we analysed and compared taxonomical and trophic guild  $\alpha$  and  $\beta$  diversity, from the assemblages of resident wild birds captured by mist nets under three types of agricultural land-use: monoculture, intensive silvopastoral and native silvopastoral. These analyses were carried out at two scales: local (production unit / ranch) and regional (surrounding landscape). Our results at the local scale showed a greater richness and evenness in native silvopastoral land-use, as well as a high species turnover, in relation to intensive silvopastoral use and monocultures, highlighting the need to preserve fragments and remnants of native vegetation for the conservation of the communities both at a taxonomic and functional level in agricultural landscapes. Intensive silvopastoral land-use favored the presence of a greater number of species than monocultures, however, we identified the need to continue assessing the interaction between wild birds and the use of *Leucaena leucocephala*. At the regional scale, we found that the dominant landscape in a matrix can have a significant effect on bird assemblages, and that an homogeneous matrix with a low percentage of tree cover can present greater richness and evenness, as well as favor a higher species turnover, compared to other regions with greater forest cover,

making it essential to consider the identity and characteristics of each species when performing these analyses, as well as the width of the scale being studied

In the second chapter we compared the structure of resident wild bird assemblages based on their competence as reservoirs of WNV, and the seroprevalence of WNV infection in these assemblages by detection with epitope-blocking ELISA. At the local scale, we observed a gradient in the abundance of reservoirs and in the dominance of the assemblages against the disturbance of the habitat, where the native silvopastoral use had the lowest abundance of competent reservoirs and the higher evenness. At a regional scale, we did not observe significant differences in the structure of the assemblages. Analyzing the influence of local and regional land-use, as well as species richness and dominance of the assemblages on the WNV seroprevalence, we showed that the characteristics of intensive silvopastoral use and homogeneous regional landscape have a significant positive effect over the prevalence. The lack of a significant relationship between species richness, dominance and prevalence of WNV suggests that other factors, such as vector communities composition, vector feeding preferences, reservoir competence index of each avian species and landscape characteristics, may be the ones driving the dynamics of transmission and maintenance of the WNV infection in the region. The present study made it possible to issue recommendations on the research lines to be followed to strengthen knowledge on the impact of livestock on biodiversity and the WNV transmission dynamics, which will provide better tools for decision making on landscape and land-use management, proposing alternatives for a productive, sustainable agricultural management with a low impact on public health.

## INTRODUCCIÓN

El presente trabajo forma parte del megaproyecto “Sustentabilidad Pecuaria: La relación entre la prestación de servicios ecosistémicos (i.e. mitigación de cambio climático, biodiversidad, bienestar animal) y la producción ganadera en el trópico” financiado por Papiit-UNAM, el cual tiene como propósito encontrar soluciones a los conflictos entre la producción alimentaria y la conservación de los servicios ecosistémicos, proponiendo alternativas para un desarrollo agropecuario sustentable en la Península de Yucatán.

Los bosques tropicales están siendo rápidamente convertidos en paisajes modificados por el hombre, en respuesta al acelerado crecimiento poblacional humano y la creciente demanda de tierras para la ganadería extensiva, la agricultura y productos forestales (Laurance et al, 2014). Estas transformaciones de la vegetación nativa en paisajes agrícolas pueden alterar los patrones de diversidad de especies, tanto taxonómica como funcional (Coetzee y Chown, 2016, Flynn et al, 2009), reduciendo la riqueza de las especies e incrementando la homogeneización funcional a través de un amplio rango de grupos taxonómicos (Bregman et al, 2016).

Estos cambios antrópicos en los paisajes pueden llevar a la simplificación de las comunidades (Bregman et al, 2016, Evans et al. 2009) y alterar la dinámica de las enfermedades infecciosas, sobre todo de aquellas que son transmitidas por insectos vectores (Mendenhall et al, 2013). De modo que, las especies generalistas (aquellas que tienen una alta adaptabilidad a un amplio rango de hábitats y recursos) se ven beneficiadas por hábitats con sistemas agropecuarios, pequeños remanentes de vegetación nativa o áreas urbanas, aquellas que son especialistas tienden a disminuir su abundancia y desaparecer de zonas que han sido altamente transformadas como las ciudades (Dorresteijn et al, 2018, Rubio et al, 2014, Joseph et al, 2013, Suzán et al, 2012, Mac-Gregor-Fors y Schondube, 2011, Tylianakis et al, 2010, Ortega-Álvarez y McGregor-Fors, 2009, Harvey y Villalobos, 2007). Por lo tanto, en casos donde las especies generalistas sean mejores reservorios de una enfermedad zoonótica, el riesgo de transmisión puede ser más alto en ambientes perturbados (Chaves et al, 2016, Huang et al 2016, Suzán et al, 2015,

Johnson et al, 2013, Huang et al, 2013, Miller y Huppert, 2013). Por ejemplo, las pérdidas en la diversidad de vertebrados, secundarias a ciertos tipos de destrucción de hábitat y fragmentación, han sido asociadas con un alto riesgo de incidencia de enfermedades transmitidas por vectores, como el virus de la Encefalitis japonesa y el virus del oeste del Nilo (VON) (Chaves et al, 2016, Pongsiri et al, 2009, Bradley et al, 2008).

Un mecanismo mediante el cual la biodiversidad puede mediar el riesgo de transmisión de una enfermedad recibe el nombre de “efecto de dilución”, el cual predice que las tasas de infección entre vectores y el riesgo de infección para los humanos pueden ser menores en comunidades con alta diversidad de hospederos, ya que los reservorios menos competentes diluyen las tasas de transmisión entre vectores y hospederos competentes (Bradley et al, 2008, Swaddle y Calos, 2008, Randall et al, 2013) y este efecto sería mayor, cuando las especies hospederas competentes tiendan a permanecer frente a un declive en la biodiversidad (Huang et al 2016, Huang et al, 2013, Johnson et al 2013, Miller y Huppert, 2013).

Las respuestas a los cambios en el paisaje pueden ser dependientes de la escala espacial (Dorresteijn et al, 2018, Carrara et al, 2015; MacGregor-Fors y Schondube, 2011, Ritchie 2010). Comprender la escala a la que la biodiversidad responde a la intensificación en el uso del suelo resulta indispensable para la identificación de la escala adecuada en la cual implementar políticas encaminadas a la conservación (Dorresteijn et al, 2018, MacGregor-Fors y Schondube, 2011).

En México, los niveles de deforestación son alarmantes. De 1993 al 2002, la tasa anual de deforestación del estado de Yucatán se estimó en 0.8% de su cobertura forestal, perdiendo 23 mil hectáreas de bosque al año (Céspedes-Flores y Moreno-Sanchez, 2010). La mayor parte de esta pérdida se debe al manejo agrícola y pecuario de la tierra. Hoy en día, más del 21% de la superficie de Yucatán se destina a la ganadería y más del 91% de estas tierras son pastizales. La producción ganadera en Yucatán se caracteriza por sistemas de pastoreo estacionales, que implican la conversión de la cubierta forestal en monocultivos de pastos inducidos. Además, aquellos pequeños productores que no dependen de dichos pastizales

utilizan superficies conservadas o de vegetación secundaria para alimentar al ganado en un sistema de producción denominado silvopastoril nativo (Durán-García y Méndez-González, 2010).

En la búsqueda de alternativas para incrementar la productividad en la ganadería y al mismo tiempo, reducir los efectos negativos de estas actividades sobre la biodiversidad, los sistemas de producción silvopastoril intensivo han retomado importancia y generado un gran interés, tanto en Yucatán como en otras regiones del país (Williams et al 2017, González-Valdivia et al, 2016, Broom et al, 2013, Jiménez-Osornio et al, 1999, Greenberg et al, 1997). El ejemplo más relevante de estos sistemas en el estado de Yucatán es el que incorpora el uso del árbol de guaje o *huaxim* (*Leucaena leucocephala*), en asociación con pastos ya establecidos, donde ambos son utilizados como forraje. Se cree que este tipo de sistema puede reducir los efectos negativos que tienen los pastizales y monocultivos sobre la biodiversidad (González-Valdivia, 2016, Jiménez-Osornio et al, 1999), pero esto no ha sido demostrado en la región. Existen algunos estudios donde se ha evaluado el efecto de las plantaciones de *L. leucocephala* y otras leguminosas sobre la biodiversidad de las zonas donde se cultivan de forma intensiva (González-Valdivia et al, 2016, Broom et al, 2013, Greenberg et al, 1997(a)); sin embargo, aun cuando se tiene conocimiento de su valor para la conservación, la diversidad biológica asociada a estos sistemas agroforestales en las regiones tropicales de América no ha sido suficientemente estudiada (González-Valdivia et al, 2016).

La región de la Península de Yucatán es una de las más diversas del país. En México, existen cerca de 1060 especies de aves, de las cuales, alrededor de 450 habitan en la Península de Yucatán (Cortés-Ramírez et al, 2012). Aproximadamente, 30% de estas son aves migratorias. En total, debido a su posición geográfica, esta región recibe a más del 50% de las especies provenientes de Norteamérica cada año (Cortés-Ramírez et al, 2012, Durán-García y Méndez-González, 2010).

Desde su llegada a nuestro país, en 2001, se han estudiado la emergencia y prevalencia del virus del oeste del Nilo, y en el estado de Yucatán su presencia en aves silvestres se ha asociado a cambios antrópicos en el paisaje (Chaves et al 2016).

Para esta región es crucial llevar a cabo proyectos de investigación que estudien la relación entre la provisión de servicios ecosistémicos y la producción de ganado, para encontrar soluciones a los conflictos entre la producción de alimentos y la conservación de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos asociados (ej. dispersión, polinización, control de plagas), así como proponer alternativas para un manejo agropecuario sustentable (González-Valdivia, 2016).

El presente trabajo incluye una revisión de la literatura donde se recabó información relevante sobre la problemática de los efectos de los cambios de uso de suelo sobre la diversidad, y sobre las características del VON y sus dinámicas de infección, que nos permite ubicar los capítulos posteriores en un contexto actualizado.

En el primer capítulo de este estudio, se comparan la diversidad taxonómica y trófica, así como la estructura y composición de los ensamblajes de aves, mediante un muestreo por captura en redes, bajo tres tipos de uso de suelo agropecuario: monocultivo (pastizal inducido), silvopastoril intensivo (*Leucaena leucocephala* y pastizal) y silvopastoril nativo, tanto a escala de la unidad de producción o rancho (escala local) como del paisaje de la matriz circundante (escala regional).

Para la escala local, el estudio se condujo en tres unidades de producción particulares, una con cada tipo de uso de suelo antes descrito, en tres diferentes municipios del estado de Yucatán, las cuales reciben el nombre de unidades de paisaje local (UPL), mientras que, para la perspectiva regional, delimitamos unidades de paisaje regional (UPR), comprendidas en círculos de 20 km de radio y caracterizadas por el tipo de uso de suelo dominante. Este enfoque permite determinar no sólo la forma en que diferentes especies de aves responden a las alteraciones antropogénicas en sus hábitats naturales a escalas locales, si no también determinar qué tipo de matriz o paisaje regional tiene un mayor impacto sobre la diversidad y composición de los ensamblajes de aves. Esta información resulta esencial para la toma de decisiones basadas en la comprensión y mitigación de los impactos que tienen las actividades productivas sobre la biodiversidad en esta región (Williams et al, 2017, Mori et al. 2013, Urquiza-Hass et al, 2011, Harvey y Villalobos, 2007).

En el segundo capítulo, analizamos la estructura de los ensambles de aves silvestres residentes según su competencia como reservorios de VON y reportamos y comparamos la seroprevalencia de este virus en dichos ensambles, para cada tipo de uso de suelo, tanto a nivel local como regional. El estudio de la diversidad de reservorios en los distintos ensambles de aves representa un objetivo importante, ya que la comprensión del impacto de los cambios de uso de suelo en la dinámica de las enfermedades infecciosas es vital para desarrollar políticas y programas de prevención (i.e., salud pública y de manejo de los agroecosistemas y de la fauna silvestre) (Mendenhall et al, 2013, Bradley et al, 2008).

## REVISIÓN DE LA LITERATURA

### 1. Deforestación, fragmentación y su efecto sobre la diversidad.

La deforestación puede definirse como la conversión de áreas cubiertas de vegetación nativa, en ecosistemas menos diversos como pastizales, sembradíos, zonas urbanas o tiraderos de basura (Sehgal, 2010). La conversión de la vegetación nativa a otro tipo de cobertura vegetal ha sido detrimental para muchas especies de aves nativas en varios ecosistemas alrededor del mundo (Deconchat et al, 2009).

Hoy en día, la agricultura, ganadería y silvicultura se han convertido en los principales determinantes de la pérdida de la biodiversidad y se espera que este problema empeore en las próximas décadas. Los cambios en la composición del paisaje no sólo alteran los patrones de diversidad locales, como la riqueza de especies y la abundancia de sus individuos (diversidad alfa) sino también la composición y la estructura de las comunidades resultantes, además de alterar potencialmente el recambio de las especies (diversidad beta) a través de diferentes escalas espaciales (Dorresteijn et al, 2018, Carrara et al, 2015, De Clerk et al, 2010). Por lo tanto, resulta importante enfocar los esfuerzos de conservación en aquellas especies cuyos hábitats desaparecen aceleradamente (Daily et al, 2003), al mismo tiempo que se busca mantener ecosistemas funcionales y preservar su integridad y estabilidad ecológica (Tylianakis et al. 2010, Prieto-Torres et al. 2016).

La mayoría de los bosques neotropicales se encuentran fragmentados y con frecuencia estos fragmentos de bosque están rodeados de una matriz agrícola que consiste en diferentes tipos de agroecosistemas (Perfecto y Vandermeer, 2012). A pesar de que las poblaciones de vertebrados de estos bosques son severamente afectadas por la pérdida de hábitat, el destino de estas especies puede depender de la matriz rural que rodea a las áreas protegidas (Harvey et al 2006, Urquiza-Hass et al, 2011). Por ejemplo, se ha demostrado que en regiones donde el área de hábitat natural se ha reducido considerablemente, ciertos tipos de hábitat subóptimo, especialmente en mosaicos agrícolas, pueden beneficiar la conservación de especies, proporcionando hábitats y recursos complementarios y

suplementarios (Harvey et al, 2005, 2006, Harvey y Villalobos, 2007, Fajardo et al, 2008, Deconchat et al, 2009, Declerck et al, 2010, Maya-Elizarraráz y Schondube, 2015). Por lo tanto, a nivel local, resulta crítico para las unidades de paisaje orientadas a la conservación, el no quedar totalmente aisladas de la matriz rural que las rodea (Daily et al, 2003, Urquiza-Hass et al, 2011). Algunos estudios sugieren que las características del microhábitat tienen mayor influencia sobre la conformación de las comunidades de aves silvestres, en comparación a la escala regional del paisaje (Cleary et al, 2005, Harvey et al, 2005). Por lo tanto, es de suma importancia analizar los diversos tipos de uso de suelo y la estructura de la vegetación en los paisajes locales y regionales (ej. MacGregor-Fors et al. 2018).

En los paisajes forestales, las variaciones en las respuestas de las especies a la fragmentación del bosque y al aislamiento entre los parches, puede relacionarse a diferencias en la cantidad de bosque conservado en el paisaje y a las diferencias en la composición de la matriz circundante (Carrara et al, 2015, De Clerk et al 2010). Los paisajes tropicales alterados por el hombre son típicamente heterogéneos y contienen un rango de hábitats que varían tanto en biodiversidad como en su potencial para la conservación. Los hábitats rurales con presencia de monocultivos extensivos (i.e. pastizal inducido) tienden a mantener niveles bajos de riqueza de especies, mientras que paisajes más heterogéneos albergan ensambles con mayor riqueza de especies (Harvey y Villalobos, 2007, Evans et al, 2009, Mahood et al, 2012).

La evidencia muestra que los efectos en la fragmentación de los bosques pueden ser mayores en paisajes con poca cobertura forestal, mientras que los paisajes con matrices heterogéneas, como aquellos con cercos vivos, árboles aislados, vegetación secundaria o diferentes tipos de cobertura vegetal, son capaces de mantener más especies que los paisajes con matrices homogéneas (Carrara et al. 2015, González-Valdivia et al, 2014). Por lo anterior, estos tipos de paisaje han sido identificados como los más importantes en el mantenimiento de la diversidad de vertebrados en los hábitats rurales tropicales (Carrara et al, 2015, González-Valdivia et al, 2014, Mahood et al, 2012). Por ejemplo, se espera que los bosques secundarios contengan recursos tanto para las aves especialistas del bosque como para las

especies más generalistas, además de que proveen una mejor conectividad entre los parches conservados, lo que permite un mayor recambio de especies (MacGregor-Fors et al. 2018); en contraste, las matrices homogéneas abiertas, como los pastizales, inhiben la dispersión de las aves, disminuyendo el recambio de especies. (Daily et al, 2003, Harvey et al 2005, Fajardo et al, 2008, Tscharrntke et al, 2008, Deconchat et al, 2009, Mahood et al, 2012).

A pesar de que los impactos de la alteración del hábitat sobre la biodiversidad se reflejan con frecuencia a través de cambios en abundancia, riqueza y composición de las comunidades, los cambios de uso de suelo alteran también las características funcionales específicas de las especies, por ejemplo, el gremio trófico al que pertenecen (Maya-Elizarraráz y Schondube, 2015, González-Valdivia et al, 2014, Mori et al, 2013). De hecho, la intensificación del uso de suelo puede reducir la diversidad funcional de las comunidades, más allá de los cambios observados en la riqueza, amenazando potencialmente la provisión de servicios ecosistémicos; por lo tanto, los análisis de la diversidad funcional son también cruciales para reconocer los impactos de la perturbación de los ecosistemas (Coetzee y Chown, 2016, Flynn et al, 2009).

Las aves son un grupo muy útil para investigar el impacto de las perturbaciones de los hábitats, como es el cambio de uso de suelo. Se ha demostrado que, en áreas urbanas, los ensambles de sus comunidades muestran cambios drásticos, siendo dominados por pocas especies muy abundantes, nativas o exóticas, capaces de adaptarse a paisajes afectados por el hombre, al mismo tiempo las características funcionales de las aves también se ven afectadas (Coetzee y Chown, 2016, González-Valdivia et al, 2014). Por ejemplo, los gremios tróficos, como granívoros, frugívoros, nectarívoros o con dietas mixtas pueden beneficiarse en respuesta a alteraciones antropogénicas favorables en su hábitat, como la conversión agrícola o urbana; mientras que, otras especies, como los insectívoros, o las aves de gran tamaño, como las rapaces, tienden a disminuir marcadamente en abundancia con la transformación del paisaje (Coetzee y Chown, 2016, Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2009, Tscharrntke et al, 2008). De esta forma, los hábitats alterados por cambios en el uso del suelo podrían permitir una mayor diversidad de un tipo particular de especies, pero a costa de una

homogeneización funcional; por lo tanto, los incrementos en la biodiversidad debidos a la alteración antropogénica del ambiente no necesariamente deben ser interpretados como positivos (Coetzee y Chown, 2016, Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2009).

Los sistemas agroforestales que son estructuralmente y florísticamente más diversos pueden contribuir significativamente a la conservación de la biodiversidad en paisajes fragmentados, proporcionando hábitat y recursos para un gran número de especies animales (Dorresteyn et al, 2018, González-Valdivia et al, 2016, Broom et al, 2013, Harvey y Villalobos, 2007). Sin embargo, a pesar de que también puede beneficiar especies dependientes del bosque (especialistas) o especies amenazadas, la mayor proporción de especies beneficiadas serán generalistas (Williams et al, 2017, González-Valdivia et al, 2016, Carrara et al, 2015, MacGregor-Fors y Schondube, 2011). Esto significa que el ensamble de especies en los agroecosistemas puede ser distinto del que se encuentra en hábitats nativos y no necesariamente contener el mismo grupo de especies que los bosques originales, en consecuencia, la diversidad beta suele ser mayor en los sistemas naturales, manteniendo un alto recambio con respecto a los paisajes agrícolas (MacGregor-Fors y Schondube, 2011, Tsharntke et al, 2008). Por lo tanto, la protección de los fragmentos forestales restantes resulta crítica para la conservación de las comunidades tanto a nivel taxonómico como funcional en los paisajes agrícolas (Dorresteyn et al, 2018, González-Valdivia et al, 2014, Harvey y Villalobos, 2007).

En conclusión, realizar estudios sobre el potencial de conservación de la biodiversidad de los ecosistemas manejados por el hombre, particularmente de los patrones de persistencia y abundancia de especies bajo diferentes escenarios de uso de suelo, es una prioridad en la investigación de la ecología de la conservación (Dorresteyn et al, 2018, Williams et al, 2017, Urquiza-Hass et al, 2011, Harvey y Villalobos, 2007).

### **1.1. Usos de suelo agropecuarios en México y el Estado de Yucatán.**

En México, los niveles de deforestación son alarmantes. El Instituto de Geografía de la UNAM ubica el ritmo de deforestación que padece México como uno de los más intensos del

planeta, con una pérdida de 500 mil hectáreas de bosques y selvas por año. Para el estado de Yucatán se estima que cada año se deforestan 23 mil hectáreas de selva (Céspedes-Flores y Moreno-Sánchez, 2010). Esta región es una de las áreas más diversas de nuestro país, pero al mismo tiempo, un área donde la ganadería y agricultura han desplazado una gran parte de la vegetación original, ofreciendo la oportunidad de estudiar los efectos de diferentes formas de producción sobre la biodiversidad, en un sistema previamente perturbado (Williams et al, 2017, Cortés-Ramírez et al, 2012).

En la actualidad, más del 21% de la superficie de Yucatán se destina a la ganadería y más del 91% de estas tierras son pastizales (Céspedes-Flores y Moreno-Sánchez, 2010). La producción ganadera en Yucatán se caracteriza por sistemas de pastoreo estacionales, que implican la conversión de la cubierta forestal en monocultivos de pastos inducidos. Aquellos pequeños productores que no dependen de dichos pastizales utilizan superficies conservadas o de vegetación secundaria para alimentar al ganado durante todo el año, en un sistema de producción denominado silvopastoril nativo (Durán-García y Méndez-González, 2010).

En la búsqueda de alternativas para reducir los efectos negativos de las actividades agropecuarias, la agroforestería ha retomado importancia y generado un gran interés tanto en Yucatán como en otras regiones del país (Williams et al 2017, González-Valdivia et al, 2016, Broom et al, 2013, Jiménez-Osornio et al, 1999, Greenberg et al, 1997). Un sistema agroforestal es una forma de uso y manejo de los recursos naturales en el cual se utilizan árboles multiusos (frutales, maderables, forrajeros o cercas vivas) en asociación con cultivos agrícolas o animales. Estos sistemas agroforestales en regiones tropicales proporcionan un enfoque antiguo, pero renovado, para hacer frente a la necesidad de alimentar a una población creciente y minimizar el daño a los ecosistemas en los que se producen los alimentos (González-Valdivia et al, 2016). Se ha propuesto que este uso del suelo genera paisajes que permiten mantener la diversidad y promover el uso sustentable de los recursos, evitar la degradación del suelo y al mismo tiempo, obtener un mayor rendimiento en términos económicos (Williams et al 2017, Broom et al, 2013, Jiménez-Osornio et al, 1999).

La agroforestería incluye una amplia variación de sistemas de uso de la tierra, pero la característica distintiva de los sistemas agroforestales es la interacción del árbol, cultivo o animales, con límites discretos de separación entre estos y otros sistemas de uso de la tierra (Navarro-Garza et al, 2012, Greenberg et al, 1997). Un ejemplo de estos sistemas en el estado de Yucatán es el manejo silvopastoril intensivo, donde se utiliza el árbol de guaje o *huaxim* (*Leucaena leucocephala*), en asociación con pastos ya establecidos, como el zacate guinea (*Panicum maximum*), donde ambos son utilizados como fuente de forraje. Esta leguminosa tiene varios usos y se le atribuyen un gran número de propiedades, las hojas de la *Leucaena* son altamente nutritivas para los rumiantes y numerosos estudios confirman sus beneficios al utilizarse como alimento. Es una buena productora de materia orgánica, tanto de madera o leña como de follaje. También se le utiliza como barrera física (contra el viento, incendios o deslaves), así como para proveer sombra o soporte a otros tipos de cultivos o plantas nativas (Broom et al, 2013, Shelton y Brewbaker, 1998). Existen algunos estudios donde se ha evaluado el efecto de las plantaciones de *L. leucocephala* y otros árboles leguminosos sobre la biodiversidad de las zonas donde se cultiva de forma intensiva (González-Valdivia et al, 2016, Broom et al, 2013, Greenberg et al, 1997); sin embargo, aun cuando se tiene conocimiento de su valor para la conservación, la diversidad biológica asociada a los sistemas agroforestales en las regiones tropicales de América no ha sido suficientemente estudiada (González-Valdivia et al, 2016).

En regiones tropicales, especialmente donde ya ha ocurrido una conversión del bosque en paisaje agrícola a gran escala, la conservación de la vegetación nativa y la diversidad dependerán de un manejo y diseño del paisaje agrícola que conserve la mayor proporción de biodiversidad original, mientras se alcanzan las metas de productividad agropecuaria (Williams et al, 2017, Harvey y Villalobos, 2007). Por lo tanto, el conocimiento de la forma en la que los cambios de uso de suelo alteran la riqueza y abundancia de especies, combinado con la forma en que alteran la diversidad funcional en los ensamblajes de esas especies, es esencial para la comprensión y mitigación de los impactos que tienen los cambios de uso de suelo sobre la biodiversidad (Dorresteijn et al, 2018, Williams et al, 2017, Mori et al. 2013).

## **2. Virus del oeste del Nilo.**

### **2.1. Características y clasificación.**

Los virus del género *Flavivirus* representan un grupo importante de patógenos transmitidos por artrópodos que afectan al ser humano y a numerosas especies de vertebrados. Este grupo incluye 73 especies confirmadas, de las cuales más de 40 son patógenos humanos, distribuidas en todo el planeta (Maeda y Maeda, 2013, Moureau et al, 2015). Muchos de los flavivirus son zoonóticos y existen tres grupos basados en el modo de transmisión: mosquito, garrapata y vector desconocido. Los flavivirus patogénicos transmitidos por mosquitos o por garrapatas ocasionan una variedad de signos clínicos en numerosas especies de vertebrados. Estos signos incluyen fiebres de moderadas a severas, síndromes semejantes a la gripe, erupciones cutáneas y en algunos casos, encefalitis severa o enfermedad hemorrágica (Maeda y Maeda, 2013, Moureau et al, 2015).

De acuerdo con el Comité Internacional de Taxonomía Viral, los flavivirus se consideran uno de los tres géneros incluidos en la familia *Flaviviridae*. Los otros dos géneros dentro de esta familia son los *pestivirus* y los *hepacivirus*. Entre los flavivirus se encuentran la fiebre amarilla, el dengue, la encefalitis japonesa, la encefalitis de San Luis, la encefalitis del valle del Murray, el virus del oeste del Nilo (VON) y la encefalitis transmitida por garrapatas (Calisher y Gould, 2003).

La dinámica de los cambios climáticos y ecológicos, junto con factores asociados con la urbanización, los viajes, el comercio internacional y la posible adaptación de los flavivirus a nuevas especies hospederas, incrementan el riesgo de la emergencia de flavivirus en regiones del mundo donde no se les encontraba anteriormente. Ejemplos de este fenómeno son la expansión de las áreas endémicas del dengue, la llegada del VON a la ciudad de Nueva York en 1999 y su subsecuente expansión en norte y Sudamérica, el incremento de la actividad de este mismo virus en los países del mediterráneo y la detección de nuevos sitios en Europa afectados por el virus de la encefalitis transmitida por Garrapatas (Heinz y Stiasny, 2012, Maeda y Maeda, 2013). El VON es un virus de origen africano que

hoy en día tiene una amplia distribución geográfica que incluye: África, Medio Oriente, Asia, el sur de Europa, Australia y Norteamérica (Farfán-Ale et al, 2004). Este virus mantiene su ciclo enzoótico principalmente entre aves y mosquitos del género *Culex*. Numerosos mamíferos (sobre todo caballos y humanos) así como anfibios y reptiles, pueden ser infectados incidentalmente, pero son considerados hospederos terminales, ya que su viremia generalmente es demasiado baja como para infectar mosquitos. A pesar de que la transmisión del virus entre hospederos usualmente ocurre por medio de un vector, se ha reportado transmisión directa por liberación de partículas virales por vía cloacal y oral en aves infectadas por VON (Alba et al, 2014).

Su presencia en seres humanos en Norteamérica fue detectada por primera vez en el verano de 1999 en la ciudad de Nueva York, a raíz de las pruebas realizadas a personas de la tercera edad que presentaban síntomas de encefalitis. Este hallazgo evidenció un enorme salto geográfico desde sus áreas de distribución original en el hemisferio oriental. La cepa de virus introducida en Norteamérica (NY99) se relacionó con una cepa recién descubierta en Israel (Isr98) que había causado cierta mortalidad en gansos y otras aves migratorias. Sin embargo, la cepa NY99 fue mucho más virulenta y el VON fue clasificado como de alto riesgo para la salud humana debido a la alta tasa de mortalidad registrada en poblaciones de aves urbanas y suburbanas, principalmente de la familia de los cuervos (Caffrey et al, 2005).

La ruta de entrada del VON desde el hemisferio oriental hacia Norteamérica se desconoce, pero existen tres teorías principales que pretenden explicar su llegada al continente. Estas son: a) La llegada de aves migratorias intercontinentales virémicas, b) La importación de animales de zoológico o domésticos de forma ilegal, o c) vuelos comerciales transportando mosquitos infectados accidentalmente. (Thomas 2008, Elizondo-Quiroga 2013). Desde ese momento, la distribución del VON en el hemisferio occidental se ha expandido dramáticamente; para 2003 se había reportado actividad del VON en 47 estados de E.U.A., 7 estados de Canadá, varios estados de México y algunas islas del Caribe (Farfán-Ale et al, 2004). En la década posterior, esta expansión continuó hasta abarcar prácticamente todo el continente.

El incremento en el comercio internacional, el cambio climático, los factores ecológicos y la emergencia de nuevos genotipos virales juegan un papel importante en la presentación de este fenómeno, por lo que se han desarrollado varias hipótesis para explicarlo. La principal teoría para explicar la llegada a México considera la introducción del VON por parte de las aves migratorias: a) desde el sureste de E.U.A. y las islas del Caribe y b) desde el sur de E.U.A. al norte de México. Para el resto de Latinoamérica, se apoya a teoría de la llegada del virus a través de las aves migratorias por cualquiera de las rutas (Atlántica, Central o Pacífica) (Elizondo-Quiroga 2013).

## **2.2. Estructura y genoma del VON.**

El genoma de los flavivirus está constituido por una cadena sencilla de RNA de polaridad positiva, de aproximadamente 11 000 nucleótidos de largo, que codifica para 10 proteínas principales en un solo marco abierto de lectura (ORF), tres proteínas estructurales y siete no estructurales. El ORF se encuentra delimitado por las regiones no codificantes 5' y 3', que contienen estructuras conservadas secundarias, importantes en la replicación genómica y como potenciadoras de la traducción de proteínas (Beasley 2005).

El virión maduro es una partícula esférica relativamente lisa, de 50 nm de diámetro aproximadamente. Presenta una envoltura de lípidos y está constituido por tres proteínas estructurales (Marra et al, 2004). La cápside está compuesta de una sola proteína (C) que consiste en 120 aminoácidos. La envoltura está formada por una bimembrana lipídica y dos proteínas: (M) proteína de membrana y (E) proteína de envoltura. La proteína E (495 aminoácidos) define el tipo específico de virus, mientras que la proteína M es sintetizada como un precursor (prM; 165 aminoácidos) (Beasley 2005).

## **2.3. Replicación viral.**

La mayoría de los flavivirus tiene la capacidad de replicarse tanto en artrópodos como en vertebrados. (Calisher y Gould, 2003). La infección por un flavivirus comienza con la adhesión a las proteínas de superficie de la célula hospedera, las cuales funcionan como receptores virales o cofactores. En el caso de VON se han identificado receptores de

integrinas. El virus penetra a la célula por endocitosis mediada por receptores y avanza hacia los endosomas, donde el pH ácido desencadena la fusión de las membranas viral y celular (Maeda y Maeda, 2013). Durante la infección a la célula, la proteína E funciona como mediadora de la unión a estos receptores y participa en la fusión de la membrana viral a las membranas endosomales. En este proceso, el dímero E se disocia y se expone el péptido de fusión altamente conservado en la punta del DII y se convierte en un trímero. Debido a sus funciones, esenciales en la entrada del virus a la célula, la proteína E es el principal blanco de los anticuerpos neutralizantes, inhibiendo la interacción entre el virus y su receptor en la célula, la endocitosis y/o la fusión de la membrana (Heinz y Stiasny, 2012).

La replicación involucra la síntesis de un complemento intermediario, en sentido negativo, que sirve como plantilla para la síntesis del RNA genómico (Fields et al, 1991). El ensamblaje de las partículas virales tiene lugar en el retículo endoplásmico de la célula. Una vez que el RNA genómico del virus es liberado hacia el citoplasma, la replicación viral y traducción de proteínas estructurales y no estructurales (NS) tiene lugar en las células infectadas. A partir del RNA viral liberado, se traduce un precursor de poliproteína viral que funciona como una plantilla la cual será procesada tanto por la célula hospedera como por proteasas codificadas por el virus, para producir las proteínas estructurales (C, prM y E) y las no estructurales (NS1, NS2A, NS2B, NS3, NS4A, NS4B y NS5). (Maeda y Maeda, 2013). Las tres proteínas estructurales (C, prM y E) son codificadas en el tercio terminal N de la poliproteína e interactúan con el RNA genómico y la membrana bilipídica derivada de la célula hospedera, para formar la partícula viral. Las siete proteínas no estructurales juegan un papel importante en la replicación viral y pueden interactuar directamente con las proteínas de las células hospederas para modular la respuesta ante infecciones virales. (Beasley 2005).

El RNA genómico viral es replicado por la RNA polimerasa NS5. Después, el RNA recién sintetizado es encapsulado con proteína C y empaquetado como partículas virales inmaduras (Maeda y Maeda, 2013). Tras el transporte de estas partículas a través de la vía de la exocitosis de la célula infectada, prM es escindido por la proteasa celular furina en la

red trans – Golgi, lo que finalmente resulta en la liberación de virus infecciosos maduros en los fluidos extracelulares. Originalmente, los viriones inmaduros de los flavivirus no son infecciosos. La escisión del prM permite que E adopte la conformación necesaria para introducirse a las células (Heinz y Stiasny, 2012).

#### **2.4. Relaciones antigénicas.**

Además del modo de transmisión, los flavivirus se encuentran agrupados en serocomplejos con base en sus relaciones antigénicas. El grupo de los virus transmitidos por mosquitos consiste en: Complejo del virus Aroya, Complejo del virus dengue, Complejo de la encefalitis japonesa y Grupo del virus Ntaya (Maeda y Maeda, 2013). Esta clasificación coloca al VON dentro del grupo de la Encefalitis Japonesa. (Beck et al, 2015).

Las proteínas E de los diferentes serocomplejos comparten únicamente un 40% de aminoácidos idénticos, concentrados al interior de la proteína, por lo que las superficies expuestas de esta proteína difieren significativamente, lo cual explica la ausencia de inmunidad cruzada ante infecciones por flavivirus no cercanamente relacionados. Incluso dentro de un serocomplejo, la divergencia puede ser muy significativa, por ejemplo, los cuatro serotipos distintos del Dengue difieren en un porcentaje cercano al 37% en su secuencia de aminoácidos de la proteína E. (Heinz y Stiasny, 2012).

#### **2.5. Caracterización de los epítopes y mecanismo de neutralización.**

La mayor parte de los anticuerpos generados durante las infecciones por flavivirus son dirigidos en contra de la proteína E, la cual es altamente inmunogénica. Esta proteína presenta tanto los epítopes específicos de cada virus, como los responsables de la inmunidad cruzada entre flavivirus. La glicoproteína E está compuesta por tres dominios llamados EDI, EDII y EDIII. Juntos, estos dominios componen el ectodominio soluble de E (sE). Tanto EDI como EDII contienen los epítopes específicos del virus, mientras que EDIII es un mediador de la adhesión del virus a la membrana celular (Beck et al, 2015).

La neutralización de los flavivirus por anticuerpos es un fenómeno multifactorial. Requiere de una cierta proporción de moléculas de anticuerpo por partícula viral. Esta

proporción está determinada por la afinidad de los anticuerpos, así como por la naturaleza y ubicación del epítipo, especialmente, su accesibilidad sobre la partícula viral. Estos factores determinan la cantidad de epítopes del virión que serán ocupados por anticuerpos en una concentración determinada y la magnitud de esta ocupación necesaria para la neutralización del virus. Estudios experimentales sugieren que los anticuerpos para DIII neutralizan inhibiendo la adhesión del virus a la célula. La neutralización del virus puede ocurrir también en las etapas post-adhesión, principalmente por la interferencia con los reordenamientos de la proteína E necesarios para la fusión de la membrana en el endosoma. (Heinz y Stiasny, 2012).

## **2.6. Métodos de diagnóstico del VON.**

Tanto la detección de anticuerpos como el aislamiento viral pueden indicar actividad del VON, sin embargo, estos métodos difieren en la temporalidad de sus resultados. El periodo virémico en las aves puede durar hasta una semana después de la exposición, lo que deja una corta ventana para la detección de una infección activa (Komar et al, 2003). De esta forma, el aislamiento viral de un ser humano o de un animal indica una exposición reciente al VON. En contraste, los anticuerpos neutralizantes para el VON generalmente comienzan a producirse a partir de una o dos semanas después de la exposición y pueden ser de larga duración, por lo que puede resultar difícil determinar el tiempo transcurrido después de la infección (Komar et al, 2003, Randall et al, 2013). Aunado a esto, los flavivirus generan niveles bajos de viremia (con excepción del dengue) por lo que el diagnóstico se lleva a cabo principalmente por serología.

En las etapas tempranas de la infección, el virus comienza a replicarse dentro de las células y se desarrolla la viremia. Durante esta etapa, el RNA viral puede ser detectado mediante diagnóstico molecular (Reacción en cadena de la polimerasa con transcriptasa inversa: RT-PCR) y también es posible aislar a los virus en cultivos celulares. (Komar et al, 2003, Maeda y Maeda, 2013).

Una vez que se presentan los signos clínicos, se desencadena una respuesta inicial de inmunoglobulina IgM en respuesta a la infección. Para realizar el diagnóstico serológico en esta etapa de una infección por flavivirus, puede utilizarse la prueba de Ensayo por Inmunoabsorción Ligado a Enzimas (ELISA), con el formato MAC-ELISA (ELISA de captura de anticuerpos IgM), una prueba de inhibición de la hemaglutinación (HI) o una prueba de Neutralización por Reducción en Placa (PRNT). Durante las etapas siguientes de la infección por un flavivirus, se desarrolla y persiste la respuesta de la IgG en los animales infectados. Para detectar IgG, se pueden utilizar una prueba IgG-ELISA, una prueba HI o una PRNT (Maeda y Maeda, 2013). Comparadas con la serología, las pruebas para la detección de ácidos nucleicos son altamente específicas y permiten una identificación precisa del genoma viral. Una desventaja de esta tecnología en el diagnóstico rutinario de flavivirus en el laboratorio es el tiempo que tardan en presentarse los signos más severos de la enfermedad, ya que estos suelen detectarse al final del periodo de viremia y en este momento el virus puede haber bajado a niveles casi indetectables (Heinz y Stiasny, 2012).

## **2.7. Detección molecular y serológica de la proteína NS1.**

La proteína NS1, se codifica en el RNA genómico de todos los flavivirus y es secretada por las células infectadas hacia la sangre con la forma de un dímero, que produce una fuerte respuesta humoral, lo que la convierte en un buen objetivo para la detección molecular de flavivirus, sobre todo, en el caso de las infecciones por dengue. Sin embargo, este método no resulta útil para la diferenciación de los virus del serocomplejo de la Encefalitis Japonesa ya que, en las infecciones por estos virus, la cantidad de proteína NS1 que se produce no alcanza los niveles de detección que se observan en las infecciones por dengue. (Maeda y Maeda, 2013, Muller y Young, 2013).

Debido a la especificidad de esta proteína para cada flavivirus, y que su detección serológica no requiere anticuerpos específicos de especie, se considera que el uso de anticuerpos monoclonales dirigidos a la detección de epítopes de NS1 es una buena herramienta para la vigilancia epidemiológica del VON en zonas donde coexistan flavivirus

pertenecientes a un mismo serocomplejo, por ejemplo, VON y virus de la encefalitis de San Luis (SLEV) (Blitvich et al, 2003). En el caso de la vigilancia serológica en aves silvestres, es necesario considerar el amplio rango de especies de aves susceptibles con inmunoglobulinas muy diversas y sus diferencias antigénicas asociadas (Sotelo 2011). Blitvich et al, 2003 y Sotelo et al, 2011 proponen el uso de ELISA de bloqueo de epítopes, ya que esta técnica es independiente de la especie, por lo que no requiere anticuerpos específicos, además de que permite utilizar pequeños volúmenes de suero.

### **3. VON: Panorama en México y el estado de Yucatán.**

En los Estados Unidos y Canadá, las tasas de morbilidad y mortalidad del VON son altas entre humanos, caballos y aves. Sin embargo, en México y otras regiones de Latinoamérica, se desconocen los efectos que este virus tiene sobre la salud. En México se han reportado pocos casos en humanos, caballos y aves y la mayoría provienen de la frontera norte con los Estados Unidos, donde las cepas que se han aislado (i.e. Tecate) se relacionan genéticamente con la cepa norteamericana de 2002, la cual circula en el suroeste de los Estados Unidos (Guerrero-Sánchez, 2011). Esta escasez de reportes en México ha dado lugar a la generación de diferentes hipótesis para explicar este fenómeno, que se observa también en el resto de Latinoamérica, donde la mayoría de los países reportan aves y caballos seropositivos a VON, pero no seres humanos.

Una hipótesis explica que las cepas virales circulando en los Estados Unidos, difieren de las que circulan en México y el resto de Latinoamérica (Elizondo-Quiroga, 2013). Dicha explicación surge de estudios genéticos que mostraron diferencias en secuencias de nucleótidos, que indican mutaciones. La cepa aislada en el estado de Tabasco en el 2003, en un cuervo en cautiverio, presenta mutaciones en 9 nucleótidos, en comparación con la cepa NY99. Sin embargo, al compararla con secuencias del 2002 a partir de cepas provenientes del estado de Texas, solo se identificó una mutación compartida, lo que apoya la hipótesis de una ruta de entrada diferente del virus a México (Deardorff et al, 2006). En un estudio que apoya esta hipótesis, se aisló en Colombia una cepa de aves aparentemente

sanas, sugiriendo que podría tratarse de una cepa atenuada o bien, que está relacionada a los aislamientos de 2001 en Louisiana (Osorio et al, 2012). La hipótesis más aceptada indica que los anticuerpos neutralizantes contra otros flavivirus preexistentes en la población, como el virus del dengue o de la encefalitis de San Luis, que son flavivirus transmitidos por mosquitos, muy comunes en Latinoamérica, podrían ofrecer protección parcial contra VON. Esta hipótesis ha sido probada experimentalmente con flavivirus heterólogos en hámsters (Tesh et al, 2002).

Aunado a estas posibles explicaciones, la falta de reportes en México puede deberse a que los servicios de salud son ineficientes para reconocer los signos clínicos de la infección por VON, ya que algunos de los síntomas son similares a los causados por el dengue. Otra consideración es la dificultad para llevar a cabo diagnóstico serológico en áreas donde existe más de un flavivirus circulante, con una alta probabilidad de encontrar personas previamente infectadas, lo que puede producir reacciones cruzadas en la detección serológica (Elizondo-Quiroga, 2013). A pesar de la falta de información epidemiológica en humanos, resulta necesario conocer la dinámica de las interacciones virus-hospedero, incluyendo la susceptibilidad y competencia de los hospederos, para explicar la ecología de la transmisión del VON en ecosistemas tropicales y desarrollar estrategias potenciales de vigilancia y control (Guerrero-Sánchez, 2011).

En un estudio de reciente publicación, realizado en el estado de Yucatán, Chaves et al. (2016) asociaron los cambios antrópicos en el paisaje con la emergencia del VON y con la elevada prevalencia encontrada en las aves silvestres de esta zona. La mayoría de las especies positivas a VON reportadas en este estudio pueden ser clasificadas como especies generalistas. Los paisajes fragmentados o alterados suelen favorecer la presencia de especies generalistas (Harvey y Villalobos, 2007, Rubio et al, 2014, Suzán et al, 2015, Chaves et al, 2016), las cuales suelen ser más susceptibles a la infección por VON (Chaves et al 2016).

### **3.1. Importancia de las aves como modelo de estudio.**

En México existen 1060 especies de aves, de las cuales, alrededor de 450 ocurren en la Península de Yucatán (Cortés-Ramírez et al, 2012). Aproximadamente el 30% de éstas son especies migratorias neárticas-neotropicales para quienes esta zona representa un lugar de alto valor estratégico. En total, gracias a su posición geográfica, la Península de Yucatán recibe cada año más del 50% de las especies provenientes de Norteamérica (Cortés-Ramírez et al, 2012, Durán-García y Méndez-González, 2010) y muchas de estas aves migran durante o justo después de la temporada de transmisión de arbovirus (Farfán-Ale et al, 2004). Esto convierte a la Península de Yucatán en un sitio ideal para el estudio de los factores locales y externos que determinan la dinámica de la infección (Chaves et al, 2016).

Debido a que las aves son en mayor medida los portadores del VON, desde su llegada a Norteamérica surgió la preocupación sobre la probabilidad de que las aves migratorias dispersaran el virus a todo el continente y en poco tiempo provocaran una pandemia. La preocupación se basó en que cada año millones de aves migran desde sus áreas de crianza en Estados Unidos y Canadá a sus áreas de invernación en México, Centro y Sudamérica y el Caribe, por lo que las autoridades sanitarias y científicas argumentaron que las aves migratorias podrían ser los vectores principales (Komar et al 2003).

La información obtenida en estudios previos, a partir de serología de caballos y aves silvestres residentes, sugiere que el VON fue introducido por aves paserinas migratorias a la Península de Yucatán durante la migración del otoño de 2001 (Farfán-Ale et al, 2004, Chaves et al, 2016). Sin embargo, se reconoce que las especies passeriformes que son residentes permanentes pueden contribuir al mantenimiento de los ciclos de infección locales, con el potencial de mantenerse en contacto a largo plazo con los vectores en el área (Ezenwa et al 2006, Shelite et al. 2008, Randall et al, 2013). Por lo tanto, aunque las aves migratorias pueden actuar como reservorios y transportar el patógeno grandes distancias, las residentes actuarán como amplificadores locales de la infección por VON (Chaves et al, 2016).

Existe una larga lista de especies de aves que pueden ser afectadas por VON. Aproximadamente 300 especies, de 80 familias son susceptibles de padecer una infección que puede llegar a ser letal. Los efectos de una infección por VON en las aves, pueden ir de subclínicos, hasta signología neurológica mortal. La susceptibilidad a VON ha sido examinada de forma experimental, así como en aves de colecciones zoológicas y centros de rehabilitación de fauna silvestre, además de cadáveres positivos para VON colectados en campañas de monitoreo y vigilancia. En estos estudios se ha encontrado que las aves pertenecientes a la familia Corvidae, presentan mortalidades que alcanzan hasta el 100%, como es el caso del cuervo americano (*Corvus brachyrhynchos*) (Komar et al, 2003).

Así como la susceptibilidad a la infección por VON, la competencia como hospederos o reservorios varía según la clasificación taxonómica de las aves (Ezenwa et al 2006, Kilpatrick et al, 2007, Randall et al 2013, Nemeth y Oesterle 2014). La competencia como reservorio es un término que describe la infectividad de un hospedero y varios autores han propuesto un índice de reservorio competente (IRC) (Komar et al, 2003, Kilpatrick et al, 2007, Wheeler et al, 2009), que se calcula como el producto de tres factores: *Susceptibilidad*; la proporción de aves que se infectan como resultado a la exposición, *Infectividad media diaria*; la proporción de vectores expuestos que se convierten en infecciosos, por día, y la *Duración de la infectividad*; es decir, el número de días que un ave sostiene una viremia infecciosa. Por lo tanto, el índice de competencia indica el número relativo de vectores infecciosos que derivan de una especie de ave en particular, y es calculado como una función de la viremia desarrollada después de que se adquiere la infección por un vector (Komar et al, 2003, Kilpatrick et al, 2007).

Debido a lo anterior, aquellos hospederos que tienen periodos virémicos largos y altas viremias, y que son altamente infecciosos para los mosquitos que se alimenten de ellos, se consideran reservorios altamente competentes. De forma experimental, a numerosas especies de paseriformes les ha sido calculado un alto IRC, encontrándose entre ellas muchas especies generalistas, cuya presencia y abundancia se ve favorecida en paisajes

perturbados, como el Zanate Mayor (*Quiscalus mexicanus*), el Gorrión Doméstico (*Passer domesticus*) y el Gorrión Mexicano (*Haemorhous mexicanus*) (Nemeth y Oesterle 2014).

En términos generales, los Paseriformes (especialmente las familias Corvidae, Fringillidae y Passeridae) y los Charadriiformes (Laridae) son considerados hospederos altamente competentes, aunque se han evidenciado diferencias en los niveles de la viremia dependiendo de la especie aviar y la cepa viral (Kilpatrick et al, 2007, Pérez-Ramírez et al, 2014). A pesar de que más de 77 especies de aves silvestres han sido estudiadas bajo infecciones experimentales, aún existen numerosas familias de aves cuya susceptibilidad y competencia permanecen desconocidas, especialmente para el orden de los Paseriformes (Pérez-Ramírez et al, 2014). Sin embargo, la variabilidad en la competencia como reservorios del VON, ha demostrado ser mayor entre las familias de aves que dentro de las mismas, por lo que es posible asumir el promedio de la familia para las especies que no han sido estudiadas (Kilpatrick et al, 2007).

El IRC de las especies de aves, en combinación con información sobre los hábitos alimenticios de los mosquitos, puede ser utilizado para determinar la competencia como reservorio de una comunidad en un área específica y probar teorías como el efecto de dilución (Kilpatrick et al, 2007, Savage et al, 2007).

CAPÍTULO I. PAISAJES AGROPECUARIOS Y SU EFECTO SOBRE LA  
DIVERSIDAD DE AVES EN EL ESTADO DE YUCATÁN.

## RESUMEN

Los cambios de uso de suelo y la fragmentación de los hábitats con fines agropecuarios pueden afectar patrones de diversidad, alterando la estructura y composición de las comunidades, y el recambio de las especies, a través de diferentes escalas espaciales. El estado de Yucatán es una de las regiones con mayor diversidad en nuestro país, y una de las más afectadas por la conversión de uso de suelo para la producción agropecuaria. En este trabajo se analizaron y compararon la riqueza, abundancia y dominancia (diversidad  $\alpha$ ), así como la composición y la similitud (diversidad  $\beta$ ), taxonómica y por gremio trófico, de los ensambles de aves silvestres residentes capturadas mediante redes de niebla, bajo tres tipos de uso de suelo agropecuario en el estado de Yucatán: monocultivo, silvopastoril intensivo y silvopastoril nativo, tanto a escala de la unidad de producción o rancho (escala local) como del paisaje de la matriz circundante, comprendida en círculos de 20 km de radio y caracterizada por el tipo de uso de suelo dominante (escala regional).

A nivel local, observamos una mayor riqueza, equitatividad y recambio de especies en el uso silvopastoril nativo, dominando en este ensamble los gremios tróficos dependientes de insectos. Estos resultados evidencian la necesidad de conservar fragmentos y remanentes de vegetación nativa para la conservación de las comunidades tanto a nivel taxonómico como funcional en los paisajes agropecuarios. Corroboramos que el uso de suelo silvopastoril intensivo favorece la presencia de un mayor número de especies que los monocultivos, aunque ambos fueron muy similares en estructura y composición taxonómica y trófica, siendo dominados por los omnívoros. Identificamos la necesidad de continuar realizando investigación acerca de la interacción entre las aves silvestres y el uso de *Leucaena leucocephala*.

A escala regional, encontramos que el tipo de paisaje dominante en una matriz puede tener un efecto significativo sobre los ensambles de aves, y que una matriz homogénea con un bajo porcentaje de cobertura arbórea puede presentar mayor riqueza y equitatividad y favorecer un alto recambio de especies, frente a otras regiones con mayor cobertura forestal, por lo que resulta indispensable considerar la identidad y

características de cada especie presente al realizar estos análisis, así como la amplitud de la escala a estudiar.

El presente trabajo es el primer estudio enfocado en identificar la relación entre el tipo de sistema de producción de ganado y la diversidad de aves en el estado de Yucatán. Estudios como este son necesarios para encontrar soluciones a los conflictos entre la producción de alimentos y la conservación de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos asociados, así como proponer alternativas para un manejo agropecuario productivo y sustentable.

**Palabras clave:** diversidad de aves, paisaje agropecuario, cambio de uso de suelo, escalas de paisaje, *Leucaena leucocephala*.

## ABSTRACT

Land-use changes and habitat fragmentation for agricultural purposes can affect diversity patterns, altering communities structure and composition, as well as species turnover, across different spatial scales. The state of Yucatan is one of the most diverse regions in our country, but also one of the most affected by land use conversion for agricultural production. In the present study we analyzed and compared taxonomical and trophic guild  $\alpha$  (species richness, abundance and dominance) and  $\beta$  (composition and similarity) diversities, of the assemblages of resident wild birds captured by mist nets under three types of agricultural land-use in Yucatan: monoculture, intensive silvopastoral and native silvopastoral. The analyses were carried both at the level of the production unit or ranch (local scale) and the landscape of the surrounding matrix, included in a circle of 20 km radius and characterized by the dominant land use type (regional scale).

Our results at the local scale showed a greater richness and evenness in native silvopastoral land-use, as well as a high species turnover, while this assemblage was dominated by the trophic guilds dependent on insects. These results highlight the need to preserve fragments and remnants of native vegetation for the conservation of the communities both at a taxonomic and functional level in agricultural landscapes. We corroborated that intensive silvopastoral land-use favored the presence of a greater number of species than monocultures, however, both were very similar in taxonomic and trophic guild structure and composition, being dominated by omnivorous birds. Thus, we identified the need to continue assessing the interaction between wild birds and the use of *Leucaena leucocephala*.

At the regional scale, we found that the dominant landscape in a matrix can have a significant effect on bird assemblages, and that an homogeneous matrix with a low percentage of tree cover can present greater richness and evenness, as well as favor a higher species turnover, compared to other regions with greater forest cover, making it essential to consider the identity and characteristics of each species when performing these analyses, as well as the width of the scale being studied

The present study is the first one focused on identifying the relationship between the type of cattle production system and the diversity of birds in the state of Yucatan. Studies like this are needed to find solutions to conflicts between food production and the conservation of biodiversity and its associated ecosystem services, as well as proposing alternatives for productive and sustainable agricultural management.

**Keywords:** bird diversity, agricultural landscape, land use changes, landscape scale, *Leucaena leucocephala*.

## INTRODUCCIÓN

Actualmente, la agricultura, ganadería y silvicultura se han convertido en los principales determinantes de la pérdida de la biodiversidad en regiones tropicales a nivel mundial (Laurance et al, 2014). Las alteraciones en la configuración del paisaje original, como los cambios de uso de suelo y la fragmentación de los hábitats, no sólo afectan los patrones de diversidad local, como la riqueza de especies y la abundancia de sus individuos (diversidad alfa) sino también la estructura y la composición de las comunidades resultantes, además de alterar potencialmente el recambio de las especies (diversidad beta) a través de diferentes escalas espaciales (Coetsee y Chown, 2016, Carrara et al, 2015, De Clerk et al, 2010, Ritchie, 2010, Flynn et al, 2009). Las comunidades de aves son un excelente modelo para estudiar los efectos de los cambios en el uso de suelo, ya que representan un grupo altamente vulnerable a la transformación de los ecosistemas y su presencia está estrechamente relacionada a la condición de sus hábitats (Navarro-Sigüenza et al, 2014).

Al modificarse la estructura y composición de las comunidades, también se ven alteradas las características funcionales de las especies que las conforman, por ejemplo, el gremio trófico al que pertenecen las especies (Bregman et al, 2016, Coetsee y Chown, 2016, Maya-Elizarraráz y Schondube, 2015, González-Valdivia et al, 2014, Mori et al, 2013). En el caso de las aves, mientras que gremios tróficos como granívoros, frugívoros, nectarívoros o con dietas mixtas pueden verse beneficiados ante alteraciones antropogénicas favorables en su hábitat, como la conversión agrícola o urbana; otras especies, como los insectívoros, o las aves de gran tamaño, como las rapaces, tenderán a disminuir marcadamente en abundancia con la transformación del paisaje (Coetsee y Chown, 2016, Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2009, Tschardtke et al, 2008).

Las variaciones en las respuestas de las especies a la fragmentación del hábitat pueden relacionarse a diferencias en la cantidad de bosque conservado en el paisaje y a diferencias en la composición de la matriz circundante, además de que pueden ser dependientes de la escala a considerar (Carrara et al, 2015; De Clerk et al, 2010, Ritchie 2010). Las matrices homogéneas abiertas, con presencia de monocultivos extensivos (i.e. pastizal inducido)

tienden a mantener niveles bajos de riqueza de especies e inhiben la dispersión de las aves, disminuyendo el recambio de especies (Daily et al, 2003, Harvey et al 2005, Fajardo et al, 2008, Tscharrntke et al, 2008, Deconchat et al, 2009, Mahood et al, 2012), mientras que, paisajes rodeados de matrices heterogéneas, pueden proporcionar hábitats y recursos complementarios y suplementarios, albergando ensambles con mayor riqueza de especies (Harvey et al, 2005, 2006, Harvey y Villalobos, 2007, Fajardo et al, 2008, Evans et al, 2009, Deconchat et al, 2009, Declerck et al, 2010, Mahood et al, 2012, González-Valdivia et al, 2014, Carrara et al. 2015, Maya-Elizarraráz y Schondube, 2015), además de incrementar la conectividad entre los parches, permitiendo un mayor recambio de especies (MacGregor-Fors et al. 2018, MacGregor-Fors y Schondube, 2011).

El estado de Yucatán se encuentra en una de las regiones más diversas de nuestro país, pero al mismo tiempo, es un área donde la ganadería y agricultura han desplazado una gran parte de la vegetación original, por lo que ofrece la oportunidad de estudiar los efectos de diferentes formas de producción agropecuaria sobre la diversidad de aves (Williams et al, 2017, Cortés-Ramírez et al, 2012, Céspedes-Flores y Moreno-Sánchez, 2010). La producción ganadera en Yucatán se caracteriza por sistemas de pastoreo estacionales, que implican la conversión de la cubierta forestal en monocultivos de pastos inducidos. Además, aquellos pequeños productores que no dependen de dichos pastizales utilizan superficies conservadas o de vegetación secundaria para alimentar al ganado en un sistema de producción denominado silvopastoril nativo (Durán-García y Méndez-González, 2010). En la búsqueda de alternativas para incrementar la productividad y al mismo tiempo, reducir los efectos negativos de estas actividades sobre la biodiversidad, los sistemas de producción silvopastoril intensivo han retomado importancia y generado un gran interés, tanto en Yucatán como en otras regiones del país (Williams et al 2017, González-Valdivia et al, 2016, Broom et al, 2013, Jiménez-Osornio et al, 1999, Greenberg et al, 1997). El ejemplo más relevante de estos sistemas en el estado de Yucatán es el que incorpora el uso del árbol de guaje o *huaxim* (*Leucaena leucocephala*), en asociación con pastos ya establecidos, donde ambos son utilizados como forraje. Existen algunos estudios que han evaluado el efecto de

las plantaciones de *L. leucocephala* y otras leguminosas, sobre la biodiversidad de las zonas donde se cultiva de forma intensiva (González-Valdivia et al, 2016, Broom et al, 2013, Greenberg et al, 1997); sin embargo, aun cuando se tiene conocimiento de su valor para la conservación, la diversidad biológica asociada a los sistemas agroforestales en las regiones tropicales de América no ha sido suficientemente estudiada (González-Valdivia et al, 2016).

En este capítulo describimos la diversidad taxonómica y trófica, así como la estructura y composición de los ensamblajes de aves residentes en el estado de Yucatán, mediante un muestreo por captura en redes, bajo tres tipos de uso de suelo agropecuario: monocultivo (pastizal inducido), silvopastoril intensivo (*L. leucocephala* y pastizal) y silvopastoril nativo, tanto a escala de la unidad de producción o rancho (escala local) como del paisaje de la matriz circundante (escala regional). Comprender la forma en la que los diferentes escenarios de uso de suelo a escala local y regional alteran la diversidad de las especies, resulta esencial para la implementación de políticas encaminadas a la mitigación y prevención de los impactos que tienen las actividades productivas sobre la biodiversidad, además de proponer alternativas para un manejo agropecuario productivo y sustentable (Dorresteijn et al, 2018, Williams et al, 2017, González-Valdivia, 2016, Mori et al. 2013, Urquiza-Hass et al, 2011, MacGregor-Fors y Schondube, 2011, Harvey y Villalobos, 2007).

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Área de estudio.**

Este trabajo de investigación se llevó a cabo en tres diferentes municipios del estado de Yucatán: Tizimín, Tzucacab y Mérida. En cada uno de estos, se delimitó un círculo con un radio de 20 km que recibió el nombre de unidad de paisaje regional (UPR). Las tres UPR representaron los siguientes tipos de paisaje: 1) Tizimín: Homogéneo: Dominado por pastizales inducidos, con menos del 5% de superficie ocupada por cobertura forestal, 2) Mérida: Heterogéneo: Pastizales inducidos con fragmentos forestales que cubren al menos

10% de la superficie, y 3) Tzucacab: Conservado: Donde la cobertura forestal ocupa cuando menos un fragmento continuo de más de 10 km<sup>2</sup> y con una cobertura forestal que abarca al menos el 50 % del área total (**iError! No se encuentra el origen de la referencia.**). Dentro de cada UPR se eligió una unidad de producción ganadera con monocultivo (pastizal inducido), una unidad que puede describirse como silvopastoril intensiva (asociación de *L. leucocephala* con pastizal inducido) y, por último, una unidad de producción bajo manejo silvopastoril nativo (el ganado se alimenta de la vegetación nativa en el monte). Estas son las unidades de paisaje locales (UPL). Este estudio se llevó a cabo durante la temporada de lluvias (30 junio / 30 septiembre, 2015) y la temporada de secas (Febrero / Abril, 2016).

### **Clima y vegetación**

El 85.5% de la superficie de Yucatán presenta climas cálido subhúmedo y el restante 14.5% presenta clima seco y semiseco, que se localiza en la parte norte del estado. La temperatura media anual es de 26°C, la temperatura máxima promedio es alrededor de 36°C y se presenta en el mes de mayo, la temperatura mínima promedio es de 16°C y se presenta en el mes de enero. La precipitación media estatal es de 1 100 mm anuales, las lluvias se presentan en verano en los meses de junio a octubre (INEGI). Predominan las selvas secas y subhúmedas que se localizan al centro y noroeste de la entidad; en las zonas costeras se desarrolla vegetación acuática como manglares y tulares. De la superficie estatal, más del 20% está destinado a la agricultura; destaca el cultivo de pastizales para el consumo del ganado (INEGI).

### **Caracterización de las especies capturadas.**

Se clasificaron las especies capturadas siguiendo la taxonomía indicada por la American Ornithologists Union (AOU) 7th ed, (incluyendo 54 th suppl. actualizada en 2008) (Lepage 2015). La AOU, a través de sus diversas ediciones del check-list de aves de Norteamérica, que abarcan geográficamente todo el subcontinente norteamericano al sur hasta Panamá, es la autoridad principal para la sistemática y taxonomía de las aves de México a partir de

su sexta edición (Navarro-Sigüenza et al, 2014). Una vez obtenida la lista de las especies capturadas, se realizó la caracterización de dichas especies. La información sobre estacionalidad, estado de conservación IUCN, alimentación, parámetros reproductivos, conducta y otras características ecológicas se obtuvo a partir de las páginas web: Cornell Lab of Ornithology: All About Birds Bird Guide y Handbook of the Birds of the World Alive. La distribución mundial, en México y el hábitat se definió según la Guía de Campo de Aves de México, de Peterson y Chalif (2008), así como la Guía para las Aves de México y el Norte de Centroamérica de Howell y Webb (1995) y los nombres comunes fueron los publicados en la Lista actualizada de especies y nombres de Aves de México, publicada por Conabio (Berlanga et al. 2015) (Anexo I).

### **Diseño Muestral.**

Se colocaron 8 redes de niebla de 12 metros de largo para la captura y muestreo de aves silvestres, de 6:00 a 10:00 hrs durante tres días consecutivos en puntos aleatorios de cada una de las unidades de paisaje local. Para cada UPL se registró la siguiente información: Fecha, nombre de la localidad, nombre del municipio, tipo de paisaje y coordenadas geográficas del sitio de captura.

### **Manejo y procesamiento de los ejemplares.**

La captura, manejo y muestreo de las aves fueron aprobados por el Subcomité institucional para el cuidado y uso de animales experimentales (SICUAE) de la Facultad de Medicina Veterinaria, UNAM, bajo el protocolo número: MZ-2016/2-4. Al capturar un ave, el ejemplar fue fotografiado, se identificó la especie y se tomaron medidas morfométricas. Para cada individuo se registró la masa corporal, longitud de ambos tarsos, longitud de ambas alas, longitud de pico, cabeza y longitud total, así como la condición corporal, edad (adulto/juvenil), sexo y estado reproductivo. La condición corporal se midió con la escala propuesta por Gosler (1991). Esta es una escala del 1 al 4 mediante la evaluación del desarrollo del músculo pectoral alrededor de la carina o esternón, donde: 1: Músculo severamente hundido, 2: Músculo hundido, 3: Músculo pectoral al nivel de la carina y 4:

Músculo sobresale de la carina. Se determinó la edad basada en el plumaje y osificación del cráneo (Juvenil: Menor a un año/Adulto: Mayor a un año). El sexado se realizó a través del plumaje cuando fue posible y los adultos se examinaron por la presencia de protuberancia cloacal (machos) y parche de nido (hembras) para determinar si se encontraban en etapa reproductiva o no (Bradley et al, 2008, Ralph et al, 1996).

Se realizó el marcaje temporal de los ejemplares, con una marca de plumón en la parte interna de las plumas primarias del ala izquierda, que permitió registrar las recapturas (Randall et al. 2013). Finalmente, las aves fueron liberadas en el sitio de captura.

### **Análisis de los datos.**

Los análisis de diversidad se realizaron combinando los dos periodos de muestreo, lluvias y secas para estudiar el comportamiento de los ensambles de aves a lo largo de un año (ej. Harvey y Villalobos, 2007). Las aves migratorias fueron excluidas de estos análisis, ya que ninguno de los periodos de muestreo coincidió con aquel donde la comunidad de aves migratorias es más estable (Randall et al, 2013. McGregor et al.,2018).

### **Evaluación del esfuerzo de captura.**

Se realizaron curvas de rarefacción/extrapolación basadas en la cobertura muestral. Estas curvas permiten calcular estimaciones de diversidad para muestras rarificadas y extrapoladas con la completitud de la muestra (medida como la cobertura muestral). Las curvas de rarefacción/extrapolación grafican los estimados de diversidad con respecto a la cobertura muestral, de forma que es posible determinar la cobertura muestral estimada para el esfuerzo realizado y el esfuerzo de captura que hubiera sido necesario para alcanzar la cobertura (porcentaje de especies registradas del total de especies que potencialmente se encuentran en un sitio) deseada (Hsieh et al, 2016). Este análisis se realizó utilizando la paquetería iNETX, del software estadístico R, la cual computa y grafica las curvas de rarefacción/extrapolación para los números de Hill (o número efectivo de especies). El número de Hill utilizado para la estimación de curvas basadas en la cobertura muestral es la riqueza de especies ( $q=0$ ) (Hsieh et al, 2016, Chao et al, 2014).

### **Estructura de los ensamblajes de aves.**

Para evaluar la forma en que la riqueza de especies responde al tipo de uso de suelo y al paisaje regional, se calculó la expectativa estadística de riqueza de especies (Sest) para cada uno de los tipos de uso de suelo y unidades de paisaje regional, utilizando Estimates 9.1.0 (Colwell, 2013). A partir de este valor (Sest), se calcularon intervalos de confianza del 84% con el fin de determinar si la riqueza de especies es estadísticamente diferente entre los tipos de uso de suelo o entre las unidades de paisaje regional. Cuando dichos intervalos no se sobrelapan, puede afirmarse que existe una diferencia con una significancia estadística de  $p= 0.05$  (McGregor-Fors y Payton, 2013; McGregor-Fors et al, 2018). También se obtuvo el valor de la riqueza y su rarefacción por tipo de uso de suelo y UPR mediante la paquetería Biodiversity R (Anexo III).

La estructura de los ensamblajes se analizó a nivel del uso de suelo local y regional, mediante curvas de rango-abundancia. Estas curvas representan la distribución de la abundancia de especies en una comunidad, resaltando diferencias en la dominancia y uniformidad entre comunidades. (Maya-Elizarraráz y Schondube, 2015). Posteriormente, se realizó la comparación estadística de las pendientes de las curvas de rango/abundancia para determinar si existían diferencias en la estructura de los ensamblajes como respuesta a los tratamientos (ej. Abella-Medrano et al, 2015). Con este fin se llevó a cabo una prueba ANCOVA (análisis de covarianza), mediante el siguiente procedimiento: se realizó la prueba de Shapiro-Wilk para determinar si los datos seguían una distribución normal. Al no ser así, se transformaron a logaritmo:  $\text{dato} = \log(x+1)$ . No se consiguió la normalidad en la distribución, por lo que se procedió a construir un modelo lineal generalizado para una distribución Poisson. A partir de este modelo se realizaron las ANCOVAs para comparar las pendientes de las curvas en forma pareada. Estos análisis se llevaron a cabo con la paquetería Biodiversity R del software estadístico R.

La dominancia se calculó mediante el índice de Simpson, que es un parámetro inverso a la equidad o uniformidad, en una comunidad. Cuanto más se acerca el valor de este índice al 1, existe una mayor dominancia de una especie en la comunidad y cuanto más

se acerque el valor de este índice a cero, mayor es la biodiversidad del sitio de estudio (Magurran y McGill, 2011). En este índice,  $D$  se traduce como la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una comunidad pertenezcan a la misma especie. Para el cálculo de este índice se utilizó la paquetería `vegan` del software R v.3.3.1. Debido a que la función “Simpson” en esta paquetería arroja  $1-D$ , se realizó el ajuste  $1-(1-D)$  para obtener el valor de dominancia.

### **Composición taxonómica de los ensamblajes.**

Para evaluar la composición de especies entre los sitios se realizaron análisis de agrupación calculando los índices  $\beta$ -sim y Morisita-Horn.  $\beta$ -sim cuantifica la magnitud relativa de las especies que se ganan o se pierden al comparar dos comunidades, es decir, se basa en las incidencias, mientras que Morisita-Horn es un índice de recambio o “turnover”, que analiza la composición entre sitios utilizando las abundancias relativas, midiendo la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar, de dos sitios diferentes, pertenezcan a la misma especie. El índice de Morisita-Horn es dominado por las especies más abundantes, mientras que las especies relativamente raras tienen poco efecto, incluso si son muchas. (Magurran y McGill, 2011). Al tratarse de índices de disimilitud, se obtuvo  $1$ -Morisita Horn y  $1$ -  $\beta$ -sim respectivamente, para construir matrices de similitud. Junto con las matrices, es posible representar gráficamente los resultados de estos índices, por medio de un dendrograma. Los dendrogramas, o análisis de cluster, se elaboraron con el método de agrupación de UPGMA (ligamiento promedio no ponderado) (Yim y Randeem, 2015, Borcard et al, 2011). Tanto el índice como la construcción del dendrograma se realizaron en R v.3.3.1 utilizando la paquetería `vegdist`.

### **Estructura y composición de los ensamblajes de aves por gremios tróficos.**

Como un acercamiento al análisis de la diversidad funcional, se llevaron a cabo análisis de la estructura y composición trófica de los ensamblajes (MacGregor-Fors y Schondube, 2011, Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2009). Se clasificaron las aves en 11 gremios tróficos.

Aquellas especies cuya alimentación está compuesta por dos tipos de dieta, se clasificaron con una combinación donde la principal dieta a lo largo del año se escribe primero, seguida del segundo tipo de dieta. Aquellas especies que consumen más de dos tipos de alimento se clasificaron como omnívoras (Lopes et al, 2016). Estos gremios son:

- Frugívoro/Granívoro
- Granívoro
- Granívoro/Frugívoro
- Granívoro/Insectívoro
- Insectívoro
- Insectívoro/Carnívoro
- Insectívoro/Frugívoro
- Insectívoro/Granívoro
- Insectívoro/Nectarívoro
- Nectarívoro
- Omnívoro

Una vez realizada esta clasificación, se analizó la presencia de los gremios, la abundancia de los individuos y la composición trófica de los ensambles, para evaluar si existe un efecto de las unidades de paisaje regional y los tipos de uso de suelo sobre los diferentes gremios tróficos del ensamble. Con este fin se realizaron curvas de rango/abundancia y la comparación estadística de las pendientes de dichas curvas mediante una prueba de ANCOVA siguiendo los métodos antes descritos. También se calculó la dominancia mediante el índice de Simpson y se evaluó la similitud trófica entre los sitios calculando los índices  $\beta$ -sim y Morisita-Horn y construyendo los dendrogramas (Maya-Elizarraráz y Schondube, 2015, MacGregor-Fors y Schondube, 2011, Harvey et al 2006).

## **RESULTADOS**

### **Evaluación del esfuerzo de captura.**

Se cumplió con el esfuerzo muestral proyectado, completando 1,152 horas/red por UPL por temporada. Se logró la captura, identificación y registro de 940 individuos, de 100 especies. Del total de individuos, 757 corresponden a alguna de las 75 especies residentes capturadas, mientras que 183 individuos pertenecen a especies migratorias, tanto de invierno, como de verano o en tránsito. Del total de individuos residentes, 467 pertenecen a alguna de las 51 especies de Paseriformes residentes capturadas.

Debido a que se realizó el mismo esfuerzo de muestreo (horas/red) por cada día en todos los sitios, la unidad de muestreo es días/sitio. Para las UPL el esfuerzo de muestreo sumando ambas temporadas es de 6 días, mientras que para las UPR y tipos de uso de suelo es de 18 días. La cobertura muestral alcanzada mediante el esfuerzo de muestreo realizado en cada una de las nueve unidades de paisaje local tuvo un promedio de 77% del total de las especies potenciales estimadas. Para las tres unidades de paisaje regional, como para los tres diferentes tipos de uso de suelo, la cobertura muestral alcanzó un promedio de 88% del total de las especies potenciales estimadas (Anexo II).

En el Anexo III se presentan los cuadros de riqueza de especies, número de individuos y dominancia por unidad de paisaje local, regional y por uso de suelo. En el Anexo IV se presentan los cuadros de número de individuos, abundancia y dominancia por gremio trófico por unidad de paisaje local, regional y por uso de suelo.

### **Uso de suelo.**

#### **Riqueza de especies**

El uso de suelo silvopastoril nativo tuvo una riqueza significativamente mayor a los otros dos tipos de uso de suelo. En el caso del silvopastoril intensivo y el monocultivo no hubo diferencias significativas, aunque el monocultivo tuvo una tendencia a un menor número de especies (Figura 2).

### **Estructura de los ensambles**

La diferencia por abundancias en la estructura de los ensambles de aves como respuesta al uso de suelo, fue significativa entre el uso de suelo silvopastoril nativo y el monocultivo ( $F = 13.4594$ ,  $p < 0.001$ ), así como entre silvopastoril nativo y silvopastoril intensivo ( $F = 7.8041$ ,  $p < 0.01$ ), mientras que no se observó diferencia significativa entre los ensambles del uso de suelo silvopastoril intensivo y monocultivo. El ensamble del uso de suelo silvopastoril nativo fue el más equitativo, con un valor de  $D = 0.074$ , seguido del monocultivo, con un valor de  $D = 0.0885$ . El uso de suelo silvopastoril intensivo presentó la menor equitatividad, con un valor de  $D = 0.1025$ . (Cuadro 1, Figura 3).

La especie más abundante en el uso de suelo silvopastoril nativo fue el Mirlo Café (*Turdus grayi*) ave insectívora/frugívora de hábitos generalistas. Le siguió en abundancia el Rascador Oliváceo (*Arremonops rufivirgatus*), especie insectívora/granívora, también generalista. La tercera especie con mayor abundancia fue la Piranga Hormiguera Garganta Roja (*Habia fuscicauda*), especie insectívora/frugívora especialista de bosque, pero tolerante a la vegetación secundaria. En el uso de suelo silvopastoril intensivo, el primer lugar en abundancias lo tuvo la Tortolita canela (*Columbina talpacoti*), ave omnívora generalista. La segunda especie más abundante fue *T. grayi* y la tercera, el Garrapatero Pijui (*Crotophaga sulcirostris*), especie insectívora de hábitos generalistas. El monocultivo estuvo dominado por tres especies generalistas; la Tortolita pico Rojo (*Columbina passerina*), omnívora, seguida por *C. talpacoti*, y *T. grayi* en tercer lugar (Figura 3).

### **Diversidad beta y composición de los ensambles.**

Para el uso de suelo local, los análisis de similitud por incidencias (B-sim) mostraron una similitud del 83% entre el uso de suelo de monocultivo y el silvopastoril intensivo, mientras que la similitud entre monocultivo y silvopastoril nativo fue del 51%. La similitud entre silvopastoril nativo e intensivo fue del 60% (Cuadro 2, Figura 4). Al considerar las abundancias de los individuos de las especies compartidas (Morisita-Horn), se encontró una similitud del 88% entre monocultivo y silvopastoril intensivo, mientras que el

silvopastoril nativo se diferenci6 del monocultivo con una similitud de 38% y del silvopastoril intensivo con una similitud del 36% (Cuadro 3, Figura 5).

#### **Estructura de los ensambles por gremio tr6fico.**

La diferencia por abundancias en los ensambles por gremio tr6fico como respuesta al tipo de uso de suelo fue significativa entre silvopastoril intensivo y silvopastoril nativo (Cuadro 4). No se observ6 diferencia significativa en la estructura de los ensambles entre el uso de suelo silvopastoril nativo y el monocultivo, ni entre monocultivo y silvopastoril intensivo. En cuanto a la dominancia de los ensambles, el ensamble m6s equitativo se encontr6 en el uso de suelo silvopastoril intensivo, con un valor de  $D=0.2326$ , donde los gremios dominantes fueron omn6voro, insect6voro/frug6voro e insect6voro. Le sigui6 en equitatividad el uso de suelo de monocultivo, con un valor  $D=0.24$ , y donde dominaron los gremios omn6voro, insect6voro e insect6voro frug6voro. El ensamble menos equitativo se observ6 en el uso silvopastoril nativo, con un valor de  $D=0.2826$ . Los gremios que dominaron en este uso de suelo fueron insect6voro/frug6voro, insect6voro e insect6voro/gran6voro (Cuadro 4, Figura 6).

#### **Diversidad beta y composici6n de los ensambles por gremio tr6fico.**

El an6lisis de similitud basado en los gremios tr6ficos compartidos ( $\beta$ -sim), mostr6 que los tres tipos de uso de suelo comparten los mismos gremios tr6ficos (Cuadro 5). El an6lisis basado en abundancias (Morisita-Horn) mostr6 que los ensambles de los usos de suelo de monocultivo y silvopastoril intensivo, tuvieron una similitud del 96%. La similitud entre el silvopastoril intensivo y el nativo fue del 76%, mientras que el silvopastoril nativo se diferenci6 del monocultivo con una similitud del 61% (Cuadro 6, Figura 7).

## **Unidad de paisaje regional**

### **Riqueza de especies**

A nivel regional, la unidad de paisaje homogéneo tuvo una riqueza significativamente mayor. En el caso del heterogéneo y el conservado, no hubo diferencias significativas, pero el conservado tendió ligeramente a un mayor número de especies (Figura 8).

### **Estructura de los ensambles**

La diferencia por abundancias en los ensambles como respuesta a la unidad de paisaje regional fue significativa entre las unidades de paisaje predominantemente homogéneo y heterogéneo, así como entre el homogéneo y el conservado. No se observó diferencia significativa en la estructura de los ensambles entre el paisaje heterogéneo y el conservado. En cuanto a la dominancia de los ensambles, el ensamble más equitativo se encontró en el paisaje homogéneo, con un valor  $D= 0.0488$ , seguido por el conservado, con un valor  $D= 0.0796$ . El ensamble menos equitativo se observó en el paisaje heterogéneo, con un valor de  $D= 0.1377$  (Cuadro 7, Figura 9).

Las tres especies más abundantes en el ensamble del paisaje conservado fueron aves generalistas, *T. grayi*, *C. talpacoti* y el Luisito Común (*Myiozetetes similis*), ave generalista que tiene una alimentación insectívora/frugívora. En el paisaje homogéneo dominaron *A. rufivirgatus*, *T. grayi* y *H. fuscicauda*, mientras que, en el paisaje heterogéneo la especie más abundante fue *C. talpacoti*, seguida de *T. grayi* y *C. passerina* (Figura 9).

### **Diversidad beta y composición de los ensambles.**

A nivel regional, los análisis de similitud por incidencias (B-sim) mostraron una similitud del 65% entre el paisaje heterogéneo y el conservado y del 64% entre heterogéneo y homogéneo. La similitud entre los paisajes homogéneo y conservado fue de 73% (Cuadro 8, Figura 10). Al considerar las abundancias de los individuos de las especies compartidas (Morisita-Horn), se encontró una similitud del 61% entre el paisaje heterogéneo y el

conservado, mientras que el homogéneo se diferenció del conservado una similitud de 49% y del heterogéneo con una similitud del 21% (Cuadro 9, Figura 11).

### **Estructura de los ensamblajes por gremio trófico.**

No se observaron diferencias estadísticamente significativas en las abundancias en los ensamblajes por gremio trófico como respuesta a la unidad de paisaje regional en la que habitan (Cuadro 10). En cuanto a la dominancia de los ensamblajes, el ensamblaje más equitativo se encontró en el paisaje homogéneo, con un valor  $D=0.22$ , donde los gremios dominantes fueron insectívoro, insectívoro/frugívoro e insectívoro/granívoro. Con una equitatividad intermedia siguió el paisaje conservado, con un valor  $D=0.234$  siendo dominado por los gremios insectívoro/frugívoro, omnívoro e insectívoro. El ensamblaje menos equitativo se observó en el paisaje heterogéneo, con un valor  $D=0.307$ , donde dominaron los gremios: omnívoro, insectívoro/granívoro e insectívoro/frugívoro (Cuadro 10, Figura 12).

### **Diversidad beta y composición de los ensamblajes por gremio trófico.**

El análisis de similitud basado en los gremios tróficos compartidos ( $\beta$ -sim), mostró que las tres UPR comparten los mismos gremios (Cuadro 11). El análisis basado en abundancias (Morisita-Horn) mostró que los ensamblajes por gremios tróficos de los paisajes conservado y heterogéneo tuvieron una similitud del 82%. La similitud entre el conservado y el homogéneo fue del 81% mientras que el heterogéneo se diferenció del homogéneo con una similitud del 59% (Cuadro 12, Figura 13).

## DISCUSIÓN

El presente trabajo es el primer estudio que relaciona la diversidad alfa y beta de aves silvestres residentes con los diferentes usos de suelo agropecuario en el estado de Yucatán, además de evaluar dicha relación a dos escalas: la unidad de producción particular (rancho o finca) y a nivel de la matriz circundante.

### Uso de suelo local

La mayor riqueza y equitatividad en el ensamble de aves del uso de suelo silvopastoril nativo coincide con los resultados publicados por Kormann et al (2018), Carrara et al. (2015) y Williams et al. (2017), donde, a nivel local, se benefició la presencia de especialistas de bosque en los paisajes menos perturbados, a diferencia de los resultados de Múnera et al. (2008), donde los sistemas silvopastoriles presentaron la mayor riqueza, seguidos por los fragmentos de bosque. Al analizar la identidad de las tres especies más abundantes bajo el uso silvopastoril nativo, encontramos que las dos primeras corresponden a especies generalistas (*T. grayi* y *A. rufivirgatus*) que, sin embargo, prefieren hábitats donde puedan encontrar remanentes de árboles, mientras que la tercera especie más abundante se trata de un especialista de bosque, *H. fuscicauda*. Estos resultados resaltan la importancia de realizar esfuerzos por la conservación de fragmentos y remanentes de vegetación nativa, a pesar de que sea un uso de suelo de baja productividad ganadera (Williams et al. 2017, González-Valdivia 2014, Fajardo et al. 2008) ya que estas áreas son el refugio de una parte importante de las comunidades de aves, en especial de aquellas que dependen de áreas boscosas, y su protección resulta crítica para la conservación de las comunidades tanto a nivel taxonómico como funcional en los paisajes agropecuarios (Kormann et al, 2018, González-Valdivia et al, 2014, Harvey y Villalobos, 2007).

Los cambios en estructura y composición de los ensamblajes por gremios tróficos se relacionan con la disponibilidad de diferentes fuentes de alimentación entre los distintos usos de suelo (Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015, Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors,

2009; González-Valdivia et al, 2014.). En nuestro estudio a nivel local, la diferencia en abundancias por gremio trófico como respuesta al tipo de uso de suelo, fue significativa entre los ensamblajes silvopastoril intensivo y silvopastoril nativo. A pesar de que el silvopastoril nativo presentó la menor equitatividad, los tres gremios dominantes en este ensamblaje fueron aquellos que basan su alimentación en insectos. Estudios sobre el efecto de la fragmentación del hábitat en los trópicos han demostrado que las aves insectívoras son particularmente sensibles a la perturbación (Kormann et al, 2018, Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015, Cerezo et al, 2010), y llegan a ocupar un papel dominante en la estructura de las comunidades que habitan las unidades de paisaje menos perturbadas.

La estructura de los ensamblajes por gremios tróficos en los usos de suelo silvopastoril intensivo y monocultivo también cumplió con lo esperado, ya que ambos fueron dominados por omnívoros, y mientras que observamos una mayor abundancia de frugívoros en el silvopastoril intensivo, los granívoros fueron más abundantes en los monocultivos. Los frugívoros pueden encontrarse en los diferentes tipos de uso de suelo y gradientes de perturbación, asociados con arbustos y árboles, sin embargo, evitan áreas abiertas o de pastoreo intensivo, mientras que los granívoros abundan en los pastizales (Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015, MacGregor-Fors y Schondube, 2011, Andrade y Rubio-Torgler, 1994).

La alta similitud en la composición de los ensamblajes de los usos de suelo de monocultivo y silvopastoril intensivo, frente al alto recambio de especies del silvopastoril nativo, coincide con Maya-Elizarrarás y Schondube (2015), quienes encontraron que en paisajes forestales sometidos a pastoreo, con diferentes grados de sucesión de vegetación secundaria, la composición de especies y sus abundancias eran muy similares, y solo diferían del paisaje con mayor cobertura de vegetación secundaria que no era sometido a pastoreo. Estos resultados contrastan con los obtenidos por Múnera et al. (2008), quienes encontraron una alta similitud en la composición de especies del sistema silvopastoril y los fragmentos de bosque, mientras que observaron una notable disimilitud

entre silvopastoril y monocultivo. Sin embargo, en los sistemas silvopastoriles estudiados por Múnera et al. (2008), predominaban los árboles adultos de distintas especies.

Las semejanzas entre las diversidades alfa y beta del uso de suelo silvopastoril intensivo con las del monocultivo, observadas en nuestro estudio, pueden obedecer a las características de este tipo específico de manejo silvopastoril intensivo, el cual, consiste en un monocultivo de árboles jóvenes de *L. leucocephala* y algunos manchones de pastizal inducido (Williams et al, 2017 Fajardo et al, 2008,). Además, los cultivos de esta leguminosa reciben podas y manejos periódicos, para mantenerlos a la altura del ramoneo del ganado, por lo que la presencia humana es frecuente y los árboles apenas sobresalen a un estrato superior (Rivera et al, 2013, De Clerk et al, 2010, Fajardo et al, 2008, Greenberg et al, 1997(b)). Por estas características, es de esperarse una mayor similitud en la presencia de las especies que frecuentan el uso de suelo de monocultivo y silvopastoril intensivo, ya que presentan grados similares de perturbación.

Otros sistemas silvopastoriles en zonas tropicales, mezclados con diferentes especies de árboles maderables y frutales (Murgueitio e Ibrahim, 2008, Fajardo et al, 2008, Greenberg et al, 1997(a), Greenberg et al, 1997(b)), han presentado mayor riqueza y equitatividad en sus comunidades de aves, en comparación con los monocultivos, y han guardado una mayor semejanza a la de los paisajes conservados, sin embargo, la información para los sistemas intensivos con *L. leucocephala* aún es escasa. El estudio de Rivera et al. (2013), sobre la diversidad de hormigas en sistemas ganaderos en Colombia, encontró un gradiente en la riqueza, similar al observado en este estudio.

Desde el punto de vista ambiental, los sistemas silvopastoriles pueden funcionar como corredores biológicos para la vida silvestre, incrementando la conectividad de los paisajes y proporcionando servicios ambientales como el almacenamiento de carbono, protección de fuentes de agua y conservación de la biodiversidad. Sin embargo, el tipo específico, la extensión y la configuración espacial del sistema silvopastoril, necesarios para la creación de un hábitat apropiado para la conservación de la diversidad y para establecer los niveles

críticos para mantener la conectividad, son elementos pobremente entendidos (Tobar-López e Ibrahim, 2008).

En este trabajo presentamos un acercamiento al estudio del efecto que los sistemas silvopastoriles intensivos compuestos por *L. leucocephala* y pastizal, puedan tener sobre la diversidad en el estado de Yucatán, lo cual resulta crucial en un momento donde tanto particulares como gobiernos locales y estatales, apuestan por este tipo de uso de suelo como una solución, no sólo a los problemas de baja productividad, sino también como una forma de amortiguar los efectos negativos de los monocultivos sobre la biodiversidad y los ecosistemas. Con respecto a este tema, si bien corroboramos que favorece la presencia de un mayor número de especies que los monocultivos, identificamos la necesidad de continuar realizando investigación acerca de la interacción entre las aves silvestres y esta especie de árbol en particular, así como de incorporar a dichos estudios, variables como la densidad arbórea en el paisaje, la altura y edad de los árboles, el tipo de manejo que reciben (poda, riego, pastoreo o corte) y el nivel de productividad ganadera de la unidad de paisaje.

### **Unidad de paisaje regional**

Nuestros resultados para la escala regional coinciden con otros trabajos realizados en México (González-Valdivia et al, 2014) centro y Sudamérica (Cerezo et al 2009, Fajardo et al, 2008), donde se reportó una mayor riqueza de aves en hábitats silvopastoriles abiertos. Los altos índices de diversidad alfa observados en la UPR homogénea pueden tener varias explicaciones. Primero, las especies generalistas son capaces de aprovechar recursos en el borde de los bosques y otros elementos propios de una matriz antropogénica, por lo que no solo tienen una menor probabilidad de extinguirse, sino que se ven favorecidas por la deforestación (Dorresteijn et al, 2018, Williams et al, 2017, Carrara et al, 2015, Fajardo et al, 2008). Segundo, a una escala regional más amplia, la UPR homogénea se ubica dentro de una matriz heterogénea con parches de bosque y diferentes tipos de cultivos, además de que no se encuentra cercana a grandes centros urbanos, lo que brinda

una mayor conectividad y disponibilidad de recursos (Kormann et al, 2018, Carrara et al, 2015, Cerezo et al, 2010, De Clerk et al, 2010, Fajardo et al, 2008), pudiendo explicar también el por qué, aunque las dos especies más abundantes en esta UPR sean generalistas, se trata de especies que prefieren áreas con remanentes de árboles y vegetación secundaria, mientras que la tercera en abundancia es una especialista de bosque (*A. rufivirgatus*, *T. grayi*, *H. fuscicauda*), además de que los insectívoros fueron el gremio trófico dominante. Y tercero, el registro de las especies y la abundancia de sus individuos se obtuvo mediante capturas en redes de niebla, lo que genera un sesgo a favor de los paisajes abiertos, donde las aves vuelan a menor altura que en un paisaje con densa cobertura forestal.

Las diferencias entre las UPR conservada y heterogénea no fueron significativas, coincidiendo con lo publicado por Múnera et al, (2008). El hecho de que la UPR heterogénea presentara la menor riqueza y equitatividad, puede deberse a que, a pesar de contar con más del 10% de cobertura forestal, fue la UPR más cercana a grandes áreas urbanas, como la ciudad de Mérida, las cuales favorecen la presencia de cierto tipo de aves generalistas, como lo son las tres especies más abundantes en esta unidad de paisaje (*C. talpacoti*, *T. grayi*, *C. passerina*) y el gremio trófico de los omnívoros.

A partir de estos resultados podemos concluir que el tipo de paisaje dominante en una matriz tiene un efecto significativo sobre los ensambles de aves contenidas dentro de ella, y que una matriz homogénea con un bajo porcentaje de cobertura arbórea puede presentar mayor riqueza y equitatividad, además de favorecer un alto recambio de especies, frente a otras regiones con mayor cobertura forestal, por lo que resulta indispensable considerar la identidad y características de cada especie presente, así como la abundancia de sus individuos al realizar estos análisis, para evitar llegar a conclusiones erróneas sobre sus efectos sobre la biodiversidad (Dorresteijn et al, 2018, Williams et al, 2017, Carrara et al, 2015, Fajardo et al, 2008). Un hábitat alterado por cambios en el uso de suelo puede permitir una mayor diversidad de un tipo particular de especies, pero a costa de una homogeneización funcional; por lo tanto, los incrementos en la biodiversidad

debidos a la alteración antropogénica del ambiente no necesariamente deben ser interpretados como positivos (Coetzee y Chown, 2016, Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2009).

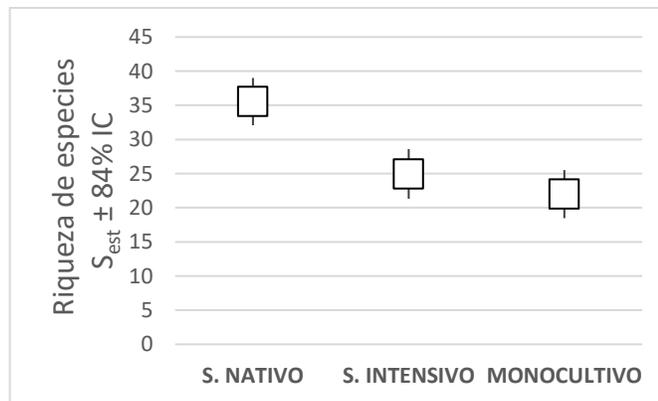
La mayoría de los estudios enfocados al efecto del paisaje sobre la biodiversidad son realizados a la escala local o de los parches, con excepciones como Dorresteijn et al (2018), Kormann et al (2018), Cohen et al (2016) y Carrara et al (2015). El adoptar una perspectiva regional permite un mejor entendimiento de la respuesta de las especies ante los cambios de uso de suelo, lo que puede mejorar y complementar las estrategias de conservación en los trópicos. Sin embargo, sería relevante realizar estos estudios a diversas escalas, en nuestro caso mucho más amplia que la utilizada (20 km<sup>2</sup>), ya que, a nivel regional, las unidades de paisaje seleccionadas estuvieron a su vez rodeadas por matrices con diferentes paisajes, conservados, agrícolas o urbanos, los cuales no fueron considerados en el estudio y que pudieron tener una estrecha relación con los resultados obtenidos (Carrara et al, 2015; Cerezo et al, 2010, De Clerk et al, 2010).

El análisis de la similitud en la composición de los ensamblajes mostró que el principal efecto que ejercen el uso de suelo a nivel local y el tipo de paisaje a nivel regional, es sobre las abundancias de individuos, más que sobre la presencia o ausencia de las especies. Este fenómeno indica que, a pesar de que los diferentes tipos de uso de suelo y las unidades de manejo regional comparten la mayoría de las especies, son las características del paisaje las que determinan la abundancia de sus individuos (Cerezo et al., 2009). La alta similitud entre los ensamblajes de aves de todas las unidades de paisaje tanto a nivel local como regional, (dominio de pocas especies generalistas, presencia de mismos gremios tróficos) podría ser considerada, en parte, como el resultado de la larga historia de perturbación y deterioro antropogénico en la Península de Yucatán, con oleadas de deforestación que van desde la civilización maya pre-clásica, alrededor del año 1000 A.C, el cultivo de henequén en el siglo XIX, hasta la ganadería extensiva y la urbanización en el siglo XX (Williams et al, 2017).

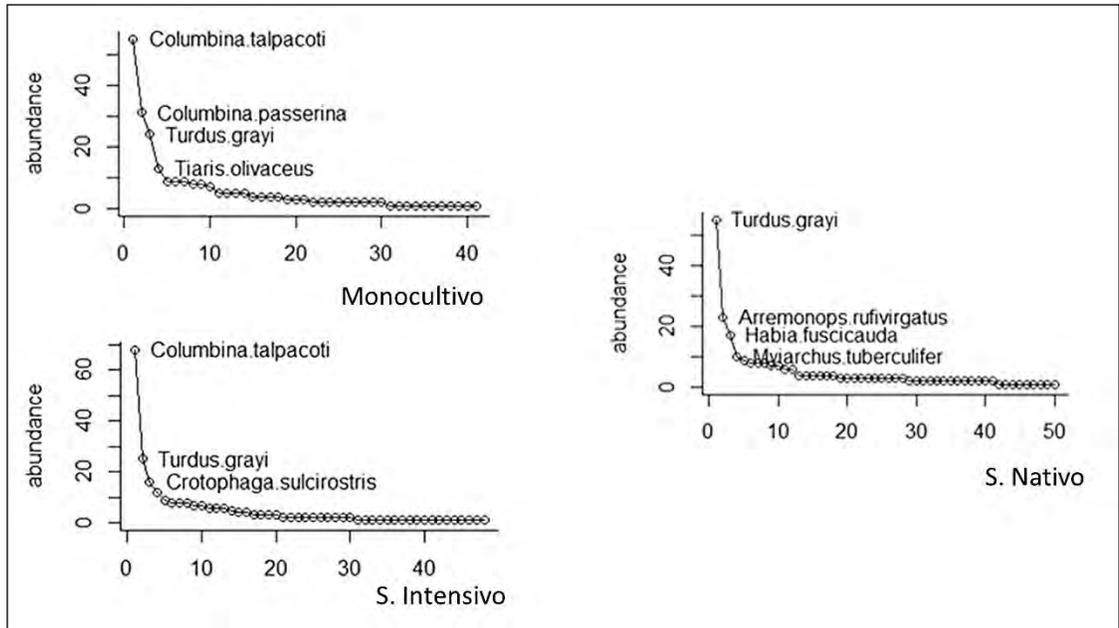
Para esta región es crucial llevar a cabo proyectos de investigación que estudien la relación entre la provisión de servicios ecosistémicos y la producción de ganado, para encontrar soluciones a los conflictos entre la producción de alimentos y la conservación de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos asociados (ej. dispersión, polinización, control de plagas), así como proponer alternativas para un manejo agropecuario productivo y sustentable (Williams et al, 2017, González-Valdivia, 2016 Harvey y Villalobos, 2007).



**Figura 1.** Localización de las unidades de paisaje regional en el estado de Yucatán



**Figura 2.** Riqueza de especies de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) por tipo de uso de suelo en el estado de Yucatán, México. ( $S_{est} \pm 84\% IC$ ).



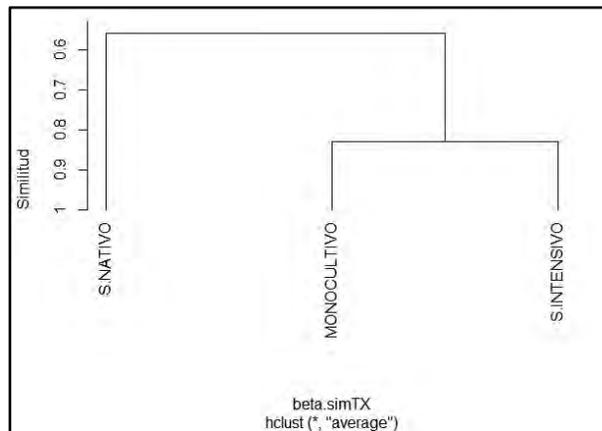
**Figura 3.** Curvas de rango-abundancia de los ensambles de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) por uso de suelo local, en el estado de Yucatán, México.

**Cuadro 1.** Análisis de covarianza (ANCOVA) comparando las pendientes de las curvas de Rango/Abundancia e índice de dominancia (D) de los ensambles de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) entre usos de suelo local en el estado de Yucatán, México. Se resaltan los valores significativos  $p \leq 0.05$ .

	S. NATIVO	MONOCULTIVO
S. NATIVO D=0.0740	*	*
MONOCULTIVO D=0.0885	F = 13.4594 p = 0.000244	*
S. INTENSIVO D = 0.1025	F = 7.8041 p = 0.00521	F = 0.9341 p = 0.3338

**Cuadro 2.** Matriz de similitud por incidencia ( $1-\beta\text{-sim}$ ) entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes), en el estado de Yucatán, México, por uso de suelo local.

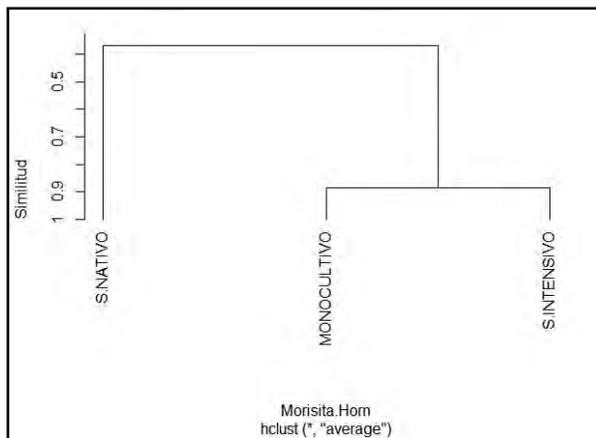
	MONOCULTIVO	S. INTENSIVO
S. INTENSIVO	0.8292683	*
S. NATIVO	0.5121951	0.6041667



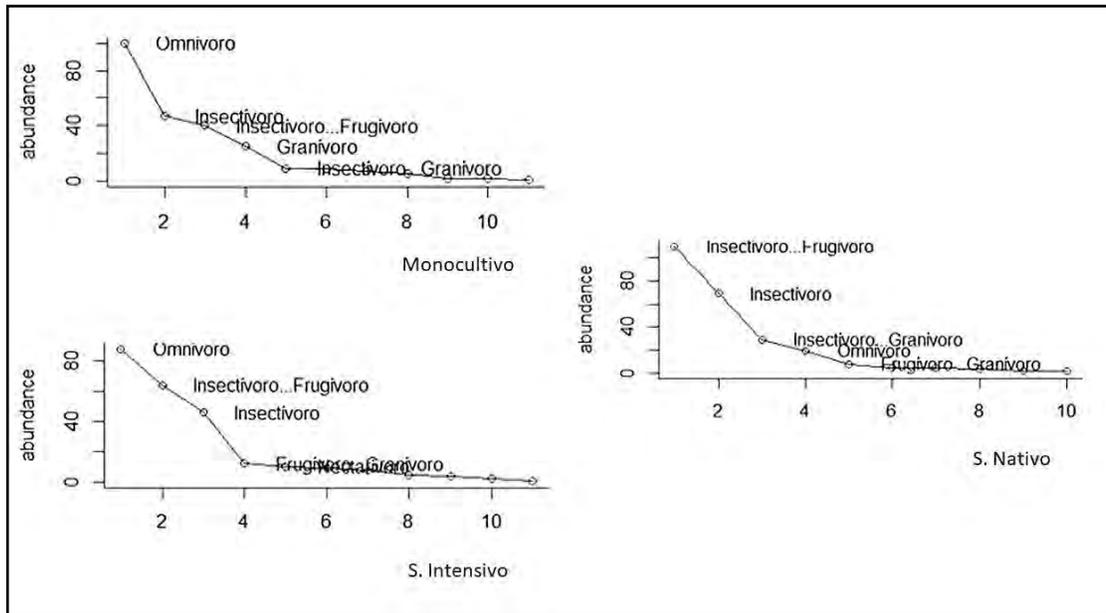
**Figura 4.** Grado de similitud entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México., por uso de suelo local, basado en valores de similitud por incidencias ( $1-\beta\text{-sim}$ ).

**Cuadro 3.** Matriz de similitud por abundancia (1-Morisita-Horn) entre ensambles de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes), en el estado de Yucatán, México, por uso de suelo local.

	MONOCULTIVO	S. INTENSIVO
S. INTENSIVO	0.8856456	*
S. NATIVO	0.3812601	0.362751



**Figura 5.** Grado de similitud entre ensambles de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México., por uso de suelo local, basado en valores de similitud por abundancias (1-Morisita-Horn).



**Figura 6.** Curvas de rango-abundancia por gremio trófico de los ensambles de aves silvestre (registradas por el método de captura en redes), por uso de suelo, en el estado de Yucatán, México

**Cuadro 4.** Análisis de covarianza (ANCOVA) comparando las pendientes de las curvas de rango/abundancia e índice de dominancia de los ensambles de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes) por gremio trófico, entre los usos de suelo, en el estado de Yucatán, México. Se resaltan los valores significativos  $p \leq 0.05$ .

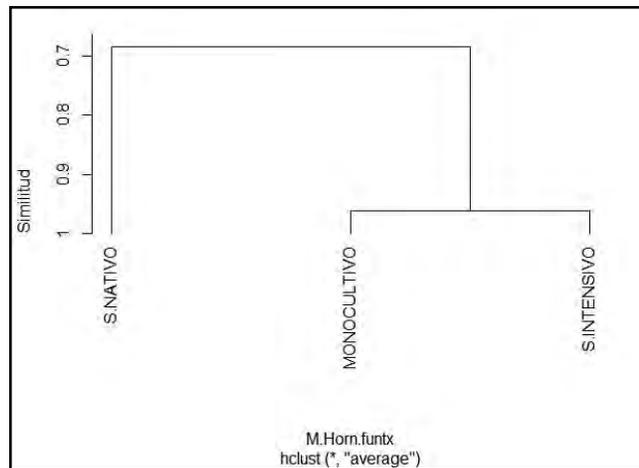
	S. NATIVO	MONOCULTIVO
S. NATIVO D=0.2826	*	*
MONOCULTIVO D=0.2406	F = 3.3623 p = 0.0667	*
S. INTENSIVO D=0.2326	F = 4.5009 p = 0.03388	F = 0.0826 p = 0.7739

**Cuadro 5.** Matriz de similitud por incidencia (1- $\beta$ -sim) por gremios tróficos entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes), por uso de suelo en el estado de Yucatán, México.

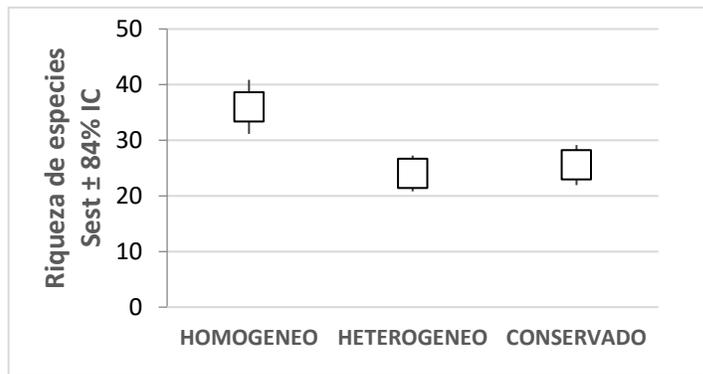
	MONOCULTIVO	S. INTENSIVO
S. INTENSIVO	1	*
S. NATIVO	1	1

**Cuadro 6.** Matriz de similitud por abundancia (1-Morisita-Horn) por gremios tróficos entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes), por uso de suelo en el estado de Yucatán, México.

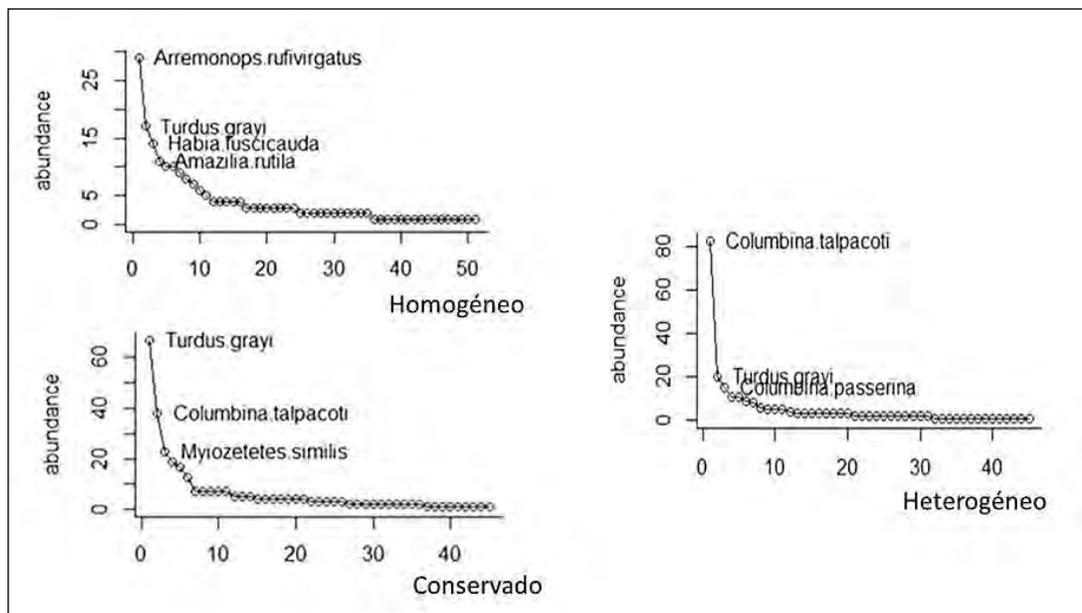
	MONOCULTIVO	S. INTENSIVO
S. INTENSIVO	0.9619021	*
S. NATIVO	0.6115588	0.7582270



**Figura 7.** Matriz de similitud por abundancia (1-Morisita-Horn) por gremios tróficos entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes), por uso de suelo en el estado de Yucatán, México.



**Figura 8.** Riqueza de especies de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) por unidad de paisaje regional en el estado de Yucatán, México. (Sest  $\pm$  84% IC).



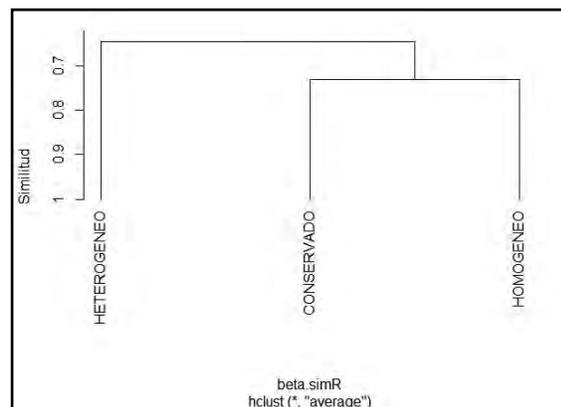
**Figura 9.** Curvas de rango-abundancia de las comunidades de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes) por unidad de paisaje regional, en el estado de Yucatán, México.

**Cuadro 7.** Análisis de covarianza (ANCOVA) comparando las pendientes de las curvas de Rango/Abundancia de las comunidades de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) entre las unidades de paisaje regional, en el estado de Yucatán, México. Se resaltan los valores significativos  $p \leq 0.05$ .

	CONSERVADO	HOMOGENEO
CONSERVADO D=0.0796	*	*
HOMOGENEO D= 0.0488	<b>F = 13.748</b> <b>p = 0.000209</b>	*
HETEROGENEO D=0.1377	F = 0.8359 p = 0.36058	<b>F = 19.1294</b> <b>p = 1.221e-05</b>

**Cuadro 7.** Matriz de similitud por incidencias ( $1-\beta$ -sim) entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes), en el estado de Yucatán, México, por unidad de paisaje regional.

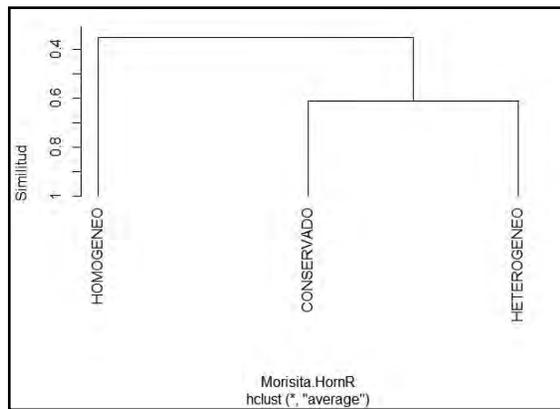
	CONSERVADO	HETEROGENEO
HETEROGENEO	0.6486486	*
HOMOGENEO	0.7297297	0.6428571



**Figura 9.** Grado de similitud entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México., por unidad de paisaje regional, basado en valores de similitud por incidencias ( $1-\beta$ -sim).

**Cuadro 8.** Matriz de similitud por abundancias (1-Morisita-Horn) entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes), en el estado de Yucatán, México, por unidad de paisaje regional.

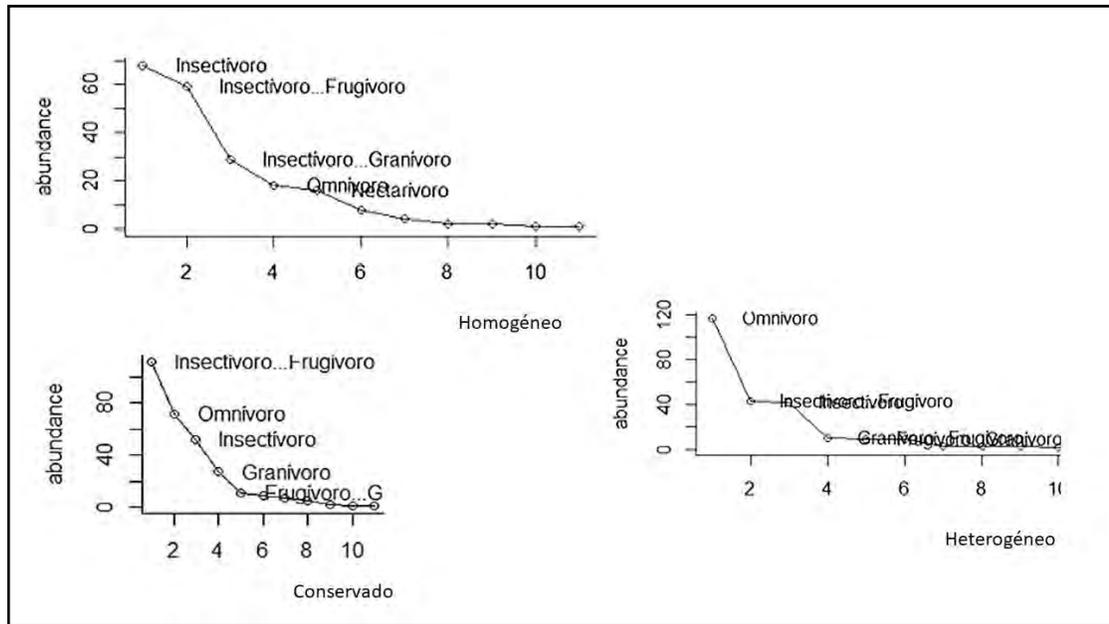
	CONSERVADO	HETEROGENEO
HETEROGENEO	0.6096972	*
HOMOGENEO	0.4900035	0.2135567



**Figura 10.** Grado de similitud entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México., por unidad de paisaje regional, basado en valores de similitud por abundancias (1-Morisita -Horn).

**Cuadro 9.** Análisis de covarianza (ANCOVA) comparando las pendientes de las curvas de rango/abundancia e índice de dominancia de los ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes) por gremio trófico, entre unidades de paisaje regional, en el estado de Yucatán, México. Se resaltan los valores significativos  $p \leq 0.05$ .

	CONSERVADO	HOMOGENEO
CONSERVADO D=0.2342	*	*
HOMOGENEO D=0.2222	F = 0.6567 p = 0.4177	*
HETEROGENEO D=0.3071	F = 1.2138 p = 0.27058	F = 3.1813 p = 0.07449



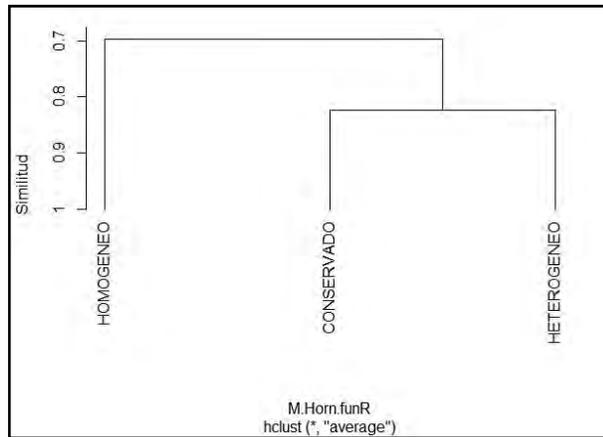
**Figura 11.** Curvas de rango-abundancia por gremio trófico de los ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes), por unidad de paisaje regional, en el estado de Yucatán, México.

**Cuadro 10.** Matriz de similitud por incidencia ( $1-\beta$ -sim) por gremios tróficos entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes), por unidad de paisaje regional en el estado de Yucatán, México.

	CONSERVADO	HETEROGENEO
HETEROGENEO	1	*
HOMOGENEO	1	1

**Cuadro 11.** Matriz de similitud por abundancia (1-Morisita-Horn) por gremios tróficos entre ensamblajes de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes), por unidad de paisaje regional, en el estado de Yucatán, México.

	CONSERVADO	HETEROGENEO
HETEROGENEO	0.8241919	*
HOMOGENEO	0.8081283	0.5866434



**Figura 12.** Grado de similitud por gremios tróficos entre ensambles de aves silvestres (registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México, por unidad de paisaje regional, basado en valores de similitud por abundancias (1-Morisita -Horn).

## REFERENCIAS

- 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 & vectors*, 8(1), 1.
- All About Birds. <http://www.allaboutbirds.org/guide>.
- Andrade y Rubio-Torgler (1994). Sustainable use of the tropical rain forest: Evidence from the avifauna in a shifting-cultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. *Conserv. Biol.* 8, 545-554.
- Berlanga, H., H. Gómez de Silva, V.M. Vargas-Canales, V. Rodríguez-Contreras, L.A. Sánchez-González, R. Ortega-Alvarez y R. Calderón-Parra (2015). Aves de México: Lista actualizada de especies y nombres comunes. CONABIO, México, D.F.
- Borcard, D. et al. (2011). Numerical Ecology with R, Use R. doi: 10.1007/978-1-4419-7976-6\_4, Springer Science Business Media.
- Bradley, C. A., Gibbs, S. E., & Altizer, S. (2008). Urban land use predicts West Nile virus exposure in songbirds. *Ecological Applications*, 18(5), 1083-1092.
- Bregman, T. P., Lees, A. C., MacGregor, H. E., Darski, B., de Moura, N. G., Aleixo, A. & Tobias, J. A. (2016). Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests. *Proc. R. Soc. B.* 283(1844), p. 2016-1289. The Royal Society.
- Broom, D. M., Galindo, F. A. & Murgueitio, E. (2013). Sustainable, efficient livestock production with high biodiversity and good welfare for animals. *Proc. R. Soc. B.* 280(1771), 2013-2025. The Royal Society.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., de Freitas, S. M., & Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184, 117-126.
- Cerezo, Alexis, Robbins, Chandler S, & Dowell, Barbara. (2009). Uso de hábitats modificados por aves dependientes de bosque tropical en la región caribeña de Guatemala. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2), 401-419.
- Cerezo, A., Perelman, S., & Robbins, C. S. (2010). Landscape-level impact of tropical forest loss and fragmentation on bird occurrence in eastern Guatemala. *Ecological Modelling*, 221(3), 512-526.
- Céspedes-Flores, S. E., & Moreno-Sánchez, E. (2010). Estimación del valor de la pérdida de recurso forestal y su relación con la reforestación en las entidades federativas de México. *Investigación ambiental*, 2(2), 5-13.
- Coetzee, B. W., & Chown, S. L. (2016). Land-use change promotes avian diversity at the expense of species with unique traits. *Ecology and Evolution*, 6(21), 7610-7622.
- Colwell, R.K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. Persistent URL <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>

- Cortés-Ramírez, G., Gordillo-Martínez, A., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2012). Patrones biogeográficos de las aves de la península de Yucatán. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(2), 530-542.
- Crawley, Michael J. (2013). *The R Book*. 2nd Ed. John Wiley & Sons, Ltd.
- Daily, G. C., Ceballos, G., Pacheco, J., Suzán, G., & Sánchez-Azofeifa, Arturo. (2003). Countryside biogeography of neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology*, 17(6), 1814-1826.
- DeClerck, F. A., Chazdon, R., Holl, K. D., Milder, J. C., Finegan, B., Martínez-Salinas, A. & Ramos, Z. (2010). Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological conservation*, 143(10), 2301-2313.
- Deconchat, M., Brockerhoff, E. G., & Barbaro, L. (2009). Effects of surrounding landscape composition on the conservation value of native and exotic habitats for native forest birds. *Forest Ecology and Management*, 258, S196-S204.
- Dorresteyn, I., Nimmo, D. G., Loos, J., Hanspach, J., Moga, C. I., David, A. & Fisher, J. (2018) A new world for old landscapes: Land-use intensification and bird conservation in a traditional farming landscape. Online first paper: *North-Western Journal of Zoology*. 2018: e171605
- Durán-García, R. & Méndez-González, M. (2010). Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, Conabio, Seduma. Mérida, Yuc. 496 pp.
- Evans, K. L., Gaston, K. J., Sharp, S. P., McGowan, A., Simeoni, M., & Hatchwell, B. J. (2009). Effects of urbanisation on disease prevalence and age structure in blackbird *Turdus merula* populations. *Oikos*, 118(5), 774-782.
- Fajardo ND, Johnston R, Neira LA. (2008). Sistemas ganaderos amigos de las aves. Ganadera del Futuro (eds E Murgueitio, CA Cuartas, JF Naranjo), pp. 171–203. Cali, Colombia: Fundación CIPAV.
- Flynn, D. F., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., ... & DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, 12(1), 22-33.
- González-Valdivia, N., Barba-Macías, E., Hernández-Daumás, S., & Ochoa-Gaona, S. (2014). Avifauna en sistemas silvopastoriles en el Corredor Biológico Mesoamericano, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical*, 62(3).
- González-Valdivia, N. A., Casanova-Lugo, F., & Cetzal-Ix, W. (2016). Sistemas agroforestales y biodiversidad. *Agroproductividad*. 9(9): 56-60.
- Gosler, A. G. (1991). On the use of greater covert moult and pectoral muscle as measures of condition in passerines with data for the Great Tit *Parus major*. *Bird Study*, 38(1), 1-9.
- Greenberg, R., Bichier, P., & Sterling, J. (1997). Acacia, cattle and migratory birds in southeastern Mexico. *Biological Conservation*, 80(3), 235-247.
- Greenberg, R., Bichier, P., & Sterling, J. (1997). Bird populations in rustic and planted shade coffee plantations of Eastern Chiapas, Mexico. *Biotropica*. 29(4), 501-514.
- Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Editions, Barcelona. www.hbw.com
- Harvey, C. A., Villanueva, C., Villacís, J., Chacón, M., Muñoz, D., López, M. & Navas, A. (2005). Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes. *Agriculture, ecosystems & environment*, 111(1), 200-230.

- Harvey, C. A., Medina, A., Sánchez, D. M., Vílchez, S., Hernández, B., Saenz, J. C., & Sinclair, F. L. (2006). Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological applications*, 16(5), 1986-1999.
- Harvey, C. A., & Villalobos, J. A. G. (2007). Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2257-2292.
- Howell & Webb. (1995). A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press. E.U.A.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H. and Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol Evol*, 7: 1451–1456.
- INEGI:[http://www.cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/yuc/territorio/recursos\\_naturales.aspx?tema=me&e=31](http://www.cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/yuc/territorio/recursos_naturales.aspx?tema=me&e=31)
- Jiménez-Osornio, J. J., Ruenes, M. D. R., & Montañez, P. (1999). Agrodiversidad de los solares de la Península de Yucatán. *Red, Gestión de Recursos Naturales*, 14, S30-S40.
- Kormann, U. G., Hadley, A. S., Tschardtke, T., Betts, M. G., Robinson, W. D., & Scherber, C. (2018). Primary rainforest amount at the landscape scale mitigates bird biodiversity loss and biotic homogenization. *Journal of Applied Ecology*, 55(3), 1288-1298.
- Laurance, W. F., Sayer, J., & Cassman, K. G. (2014). *Agricultural expansion and its impacts on tropical nature*. *Trends in ecology & evolution*, 29(2), 107-116.
- Lepage, D. (2015). Checklist of the birds of Yucatan Peninsula. Avibase, the world bird database. <http://avibase.bscoc.org/checklist.jsp?lang=ES&region=mx&list=hbw&format=1>
- Lopes, L. E., Fernandes, A. M., Medeiros, M. C., & Marini, M. Â. (2016). A classification scheme for avian diet types. *Journal of Field Ornithology*, 87(3), 309-322.
- MacGregor-Fors, I., González-García, F., Hernández-Lara, C., Santiago-Alarcón, D. (2018). Where are the Birds in the matrix? Avian Diversity in a Neotropical Landscape Mosaic. *W. J. Ornit.*
- MacGregor-Fors, I. & Payton, M. E. (2013). Contrasting diversity values: statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *PLoS One*, 8(2), e56794.
- MacGregor-Fors, I. & Schondube, J. E. (2011). Use of tropical dry forests and agricultural areas by Neotropical bird communities. *Biotropica*, 43(3), 365-370.
- Magurran A.E. & McGill B.J. (2011). *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press.
- Mahood, S. P., Lees, A. C., & Peres, C. A. (2012). Amazonian countryside habitats provide limited avian conservation value. *Biodiversity and Conservation*, 21(2), 385-405.
- Maya-Elizarrarás, E., & Schondube, J. E. (2015). Birds, charcoal and cattle: Bird community responses to human activities in an oak forest landscape shaped by charcoal extraction. *Forest Ecology and Management*, 335, 118-128.
- Mori, A. S., Furukawa, T., & Sasaki, T. (2013). Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88(2), 349-364.
- Múnera E, Bock BC, Bolivar DM, Botero JA. (2008). Composición y estructura de la avifauna en diferentes hábitats en el departamento de Córdoba, Colombia. *Ganadería del Futuro* (eds E Murgueitio, CA Cuartas, JF Naranjo), pp. 205–225. Cali, Colombia: Fundación CIPAV.

- Murgueitio E, Ibrahim M. (2008). Ganadería y medio ambiente en América Latina. In Ganadería del Futuro (eds E Murgueitio, CA Cuartas, JF Naranjo), pp. 19–39. Cali, Colombia: Fundación CIPAV.
- Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, A. T., Berlanga-García, H., & Sánchez-González, L. A. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, 476-495.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*. Jueves 30 de diciembre de 2010. Segunda Sección.
- Ortega-Álvarez, R., & MacGregor-Fors, I. (2009). Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity, and composition. *Landscape and Urban Planning*, 90(3), 189-195.
- Peterson, Chalif. (2008). Aves de México. Guía de Campo. Ed. Diana, 477pp.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., & DeSante, D. F. B. Milá. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA Pacific Southwest Research station, Forest service, US Department of Agriculture., 1996.
- Randall, N. J., Blitvich, B. J., & Blanchong, J. A. (2013). Association between agricultural land use and West Nile Virus antibody prevalence in Iowa birds. *Journal of wildlife diseases*, 49(4), 869-878.
- Rivera, Leonardo Fabio; Armbrecht, Inge; Calle, Zoraida. (2013) Silvopastoral systems and ant diversity conservation in a cattle-dominated landscape of the Colombian Andes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 181,188–194.
- Tobar-López D., Ibrahim M. (2008). Valor de los sistemas silvopastorales para conservar la biodiversidad en fincas y paisajes ganaderos en América Central. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 40 p.
- Tscharntke, T., Sekercioglu, C. H., Dietsch, T. V., Sodhi, N. S., Hoehn, P., & Tylianakis, J. M. (2008). Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology*, 89(4), 944-951.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, 143(10), 2270-2279.
- Urquiza-Haas, T., Peres, C. A., & Dolman, P. M. (2011). Large vertebrate responses to forest cover and hunting pressure in communal landholdings and protected areas of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Animal Conservation*, 14(3), 271-282.55.
- Williams, D. R., Alvarado, F., Green, R. E., Manica, A., Phalan, B., & Balmford, A. (2017). Land-use strategies to balance livestock production, biodiversity conservation and carbon storage in Yucatán, Mexico. *Global Change Biology*. 23(12). 5260-5272
- Yim, O., & Ramdeen, K. T. (2015). Hierarchical cluster analysis: comparison of three linkage measures and application to psychological data. *The quantitative methods for psychology*, 11(1), 8-21.

## ANEXOS

### Anexo I: Caracterización de las especies capturadas.

**Cuadro 12.** Caracterización de las especies capturadas por red de niebla en el estado de Yucatán: Nombre científico, nombre común, orden, familia, estacionalidad, endemismo, gremio trófico, índice de reservorio competente (IRC), categoría de riesgo NOM-059-SEMARNAT-2010, categoría de riesgo IUCN.

ESPECIE	NOMBRE COMUN	ORDEN	FAMILIA	ESTACIONALIDAD	ENDEMISMO	GREMIO	IRC	NOM	UCN
<i>Chaetura vauxi</i>	Vencejo de Vaux	Apodiformes	Apodidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Amazilia rutila</i>	Colibrí Canelo	Apodiformes	Trochilidae	R		Nectarívoro	ND		LC
<i>Amazilia yucatanensis</i>	Colibrí Vientre Canelo	Apodiformes	Trochilidae	R	CE	Nectarívoro	ND		LC
<i>Anthracothorax prevostii</i>	Colibrí Garganta Negra	Apodiformes	Trochilidae	R		Nectarívoro	ND		LC
<i>Campylopterus curvipennis</i>	Fandanguero Mexicano	Apodiformes	Trochilidae	R		Nectarívoro	ND		LC
<i>Archilochus colubris</i>	Colibrí Garganta Rubí	Apodiformes	Trochilidae	MI		Nectarívoro	ND		LC
<i>Nyctidromus albigolis</i>	Chotacabras Pauraque	Caprimulgiformes	Caprimulgidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Chordeiles acutipennis</i>	Chotacabras Menor	Caprimulgiformes	Caprimulgidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Claravis pretiosa</i>	Tórtola azul	Columbiformes	Columbidae	R		Omnívoro	0.53		LC
<i>Columbina passerina</i>	Tortolita Pico Rojo	Columbiformes	Columbidae	R		Omnívoro	0.8		LC
<i>Columbina talpacoti</i>	Tortolita canela	Columbiformes	Columbidae	R		Omnívoro	0.8		LC
<i>Leptotila verreauxi</i>	Paloma Arroyera	Columbiformes	Columbidae	R		Omnívoro	0.53		LC
<i>Patagioenas flavirostris</i>	Paloma Morada	Columbiformes	Columbidae	R		Frugívoro / Granívoro	0.53		LC
<i>Zenaida asiatica</i>	Paloma Alas Blancas	Columbiformes	Columbidae	R		Granívoro / Frugívoro	0.8		LC
<i>Eumomota superciliosa</i>	Momoto Cejas Azules	Coraciiformes	Momotidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Momotus momota</i>	Momoto Corona Azul	Coraciiformes	Momotidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Crotophaga sulcirostris</i>	Garrapatero Pijui	Cuculiformes	Cuculidae	R		Insectívoro	ND		LC

<i>Piaya cayana</i>	Cucillo canelo	Cuculiformes	Cuculidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Colinus nigrogularis</i>	Codorniz Yucateca	Galliformes	Odontophoridae	R	CE	Granívoro	0		LC
<i>Cardinalis cardinalis</i>	Cardenal Rojo	Passeriformes	Cardinalidae	R		Granívoro / Insectívoro	0.37		LC
<i>Cyanocompsa parellina</i>	Colorín Azulnegro	Passeriformes	Cardinalidae	R		Granívoro / Frugívoro	0.37		LC
<i>Granatellus sallaei</i>	Granatelo Yucateco	Passeriformes	Cardinalidae	R		Insectívoro	0.37		LC
<i>Habia fuscicauda</i>	Piranga Hormiguera Garganta Roja	Passeriformes	Cardinalidae	R		Insectívoro / Frugívoro	0.37		LC
<i>Passerina ciris</i>	Colorín Sietecolores	Passeriformes	Cardinalidae	MI		Granívoro / Insectívoro	0.37	Pr	NT
<i>Passerina cyanea</i>	Colorín Azul	Passeriformes	Cardinalidae	MI		Granívoro / Insectívoro	0.37		LC
<i>Pheucticus ludovicianus</i>	Picogordo Degollado	Passeriformes	Cardinalidae	MI		Insectívoro / Granívoro	0.37		LC
<i>Piranga roseogularis</i>	Piranga Yucateca	Passeriformes	Cardinalidae	R	CE	Granívoro / Insectívoro	0.37		LC
<i>Passerina caerulea</i>	Picogordo Azul	Passeriformes	Cardinalidae	MI		Insectívoro / Granívoro	0.37		LC
<i>Saltator atriceps</i>	Saltador Cabeza Negra	Passeriformes	Cardinalidae	R		Frugívoro / Granívoro	0.37		LC
<i>Saltator coerulescens</i>	Saltador Gris	Passeriformes	Cardinalidae	R		Frugívoro / Granívoro	0.37		LC
<i>Cyanocorax yucatanicus</i>	Chara Yucateca	Passeriformes	Corvidae	R	CE	Insectívoro / Granívoro	1.73		LC
<i>Xiphorhynchus flavigaster</i>	Trepatroncos bigotudo	Passeriformes	Dendrocolaptidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Arremonops rufivirgatus</i>	Rascador Oliváceo	Passeriformes	Emberizidae	R	CE	Insectívoro / Granívoro	1.7		LC
<i>Sporophila torqueola</i>	Semillero de Collar	Passeriformes	Emberizidae	R		Granívoro	1.7		LC
<i>Tiaris olivaceus</i>	Semillero Oliváceo	Passeriformes	Emberizidae	R		Granívoro	1.7		LC
<i>Volatinia jacarina</i>	Semillero Brincador	Passeriformes	Emberizidae	R		Granívoro	1.7		LC
<i>Spinus psaltria</i>	Jilguerito Dominicó	Passeriformes	Fringillidae	R		Granívoro	1.29		LC
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	Golondrina Alas Aserradas	Passeriformes	Hirundinidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Hirundo rustica</i>	Golondrina Tijereta	Passeriformes	Hirundinidae	MI		Insectívoro	ND		LC
<i>Petrochelidon fulva</i>	Golondrina Pueblera	Passeriformes	Hirundinidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Amblycercus holosericeus</i>	Cacique Pico Claro	Passeriformes	Icteridae	R		Insectívoro	0.64		LC
<i>Icterus auratus</i>	Calandria Dorso Naranja	Passeriformes	Icteridae	R	CE	Insectívoro / Frugívoro	0.64		LC

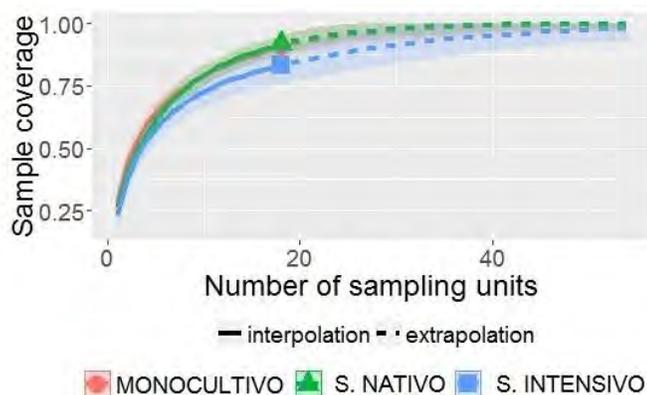
<i>Icterus cucullatus</i>	Calandria Dorso Negro Menor	Passeriformes	Icteridae	R	SE	Insectívoro / Nectarívoro	0.64		LC
<i>Quiscalus mexicanus</i>	Zanate Mayor	Passeriformes	Icteridae	R		Omnívoro	1.37		LC
<i>Molothrus aeneus</i>	Tordo Ojos Rojos	Passeriformes	Icteridae	R		Granívoro / Insectívoro	0		LC
<i>Dives dives</i>	Tordo Cantor	Passeriformes	Icteridae	R		Omnívoro	0.64		LC
<i>Icterus gularis</i>	Calandria Dorso Negro Mayor	Passeriformes	Icteridae	R		Insectívoro / Frugívoro	0.64		LC
<i>Dumetella carolinensis</i>	Mauillador Gris	Passeriformes	Mimidae	MI		Omnívoro	0.08		LC
<i>Melanoptila glabrirostris</i>	Mauillador Negro	Passeriformes	Mimidae	R	CE	Insectívoro / Frugívoro	0.19	Pr	NT
<i>Mimus gilvus</i>	Centzontle Tropical	Passeriformes	Mimidae	R		Omnívoro	0.29		LC
<i>Geothlypis formosa</i>	Chipe Patilludo	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro	2.3		LC
<i>Geothlypis poliocephala</i>	Mascarita Pico Grueso	Passeriformes	Parulidae	R		Insectívoro	2.3		LC
<i>Helmitheros vermivorum</i>	Chipe Gusanero	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro	2.3		LC
<i>Icteria virens</i>	Chipe Grande	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro / Frugívoro	2.3		LC
<i>Parkesia noveboracensis</i>	Chipe Charquero	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro	2.3		LC
<i>Protonotaria citrea</i>	Chipe Dorado	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro	2.3		LC
<i>Seiurus aurocapilla</i>	Chipe Suelero	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro	2.3		LC
<i>Setophaga citrina</i>	Chipe Encapuchado	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro	1		LC
<i>Setophaga magnolia</i>	Chipe de Magnolias	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro	1		LC
<i>Geothlypis trichas</i>	Mascarita Común	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro	2.3		LC
<i>Setophaga ruticilla</i>	Pavito Migratorio	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro	1		LC
<i>Mniotilta varia</i>	Chipe Trepador	Passeriformes	Parulidae	MI		Insectívoro	2.3		LC
<i>Setophaga petechia</i>	Chipe Amarillo	Passeriformes	Parulidae	R		Insectívoro	1		LC
<i>Polioptila caerulea</i>	Perlita Azulgris	Passeriformes	Poliptilidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Ramphocaenus melanurus</i>	Saltón Picudo	Passeriformes	Poliptilidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Thamnophilus doliatus</i>	Batará Barrado	Passeriformes	Thamnophilidae	R		Insectívoro	ND		LC

<i>Eucometis penicillata</i>	Tangara Cabeza Gris	Passeriformes	Thraupidae	R		nsectívoro / Frugívoro	ND	Pr	LC
<i>Pheugopedius maculipectus</i>	Saltapared Moteado	Passeriformes	Troglodytidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Thryothorus ludovicianus</i>	Saltapared de Carolina	Passeriformes	Troglodytidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Troglodytes aedon musculus</i>	Saltapared Común	Passeriformes	Troglodytidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Uropsila leucogastra</i>	Saltapared Vientre Blanco	Passeriformes	Troglodytidae	R	CE	Insectívoro	ND		LC
<i>Catharus ustulatus</i>	Zorzal de Antejos	Passeriformes	Turdidae	MI		nsectívoro / Frugívoro	0.1		LC
<i>Turdus grayi</i>	Mirlo Café	Passeriformes	Turdidae	R		nsectívoro / Frugívoro	1.04		LC
<i>Pachyrhamphus aglaiae</i>	Cabezón Degollado	Passeriformes	Tyrannidae	R		nsectívoro / Frugívoro	ND		LC
<i>Attila spadiceus</i>	Mosquero Atila	Passeriformes	Tyrannidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Contopus cinereus</i>	Papamoscas tropical	Passeriformes	Tyrannidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Empidonax minimus</i>	Papamoscas Chico	Passeriformes	Tyrannidae	MI		Insectívoro	ND		LC
<i>Empidonax virescens</i>	Papamoscas Verdoso	Passeriformes	Tyrannidae	T		Insectívoro	ND		LC
<i>Myiarchus tuberculifer</i>	Papamoscas Triste	Passeriformes	Tyrannidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Myiarchus tyrannulus</i>	Papamoscas Gritón	Passeriformes	Tyrannidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Myiopagis viridicata</i>	Mosquerito Verdoso	Passeriformes	Tyrannidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Myiozetetes similis</i>	Luisito Común	Passeriformes	Tyrannidae	R		nsectívoro / Frugívoro	ND		LC
<i>Oncostoma cinereigulare</i>	Mosquerito Pico Curvo	Passeriformes	Tyrannidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Luis Bienteveo	Passeriformes	Tyrannidae	R		nsectívoro / Frugívoro	ND		LC
<i>Pyrocephalus rubinus</i>	Papamoscas Cardenalito	Passeriformes	Tyrannidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Tolmomyias sulphurescens</i>	Mosquerito Ojos Blancos	Passeriformes	Tyrannidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Tyrannus melancholicus</i>	Tirano Pirirí	Passeriformes	Tyrannidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Elaenia flavogaster</i>	Mosquero Elenia Copetón	Passeriformes	Tyrannidae	R		Insectívoro	ND		LC
<i>Empidonax spp.</i>	Papamoscas	Passeriformes	Tyrannidae			Insectívoro	ND		LC
<i>Megarynchus pitangua</i>	Luis Pico Grueso	Passeriformes	Tyrannidae	R		nsectívoro / Frugívoro	ND		LC

<i>Cyclarhis gujanensis</i>	Vireón Cejas Canela	Passeriformes	Vireonidae	R		nsectívoro / Frugívoro	ND		LC
<i>Vireo flavifrons</i>	Vireo Garganta Amarilla	Passeriformes	Vireonidae	MI		nsectívoro / Frugívoro	ND		LC
<i>Vireo flavoviridis</i>	Vireo Verdeamarillo	Passeriformes	Vireonidae	MV		nsectívoro / Frugívoro	ND		LC
<i>Vireo griseus</i>	Vireo Ojos Blancos	Passeriformes	Vireonidae	MI		nsectívoro / Frugívoro	ND		LC
<i>Vireo pallens</i>	Vireo Manglero	Passeriformes	Vireonidae	R		nsectívoro / Frugívoro	ND	Pr	LC
<i>Colaptes rubiginosus</i>	Carpintero Olivo	Piciformes	Picidae	R		Insectívoro	0.12		LC
<i>Melanerpes aurifrons</i>	Carpintero Cheje	Piciformes	Picidae	R		nsectívoro / Frugívoro	0.12		LC
<i>Dryobates scalaris</i>	Carpintero Mexicano	Piciformes	Picidae	R		nsectívoro / Frugívoro	0.12		LC
<i>Amazona albifrons</i>	Loro Frente Blanca	Psittaciformes	Psittacidae	R		Frugívoro / Granívoro	0	Pr	LC
<i>Glaucidium brasilianum</i>	Tecolote Bajero	Strigiformes	Strigidae	R		nsectívoro / Carnívoro	0.66		LC

## Anexo II: Evaluación del esfuerzo muestral.

### Curvas de rarefacción/extrapolación por tipo de uso de suelo.



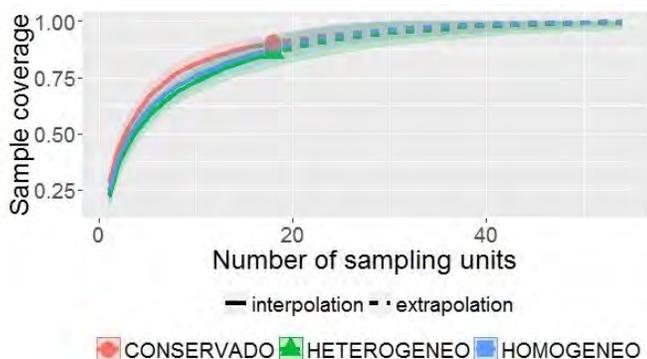
**1) Monocultivo:**  
Cobertura muestral estimada:  
0.91%

**2) Silvopastoril intensivo:**  
Cobertura muestral estimada: 0.83%

**3) Silvopastoril nativo:**  
Cobertura muestral estimada: 0.92%

**Figura 13.** Cobertura muestral alcanzada (% de especies del total calculado) por unidad de muestreo, por uso de suelo en Yucatán, México. Las líneas continuas muestran la cobertura muestral alcanzada en los días de muestreo realizados. Las líneas punteadas muestran los días necesarios para alcanzar la completitud de la muestra.

### Curvas de rarefacción/extrapolación por unidad de paisaje regional



**1) Homogéneo:**  
Cobertura muestral estimada:0.88%

**2) Heterogéneo:**  
Cobertura muestral estimada:0.86%

**3) Conservado:**  
Cobertura muestral estimada:0.90%

**Figura 14.** Cobertura muestral alcanzada (% de especies del total calculado) por unidad de muestreo, por unidad de paisaje regional en Yucatán, México. Las líneas continuas muestran la cobertura muestral alcanzada en los días de muestreo realizados. Las líneas punteadas muestran los días necesarios para alcanzar la completitud de la muestra.

**Anexo III: Diversidad alfa taxonómica.**

**Cuadro 13.** Especies, número de individuos y dominancia (1- Simpson) por unidad de paisaje local y regional en los ensambles de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México.

UPR	INDIVIDUOS	ESPECIES	DOMINANCIA D	UPL	INDIVIDUOS	ESPECIES	DOMINANCIA
HOMOGÉNEO	212	52	0.04886280	HM/MC	54	19	0.09573241
				HM/IN	60	26	0.06036140
				HM/NA	98	31	0.08496732
CONSERVADO	302	46	0.07960429	CN/MC	119	25	0.10803537
				CN/IN	87	23	0.09573241
				CN/NA	96	25	0.18415994
HETEROGÉNEO	243	46	0.13771265	HT/MC	77	21	0.22952710
				HT/IN	103	26	0.28258362
				HT/NA	77	21	0.09496348

**Cuadro 14.** Especies, número de individuos y dominancia (1- Simpson) por uso de suelo, en los ensambles de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México.

USO SUELO	INDIVIDUOS	ESPECIES	DOMINANCIA
MONOCULTIVO	250	41	0.08833123
SILVOPASTORIL INTENSIVO	250	48	0.10259142
SILVOPASTORIL NATIVO	271	50	0.07400547

**Anexo IV. Diversidad alfa por gremio trófico.**

**Cuadro 15.** Gremios tróficos presentes y dominancia (1- Simpson) por unidad de paisaje local y regional, en los ensamblajes de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México.

UPR	GREMIOS PRESENTES	DOMINANCIA	UPL	GREMIOS PRESENTES	DOMINANCIA
HOMOGENEO	11	0.2222633	HM/MC	7	0.1787774
			HM/IN	8	0.2149173
			HM/NA	9	0.2618224
CONSERVADO	11	0.2341439	CN/MC	9	0.2656671
			CN/IN	8	0.2495194
			CN/NA	8	0.4209919
HETEROGENEO	11	0.3071376	HT/MC	8	0.3956171
			HT/IN	10	0.3094963
			HT/NA	5	0.2772011

**Cuadro 16.** Gremios tróficos presentes y dominancia (1- Simpson) por uso de suelo, en los ensamblajes de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México.

USO SUELO	GREMIOS PRESENTES	DOMINANCIA
MONOCULTIVO	11	0.2406038
SILVOPASTORIL INTENSIVO	11	0.2326378
SILVOPASTORIL NATIVO	10	0.2825976

**Cuadro 17.** Número de individuos por gremio trófico por unidad de paisaje local en los ensambles de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México.

Gremio Trófico	Unidad de paisaje local								
	HM/MC	HM/IN	HT/IN	CN/IN	CN/MC	CN/NA	HT/NA	HT/MC	HM/NA
Frugívoro/Granívoro	0	1	8	3	1	7	0	1	1
Granívoro	4	2	0	6	18	3	0	3	2
Granívoro/Frugívoro	0	0	5	0	2	0	0	5	2
Granívoro/Insectívoro	0	0	1	0	1	0	0	1	4
Insectívoro	10	19	9	18	20	14	16	17	39
Insectívoro/Carnívoro	1	0	2	0	0	1	1	0	0
Insectívoro/Frugívoro	13	17	13	34	24	54	27	3	29
Insectívoro/Granívoro	9	7	1	1	0	8	8	0	13
Insectívoro/Nectarívoro	0	1	2	1	4	0	0	1	0
Nectarívoro	7	5	1	4	2	1	0	0	4
Omnívoro	7	8	60	20	47	5	11	46	3

**Cuadro 18.** Número de individuos por gremio trófico por unidad de paisaje regional en los ensamblajes de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México.

Gremio Trófico	Unidad de paisaje regional		
	Heterogéneo	Homogéneo	Conservado
Frugívoro/Granívoro	9	2	11
Granívoro	3	8	27
Granívoro/Frugívoro	10	2	2
Granívoro/Insectívoro	2	4	1
Insectívoro	42	68	52
Insectívoro/Carnívoro	3	1	1
Insectívoro/Frugívoro	43	59	112
Insectívoro/Granívoro	9	29	9
Insectívoro/Nectarívoro	3	1	5
Nectarívoro	1	16	7
Omnívoro	117	18	72

**Cuadro 19.** Número de individuos por gremio trófico por uso de suelo en los ensambles de aves silvestres (Registradas por el método de captura en redes) en el estado de Yucatán, México.

Gremio Trófico	Uso de suelo		
	Silvopastoril Nativo	Monocultivo	Silvopastoril Intensivo
Granívoro	5	25	8
Granívoro/Frugívoro	2	7	5
Granívoro/Insectívoro	4	2	1
Insectívoro	69	47	46
Insectívoro/Carnívoro	2	1	2
Insectívoro/Frugívoro	110	40	64
Insectívoro/Granívoro	29	9	9
Insectívoro/Nectarívoro	0	5	4
Nectarívoro	5	9	10
Omnívoro	19	100	88

CAPÍTULO II. ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE AVES  
RESERVORIOS DEL VIRUS DEL OESTE DEL NILO Y SEROPREVALENCIA  
EN PAISAJES AGROPECUARIOS EN EL ESTADO DE YUCATÁN.

## RESUMEN

Los cambios de uso de suelo y la fragmentación de los hábitats con fines agropecuarios pueden afectar patrones de diversidad a través de diferentes escalas espaciales. Estos cambios en la estructura y composición de las comunidades repercuten sobre procesos ecológicos, como las interacciones parásito-hospedero y las dinámicas de las enfermedades infecciosas. Desde la llegada del virus del oeste del Nilo (VON) a México, se ha reportado la emergencia y prevalencia de este virus en aves silvestres, sin embargo, es escasa la información acerca de los aspectos ecológicos que pueden influenciar la presencia del virus en nuestro país. El estado de Yucatán es una de las regiones con mayor diversidad en nuestro país, y una de las más afectadas por la conversión de uso de suelo para la producción agropecuaria. El conocimiento del impacto de la ganadería sobre la biodiversidad y las dinámicas de transmisión del VON es necesario para tomar decisiones con respecto al manejo del paisaje y los usos de suelo, proponiendo alternativas para un manejo agropecuario productivo, sustentable y con un bajo impacto en la salud pública.

En el presente trabajo describimos la estructura de los ensambles de aves silvestres residentes capturadas con redes de niebla, en función de su competencia como reservorios de VON, así como la prevalencia de la infección por VON en dichos ensambles mediante detección por ELISA de bloqueo de epítopes, bajo tres tipos de uso de suelo agropecuario en el estado de Yucatán: monocultivo, silvopastoril intensivo y silvopastoril nativo, tanto a escala de la unidad de producción o rancho (escala local) como del paisaje de la matriz circundante, comprendida en círculos de 20 km de radio y caracterizada por el tipo de uso de suelo dominante (escala regional).

A nivel local se presentó un gradiente en las abundancias de reservorios y en la dominancia de los ensambles frente a la perturbación del hábitat, donde el uso silvopastoril nativo fue el más equitativo y el que presentó la menor abundancia de reservorios competentes. A escala regional no observamos diferencias significativas en la estructura de los ensambles.

Al analizar la influencia del uso de suelo a nivel local y regional, así como de la riqueza de especies y la dominancia de los ensamblajes sobre la seroprevalencia de VON, mostramos que las características del uso silvopastoril intensivo y del paisaje regional homogéneo, tienen un efecto positivo significativo sobre la prevalencia. La falta de una relación significativa entre la riqueza de especies, dominancia y prevalencia de VON, sugiere que pueden ser otros factores, como la composición de las comunidades de los vectores y las preferencias alimenticias de los mismos, el índice de competencia de cada especie aviar, y las características del paisaje, los que determinen la dinámica de transmisión y mantenimiento de la infección por VON en la región.

**Palabras clave:** diversidad de aves, paisaje agropecuario, escalas de paisaje, virus del oeste del Nilo, reservorio competente, seroprevalencia.

## **ABSTRACT**

Land-use changes and habitat fragmentation for agricultural purposes can affect diversity patterns across different spatial scales. These changes in the structure and composition of the communities impact on ecological processes, such as parasite-host interactions and the dynamics of infectious diseases. Since the arrival of West Nile Virus (WNV) in Mexico, emergence and prevalence of this virus in wild birds have been reported, however, there is scarce information about the ecological features that may influence the presence of the virus in our country. The state of Yucatan is one of the most diverse regions in our country, but also one of the most affected by land use conversion for agricultural production. Knowing the impact of livestock on biodiversity and the transmission dynamics of WNV is necessary to make decisions regarding landscape and land use management, proposing alternatives for productive, sustainable agricultural management and with a low impact on the public health.

In the present study we described the structure of resident wild bird assemblages based on their competence as reservoirs of WNV, and the seroprevalence of WNV infection in these assemblages by detection with epitope-blocking ELISA. under three types of agricultural land-use in Yucatan: monoculture, intensive silvopastoral and native silvopastoral. The analyses were carried both at the level of the production unit or ranch (local scale) and the landscape of the surrounding matrix, included in a circle of 20 km radius and characterized by the dominant land use type (regional scale).

At the local scale, we observed a gradient in the abundance of reservoirs and in the dominance of the assemblages against habitat disturbance, where the native silvopastoral use had the lowest abundance of competent reservoirs and the higher evenness. At a regional scale, we did not observe significant differences in the structure of the assemblages. Analyzing the influence of local and regional land-use, as well as species richness and dominance of the assemblages on the WNV seroprevalence, we showed that the characteristics of intensive silvopastoral use and homogeneous regional landscape have a significant positive effect over the prevalence. The lack of a significant relationship

between species richness, dominance and prevalence of WNV suggests that other factors, such as vector communities composition, vector feeding preferences, reservoir competence index of each avian species and landscape characteristics, may be the ones driving the dynamics of transmission and maintenance of the WNV infection in the region.

**Keywords:** bird diversity, agricultural landscape, landscape scale, West Nile virus, reservoir competence, seroprevalence.

## INTRODUCCIÓN

La fragmentación del hábitat y los cambios de uso de suelo para la producción agropecuaria, modifican la composición y estructura de las comunidades, así como sus procesos ecológicos, incluyendo las interacciones parásito-hospedero (Ezenwa et al, 2007, Harvey y Villalobos, 2007, Bradley et al, 2008, Loiseau et al, 2010, Belo et al, 2011). Estos cambios antrópicos en los paisajes pueden llevar a la simplificación de las comunidades (Bregman et al, 2016, Evans et al. 2009). Por ejemplo: mientras que las especies generalistas (aquellas que tienen una alta adaptabilidad a un amplio rango de hábitats y recursos) se ven beneficiadas por hábitats con sistemas agropecuarios, pequeños remanentes de vegetación nativa o áreas urbanas, aquellas que son especialistas tienden a disminuir su riqueza y abundancia (Dorresteyjn et al, 2018, Rubio et al, 2014, Joseph et al, 2013, Suzán et al, 2012, Mac-Gregor-Fors y Schondube, 2011, Tylianakis et al, 2010, Harvey y Villalobos, 2007). Por lo tanto, en casos donde las especies generalistas sean mejores reservorios de una enfermedad zoonótica, el riesgo de transmisión puede ser más alto en ambientes perturbados (Chaves et al, 2016, Suzán et al, 2015, Johnson et al, 2013). Por ejemplo, las pérdidas en la diversidad de vertebrados, secundarias a ciertos tipos de destrucción de hábitat y fragmentación, han sido asociadas con un alto riesgo de incidencia de enfermedades transmitidas por vectores, como el virus de la Encefalitis japonesa y el virus del oeste del Nilo (VON) (Chaves et al, 2016, Pongsiri et al, 2009, Bradley et al, 2008).

Un mecanismo mediante el cual la biodiversidad puede mediar el riesgo de transmisión de una enfermedad recibe el nombre de “efecto de dilución”, el cual predice que las tasas de infección entre vectores y el riesgo de infección para los humanos pueden ser menores en comunidades con alta diversidad de hospederos, ya que los reservorios menos competentes diluyen las tasas de transmisión entre vectores y hospederos competentes (Bradley et al, 2008, Swaddle y Calos, 2008, Randall et al, 2013). Este efecto será mayor cuando las especies hospederas competentes tiendan a permanecer frente a un declive en la biodiversidad (Huang et al 2016, Huang et al, 2013, Johnson et al 2013, Miller y Huppert, 2013).

Las aves son hospederas y amplificadoras de más de 80 especies de arbovirus, incluyendo aquellos pertenecientes al género flavivirus (Familia: Flaviviridae) (Lopes et al, 2015). El VON es un flavivirus de origen africano que hoy en día ha ampliado su distribución geográfica, la cual incluye: África, Medio Oriente, Asia, el sur de Europa, Australia y el continente americano (Elizondo-Quiroga, 2013, Farfán-Ale et al, 2004). Este virus mantiene su ciclo enzoótico principalmente entre aves y mosquitos del género *Culex*. Numerosos mamíferos (sobre todo caballos y humanos) así como anfibios y reptiles, pueden ser infectados incidentalmente, pero son considerados hospederos terminales, ya que su viremia generalmente es demasiado baja como para infectar mosquitos (Alba et al, 2014).

La competencia como reservorio es un término que describe la infectividad de un hospedero que varía según la clasificación taxonómica de las aves (Ezenwa et al 2006, Kilpatrick et al, 2007, Randall et al 2013, Nemeth y Oesterle 2014). Varios autores han propuesto un índice de reservorio competente (IRC) (Komar et al, 2003, Kilpatrick et al, 2007, Wheeler et al, 2009), que se calcula como el producto de tres factores: *Susceptibilidad*; la proporción de aves que se infectan como resultado a la exposición, *Infectividad media diaria*; la proporción diaria de vectores expuestos que se convierten en infecciosos y la *Duración de la infectividad*; el número de días que un ave sostiene una viremia infecciosa. Hoy en día, existen numerosas familias de aves cuya susceptibilidad y competencia permanecen desconocidas, especialmente para el orden de los Paseriformes (Pérez-Ramírez et al, 2014), sin embargo, la variabilidad en la competencia como reservorios del VON, ha demostrado ser mayor entre las familias de aves que dentro de las mismas, por lo que es posible asumir el IRC promedio de la familia para las especies que no han sido estudiadas (Kilpatrick et al, 2007). El IRC de las especies de aves, en combinación con información sobre los hábitos alimenticios de los mosquitos, puede ser utilizado para determinar la competencia como reservorio de una comunidad en un área específica y probar teorías como el efecto de dilución (Kilpatrick et al, 2007, Savage et al, 2007).

En el caso de la vigilancia serológica de flavivirus en aves silvestres, es necesario considerar el amplio rango de especies de aves susceptibles (Sotelo 2011). Blitvich et al. (2003) y Sotelo

et al. (2011) proponen el uso de ELISA de bloqueo de epítopes, ya que esta técnica es independiente de la especie, por lo que no requiere anticuerpos específicos, además de que permite utilizar pequeños volúmenes de suero. Debido a la especificidad de la proteína NS1 para cada flavivirus (Maeda y Maeda, 2013, Muller y Young, 2013), y a que su detección serológica no requiere anticuerpos específicos de especie, se considera que el uso de anticuerpos monoclonales dirigidos a la detección de epítopes de esta proteína es una buena herramienta para la vigilancia epidemiológica del VON, sobre todo en zonas donde coexistan flavivirus pertenecientes a un mismo serocomplejo, por ejemplo, VON y virus de la encefalitis de San Luis (SLEV) (Blitvich et al, 2003).

El estado de Yucatán se encuentra en una de las regiones con mayor diversidad en nuestro país, sin embargo, es también un área donde la ganadería y agricultura han desplazado una gran parte de la vegetación original (Cortés-Ramírez et al, 2012), reemplazándola con diferentes usos de suelo agropecuario. Por esta razón, Yucatán ofrece la oportunidad de estudiar los efectos de diferentes formas de producción agropecuaria sobre la estructura y la composición de las comunidades de aves (Williams et al, 2017, Cortés-Ramírez et al, 2012, Céspedes-Flores y Moreno-Sánchez, 2010), y al mismo tiempo, de estudiar los factores locales y externos que determinan la dinámica de la infección por VON en las aves silvestres (Chaves et al, 2016).

En este capítulo analizamos la estructura de los ensambles de aves silvestres residentes según su competencia como reservorios de VON y reportamos y comparamos la seroprevalencia de este virus en dichos ensambles en el estado de Yucatán, mediante un muestreo por captura en redes, bajo tres tipos de uso de suelo agropecuario: monocultivo (pastizal inducido), silvopastoril intensivo (combinación del árbol *L. leucocephala* con pastizal inducido) y silvopastoril nativo (pastoreo en áreas conservadas o vegetación secundaria), tanto a escala de la unidad de producción o rancho (escala local) como del paisaje de la matriz circundante (escala regional). El estudio de los cambios en la diversidad de reservorios en conjunción con la prevalencia de anticuerpos de VON en especies aviarias representa un objetivo importante, ya que la comprensión del impacto de los cambios de uso de suelo en

la dinámica de las enfermedades infecciosas es vital para desarrollar políticas y programas de prevención (i.e., salud pública y de manejo de los agroecosistemas y de la fauna silvestre (Bradley et al, 2008).

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Área de estudio.**

Este trabajo de investigación se llevó a cabo en tres diferentes municipios del estado de Yucatán: Tizimín, Tzucacab y Mérida. En cada uno de estos, se delimitó un círculo con un radio de 20 km que recibió el nombre de unidad de paisaje regional (UPR). Las tres UPR representaron los siguientes tipos de paisaje: 1) Tizimín: Homogéneo: Dominado por pastizales inducidos, con menos del 5% de superficie ocupada por cobertura forestal, 2) Mérida: Heterogéneo: Pastizales inducidos con fragmentos forestales que cubren al menos 10% de la superficie, y 3) Tzucacab: Conservado: Donde la cobertura forestal ocupa cuando menos un fragmento continuo de más de 10 km<sup>2</sup> y con una cobertura forestal que abarca al menos el 50 % del área total. Dentro de cada UPR se eligió una unidad de producción ganadera con monocultivo, una unidad que puede describirse como silvopastoril intensiva (asociación de *L. leucocephala* con pastizal inducido) y, por último, una unidad de producción bajo manejo silvopastoril nativo (el ganado se alimenta de la vegetación nativa en el monte). Estas son las unidades de paisaje locales (UPL). Este estudio se llevó a cabo durante la temporada de lluvias (30 junio / 30 septiembre, 2015) y la temporada de secas (Febrero / Abril, 2016).

### **Clima y vegetación**

El 85.5% de la superficie de Yucatán presenta climas cálido subhúmedo y el restante 14.5% presenta clima seco y semiseco, que se localiza en la parte norte del estado. La temperatura media anual es de 26°C, la temperatura máxima promedio es alrededor de 36°C y se presenta en el mes de mayo, la temperatura mínima promedio es de 16°C y se presenta en

el mes de enero. La precipitación media estatal es de 1 100 mm anuales, las lluvias se presentan en verano en los meses de junio a octubre (INEGI). Predominan las selvas secas y subhúmedas que se localizan al centro y noroeste de la entidad; en las zonas costeras se desarrolla vegetación acuática como manglares y tulares. De la superficie estatal, más del 20% está destinado a la agricultura; destaca el cultivo de pastizales para el consumo del ganado (INEGI).

### **Diseño Muestral.**

Se colocaron 8 redes de niebla de 12 metros de largo para la captura y muestreo de aves silvestres, de 6:00 a 10:00 hrs durante tres días consecutivos en puntos aleatorios de cada una de las unidades de paisaje local. Se registró la siguiente información: Fecha, nombre de la localidad, nombre del municipio, tipo de paisaje y coordenadas geográficas del sitio de captura.

### **Manejo y procesamiento de los ejemplares y las muestras.**

La captura, manejo y muestreo de las aves fueron aprobados por el Subcomité institucional para el cuidado y uso de animales experimentales (SICUAE) de la Facultad de Medicina Veterinaria, UNAM, bajo el protocolo número: MZ-2016/2-4. Al capturar un ave, el ejemplar fue fotografiado, se identificó la especie y se tomaron medidas morfométricas. Para cada individuo se registró la masa corporal, longitud de ambos tarsos, longitud de ambas alas, longitud de pico, cabeza y longitud total, así como la condición corporal, edad (adulto/juvenil), sexo y estado reproductivo. (Bradley et al, 2008, Ralph et al, 1996).

Se realizó la toma de muestra de sangre de la vena ulnar o yugular, mediante la punción con una aguja calibre 27 y se colectó la sangre completa directamente en tiras de papel filtro Nobuto® para la detección serológica. Los nobutos fueron identificados individualmente, secados al aire libre y almacenados (Docherty et al, 2006). Se realizó el marcaje temporal de los ejemplares, con una marca de plumón en la parte interna de las plumas primarias del ala izquierda, que permitió registrar las recapturas y así evitar repetir

toma de muestra de sangre de individuos previamente muestreados en esa unidad de paisaje local o regional (Randall et al. 2013). Finalmente, las aves fueron liberadas en el sitio de captura.

### **Detección serológica.**

Se obtuvo el suero de las aves a partir de los nobutos siguiendo las instrucciones del fabricante. Este procedimiento fue realizado en el Laboratorio de Virología del Departamento de Microbiología de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM y se describe en el Anexo I.

Una vez reconstituidos los sueros, se realizó la detección de anticuerpos contra VON en los sueros de las aves mediante pruebas ELISA de bloqueo de epítopes, en el Laboratorio de Arbovirología del Centro de Investigaciones Regionales “Dr. Hideyo Noguchi” de la Universidad Autónoma de Yucatán, siguiendo la técnica descrita en Blitvich et al, 2003, con algunas modificaciones. La prueba se realizó utilizando un anticuerpo monoclonal específico para VON: (MAb) 3.1112G. La capacidad del suero examinado para bloquear la unión de los Mabs al antígeno de VON se comparó entonces con la capacidad de bloqueo del suero control, sin anticuerpos para VON. Al interpretar los resultados, los datos se expresaron como porcentajes relativos. Los valores de inhibición >30% se consideraron como indicativos de la presencia de anticuerpos virales (Blitvich et al, 2003, Farfán-Ale et al, 2006).

Los sueros reconstituidos se agruparon en “pools” de diez individuos cada uno, preservando el orden en el que las aves fueron capturadas, utilizando 30 µl de cada suero individual. Las muestras pertenecientes a aquellos pools con resultados positivos fueron analizadas de manera individual. El primer paso fue la preparación de las soluciones necesarias para la prueba, las cuales se describen en el Anexo II. Una vez preparadas las soluciones, el procedimiento para la realización de las pruebas ELISA fue el siguiente:

- Los 60 pozos interiores de la placa ELISA se cubrieron con 100 µl del antígeno viral (obtenido a partir de cultivos celulares de mosquitos infectados por VON,

proporcionado por el Dr. Carlos Machain Williams, Laboratorio de Arbovirología, C.I.R. "Dr. Hideyo Noguchi" UADY) diluido 1:900 en el buffer de cobertura. Los pozos exteriores se llenaron con 100 µl de solución de lavado y las placas se incubaron durante un mínimo de 18 horas a 4°C.

- Se lavaron las placas 4 veces con la solución de lavado.
- Se agregaron 200 µl de buffer de bloqueo a cada pozo.
- Las placas fueron incubadas a 37°C por 40 minutos.
- Se retiraron las placas de la incubación y se eliminó el exceso de buffer de bloqueo.
- Se diluyeron los sueros de las aves 1/10 en buffer de bloqueo.
- A cada pozo se le agregaron 50 µl del suero diluido, incluyendo tres sueros control negativo, provenientes de gallinas no infectadas y uno positivo, proveniente de un cuervo infectado, por duplicado (proporcionados por el Dr. Carlos Machain Williams, Laboratorio de Arbovirología, C.I.R. "Dr. Hideyo Noguchi" UADY).
- Las placas fueron incubadas a 37°C durante dos horas, después de las cuales son lavadas 4 veces con el buffer de lavado.
- El anticuerpo monoclonal (MAb8152 Anti-West Nile Virus/Kunjin Antibody NS1, clone 3.1112G. CHEMICON International®) fue diluido 1/3000 en buffer de bloqueo y se agregaron 50 µl de la dilución del MAb a cada pozo.
- Las placas se incubaron a 37°C por una hora, después de la cual se lavaron 4 veces con buffer de lavado.
- Se diluyó el conjugado de peroxidasa de rábano (Rabbit anti-Mouse IgG (H+L) HRP conjugate, ZyMax®) en 1/2000 en buffer de bloqueo y se agregaron, por goteo, 50 µl de esta dilución a cada pozo.
- Se incubaron las placas a 37°C por una hora, después de la cual, se lavaron 4 veces con buffer de lavado.
- Se reveló con solución ABTS (Roche®) previamente atemperada por un mínimo de 15 minutos, agregando 75 µl a cada pozo e incubando a 37°C por 5 minutos.

- En un lector de ELISA se midió la densidad óptica a 415 nm, a intervalos regulares, hasta que el valor promedio de los sueros control negativos excedió 0.3.
- Se calculó el valor del porcentaje de inhibición de la unión del MAb de cada suero problema mediante la siguiente fórmula:  $100 - [(TS - B) / (CS - B)] \times 100$ , donde TS es la densidad óptica media del suero a probar, CS es la densidad óptica media del suero control negativo y B es la densidad óptica del blanco de reacción.

### **Análisis de los datos.**

#### **Determinación del índice de competencia como reservorio (IRC) de las especies de aves capturadas.**

Se utilizó el IRC calculado experimentalmente por Kilpatrick et al, 2007, y se añadieron 4 especies más cuyo IRC fue calculado por Wheeler et al, 2009, y una por Komar et al 2003. Para aquellas especies que no contaron con un IRC calculado, se asignó el IRC promedio por género o familia. Posteriormente, las especies se categorizaron según su IRC como “Altamente competentes”, “Moderadamente competentes”, “Poco competentes” e “Incompetentes” según los puntos de corte establecidos por Kilpatrick et al, 2007.

#### **Estructura de los ensambles de reservorios de VON por tipo de uso de suelo y paisaje regional.**

Se calculó la abundancia relativa de las diferentes categorías de competencia como reservorio en los ensambles, por uso de suelo local y por unidad de paisaje regional, utilizando la paquetería BiodiversityR, del software estadístico R v. 3.4. Posteriormente, para cada ensamble se realizó la sumatoria de las abundancias relativas de reservorios “Altamente competentes” y “Moderadamente competentes” con el fin de determinar el gradiente del valor de esta suma en los ensambles.

Con el fin de examinar de manera cuantitativa la abundancia de reservorios según su categoría de IRC, se analizó la estructura de los ensambles a nivel de uso de suelo local y regional, mediante curvas de rango/abundancia. Estas curvas representan la distribución

de la abundancia de especies en una comunidad, resaltando diferencias en la dominancia y uniformidad entre comunidades. (Maya-Elizarraráz y Schondube, 2015). Posteriormente, se realizó la comparación estadística de las pendientes de las curvas de rango/abundancia para determinar si existían diferencias en la estructura de los ensamblajes como respuesta a los tratamientos (ej. Abella-Medrano et al, 2015). Con este fin se llevó a cabo una prueba ANCOVA (análisis de covarianza), construyendo un modelo lineal generalizado para una distribución Poisson. A partir de este modelo se realizaron las ANCOVAs para comparar las pendientes de las curvas en forma pareada. Estos análisis se llevaron a cabo con la paquetería Biodiversity R del software estadístico R v 3.4.

También se evaluó la dominancia de los ensamblajes mediante el cálculo del índice de Simpson, que es un parámetro inverso a la equidad o uniformidad, en una comunidad (Magurran y McGill, 2011). En este índice,  $D$  se traduce como la probabilidad de que dos individuos tomados al azar de una comunidad pertenezcan a la misma especie. Para el cálculo de este índice se utilizó la paquetería `vegan` del software R v.3.4. Debido a que la función "Simpson" en esta paquetería arroja  $1-D$ , se realizó el ajuste  $1-(1-D)$  para obtener el valor de dominancia.

### **Seroprevalencia de VON.**

Se realizó el cálculo de la prevalencia ponderada de VON a partir de la detección serológica en las aves capturadas, para los diferentes usos de suelo a nivel local y unidades de paisaje regional. Posteriormente, se llevó a cabo la comparación estadística del efecto del uso de suelo local y la unidad de paisaje regional sobre la prevalencia de VON, además de la influencia que pudieran tener la especie de cada individuo, así como la riqueza y dominancia del ensamblaje a la que pertenece, calculadas en el capítulo I de este trabajo. Este análisis se realizó mediante un GLM, examinando la influencia de las variables categóricas: unidad de paisaje regional, uso de suelo local, y especie, y de las variables numéricas de dominancia y riqueza, sobre una variable respuesta con distribución binomial (positivo/negativo a VON) (Crawley, 2013). Se eligió el modelo a considerar utilizando la paquetería `glmulti`, del software estadístico R v. 3.4.2. Dicha paquetería

realiza un proceso de inferencia multimodal, comparando todos los modelos posibles con las variables introducidas y determina cuál es el que mejor explica la variable respuesta, en este caso, la seroprevalencia de VON, mediante el criterio de información de Akaike (AIC) (Calcagno y de-Mazancourt, 2010).

## **RESULTADOS**

### **Índice de competencia como reservorio (IRC) y categorización de las especies de aves capturadas.**

De 75 especies residentes capturadas, 37 pertenecen a familias con especies a las que les ha sido calculado experimentalmente el IRC. Según los puntos de corte establecidos por Kilpatrick et al, 2007, encontramos 8 especies altamente competentes ( $IRC > 1.12$ ), todas pertenecientes al orden de los passeriformes; 6 especies moderadamente competentes ( $IRC$  entre 0.66 y 1.12), 2 de ellas passeriformes; 20 especies consideradas poco competentes ( $IRC < 0.66$ ) de las cuales, 13 son passeriformes y 3 especies consideradas incompetentes ( $IRC = 0$ ), siendo una de ellas passeriforme (Figura 1).

### **Estructura de los ensambles de reservorios de VON.**

#### **Uso de suelo local**

El uso de suelo de monocultivo fue el que contó la mayor abundancia relativa de reservorios competentes, sumando entre las categorías de “alto” y “moderado”, el 62.7% de los individuos en el ensamble. Este uso de suelo presentó la menor equitatividad, con un valor de  $D = 0.326$  donde las categorías de competencia dominantes fueron “moderada”, “no determinada” y “alta”. El ensamble del uso de suelo silvopastoril intensivo contó con el 52.9% de individuos en las categorías de “alto” y “moderado” y presentó una dominancia intermedia, con un valor  $D = 0.306$ . Las categorías de competencia dominantes de este uso de suelo fueron “moderada”, “no determinada” y “baja”. El uso silvopastoril nativo presentó la menor abundancia de reservorios alta y

moderadamente competentes (40%) y la más alta de reservorios poco competentes o incompetentes, con el 28.3% del ensamble dentro de estas categorías. Además, presentó el ensamble más equitativo, con un valor de  $D=0.265$ . En este uso de suelo dominaron las categorías de competencia “no determinada”, “baja” y “moderada” (Cuadro 1 y 2, Figura 2).

La diferencia en la estructura de los ensambles por categoría de IRC como respuesta al tipo de uso de suelo fue significativa entre silvopastoril nativo y monocultivo, así como entre silvopastoril nativo y silvopastoril intensivo. No se observó diferencia significativa en la estructura de los ensambles entre el uso de suelo silvopastoril intensivo y el monocultivo (Cuadro 2).

### **Unidad de paisaje regional**

La unidad de paisaje regional heterogéneo presentó la suma más alta de las categorías de reservorios alta y moderadamente competentes, con un 63.1% de individuos en el ensamble. Este paisaje presentó la menor equitatividad, con un valor de  $D=0.3511464$  donde las categorías de competencia dominantes fueron “moderada”, “no determinada” y “baja”. El ensamble de la unidad de paisaje conservado contó con el 54.8% de individuos en las categorías de “alto” y moderado” y presentó una dominancia intermedia, con un valor  $D= 0.307$ . Las categorías de competencia dominantes de este paisaje fueron “moderada”, “no determinada” y “baja”. El paisaje homogéneo presentó la menor abundancia de reservorios alta y moderadamente competentes (34.2%) y el mayor porcentaje de reservorios poco competentes o incompetentes, con el 22.6% del ensamble dentro de estas categorías. Además, presentó el ensamble más equitativo, con un valor de  $D=0.296$ . En este uso de suelo dominaron las categorías de competencia “no determinada”, “baja” y “alta” (Cuadro 3 y 4, Figura 3). No se observaron diferencias significativas en la estructura de los ensambles por categoría de IRC como respuesta a la unidad de paisaje regional (Cuadro 4).

### **Seroprevalencia de VON.**

Las pruebas ELISA aplicadas a los 86 pools por duplicado, arrojaron 11 pools positivos. Las muestras de los individuos en los 11 pools positivos fueron analizadas por duplicado, obteniendo como resultado 24 individuos positivos (Cuadro 5), pertenecientes a 17 especies diferentes. Se realizó el cálculo de las prevalencias ponderadas, por unidad de paisaje local, regional y por tipo de uso de suelo (Cuadro 6). Se realizó la caracterización de dichas especies (Cuadro 7).

El modelo que mejor explicó los datos incluyó las variables de unidad de paisaje regional (UPR), uso de suelo local (USL) y riqueza de la unidad de paisaje local a la que pertenece cada individuo (S), considerando una distribución cuasi-binomial.

$$\textit{Prevalencia} \sim \textit{USR} + \textit{USL} + \textit{Riqueza}$$

Los resultados del GLM mostraron que las características de la unidad de paisaje regional homogénea y del uso de suelo silvopastoril intensivo, tienen un efecto positivo significativo sobre la prevalencia. También se observó una relación negativa, más no significativa, entre la riqueza de especies del ensamble al que pertenece cada individuo, y la prevalencia de VON (Cuadro 8).

## DISCUSIÓN

### Estructura de los ensambles de reservorios de VON.

En este trabajo presentamos un primer acercamiento al estudio de la competencia como reservorios de las especies de aves silvestres presentes en los ensambles del estado de Yucatán. Para cada especie se utilizó el IRC disponible en la literatura o bien, se extrapoló el IRC promedio de su respectivo género o familia. Esta decisión fue sustentada en la teoría de que la variabilidad en la susceptibilidad a la infección por VON y a la competencia como reservorios es mayor entre las familias de aves que dentro de las mismas, por lo que es posible asumir que una especie no estudiada, perteneciente a una familia con reportes de susceptibilidad y mortalidad, también sea susceptible. (Kilpatrick et al, 2007, Huang et al, 2013). Dicha afirmación cobra importancia en este trabajo, al considerar que miembros de familias presentes en los ensambles de este estudio, como la familia Turdidae, han sido identificados como reservorios competentes y dispersores de la enfermedad en otros países, como es el caso del tordo Primavera (*Turdus migratorius*) (Kilpatrick 2006). Después de asignar a las especies un IRC, éstas fueron clasificadas en categorías de competencia como reservorio, lo que nos permitió analizar la estructura de los ensambles en función de dichas categorías.

Nuestro estudio presenta la limitante de que, de 75 especies residentes capturadas, únicamente 37 pertenecen a familias en las que se ha calculado el IRC por lo menos a una especie, por lo que aun asignando un IRC promedio por género o familia, la mitad de las especies en este estudio no son consideradas. Aunado a esto, Wheeler et al. (2009) y Pérez-Ramírez et al (2014), encontraron que miembros de una misma familia podían presentar valores muy distintos de mortalidad, viremia máxima e IRC, proporcionando evidencia de que la extrapolación del IRC de una especie a su género o familia puede llevar a conclusiones erróneas. Sin embargo, el acercamiento al análisis de la abundancia de reservorios competentes, realizado por Ezenwa et al 2007, bajo el supuesto de que los passeriformes suelen ser hospederos competentes de VON, al contrario de los no passeriformes, consiguió

demostrar una fuerte relación negativa entre la prevalencia de VON y la composición de la comunidad de hospederos en áreas conservadas en humedales del sureste de Louisiana, E.U.A. De estos resultados podemos concluir que, aunque estas extrapolaciones puedan ser inexactas o superficiales, y se basen en suposiciones, pueden aportar información clave sobre el peso que tiene la identidad de las especies de hospederos y la abundancia de sus individuos sobre la transmisión del VON en una región.

En nuestro estudio, individuos pertenecientes a especies miembros de la familia Tyrannidae fueron muy abundantes a través de los distintos usos de suelo y unidades de paisaje regional, y tres de estas especies resultaron seropositivas para VON, sin embargo, no se cuenta con información sobre la competencia como reservorios para esta familia. Lo mismo ocurrió con las familias Vireonidae y Thamnophilidae. También encontramos individuos seropositivos cuyas familias o géneros consideramos incompetentes, como es el caso del Tordo Ojo Rojo (*Molothrus aeneus*) y el Loro Frente Blanca (*Amazona albifrons*), por lo que podemos afirmar que es necesario implementar estudios para la determinación experimental del IRC en estas y otras familias presentes en ecosistemas tropicales, información que puede ser de gran utilidad para detectar aquellas especies que tengan un papel en la transmisión del VON en estas regiones (Levine et al, 2016, Kilpatrick 2011). A pesar de las limitantes logísticas derivadas del origen silvestre de las aves y de las condiciones particulares de un laboratorio con bioseguridad nivel 3, los experimentos con VON y sus hospederos naturales son irremplazables para elucidar las dinámicas de la enfermedad, determinar las principales rutas de infección y determinar la competencia de hospederos y vectores (Pérez-Ramírez et al, 2014).

Al momento de comparar la estructura de los ensambles, es necesario considerar que los reservorios moderadamente competentes pueden tener un papel tan importante, o incluso más, que los altamente competentes. Ejemplo de lo anterior son los córvidos, que, a pesar de su alta competencia, la poca preferencia de los vectores sobre ellos reduce considerablemente su relevancia en la transmisión y mantenimiento del VON, mientras que, algunos reservorios con un IRC moderado, pero con una alta preferencia por parte

de los vectores, como *T. migratorius*, pueden jugar un papel fundamental (Kilpatrick et al, 2007, Hamer et al, 2009, Levine et al, 2016).

Nuestros análisis sobre la estructura de los ensamblajes en función de la competencia como reservorio de las especies, cumplieron con lo esperado en la escala local, ya que observamos un gradiente en las abundancias relativas de reservorios competentes y la dominancia de los ensamblajes, frente a la perturbación del hábitat, donde el ensamblaje del uso silvopastoril nativo presentó la menor abundancia de reservorios competentes y la mayor equitatividad (Chaves et al, 2016, Suzán et al, 2015, Johnson et al, 2013, Ezenwa et al, 2007), siendo significativa la diferencia entre la dominancia de este uso de suelo con respecto al silvopastoril intensivo y el monocultivo. (Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015).

En la escala regional, no se observaron diferencias significativas en la estructura de los ensamblajes, sin embargo, el gradiente observado en la dominancia y en la abundancia relativa de reservorios competentes, podría ser el resultado de los efectos del paisaje a una escala aun mayor, la cual no fue tomada en cuenta en este estudio (Cohen et al, 2016, Carrara et al, 2015; Cerezo et al, 2010, De Clerk et al, 2010, Bonneaud et al. 2009). Por ejemplo, la UPR heterogénea, que presentó la mayor abundancia de reservorios competentes y la menor equitatividad en la estructura de su ensamblaje; fue la UPR más cercana a grandes áreas urbanas, como la ciudad de Mérida, las cuales favorecen la presencia de cierto tipo de aves generalistas, como lo son las tres especies más abundantes en esta unidad de paisaje, y que fueron clasificadas como reservorios moderadamente competentes. (*C. talpacoti*, *T. grayi*, *C. passerina*).

Por otro lado, La UPR homogénea, que presentó la menor abundancia de reservorios competentes y la mayor equitatividad, a una escala mayor se encuentra ubicada dentro de una matriz heterogénea con parches de bosque y diferentes tipos de cultivos, además de que no se encuentra cercana a grandes centros urbanos, lo que brinda una mayor conectividad y disponibilidad de recursos los cuales pueden beneficiar a un mayor número de especies (Carrara et al, 2015 y Cerezo et al, 2010, De Clerk et al, 2010, Fajardo et al, 2008). Además, el registro de las especies y la abundancia de sus individuos se obtuvo

mediante capturas en redes de niebla, lo que genera un sesgo a favor de los paisajes abiertos, donde las aves vuelan a menor altura que en un paisaje con densa cobertura forestal.

Otra posible explicación para la falta de significancia de las diferencias entre los ensamblajes a escala regional, podría involucrar la larga historia de perturbación y deterioro antropogénico en la Península de Yucatán, con oleadas de deforestación que van desde la civilización maya preclásica, alrededor del año 1000 A.C, el cultivo de henequén en el siglo XIX, hasta la ganadería extensiva y la urbanización en el siglo XX (Williams et al, 2017).

Además del IRC, existen otras variables que determinan si una especie de ave en particular será un reservorio significativo para VON. El IRC considera susceptibilidad, viremia máxima, duración de la viremia y sobrevivencia post-infección, sin embargo, no considera la tasa de contacto entre la especie de ave en cuestión y el mosquito vector (Savage et al, 2007) por lo que la integración de las preferencias alimenticias de los mosquitos en cada área de estudio resulta indispensable para identificar el papel de cada especie en la transmisión de VON (Kilpatrick 2007, Hamer et al, 2009, Levine et al, 2016). La carencia de datos acerca de las preferencias alimenticias de los mosquitos vectores en la región es otra limitante importante en este estudio, impidiendo llegar a conclusiones precisas sobre la importancia de una especie aviar en particular, o del riesgo de transmisión del VON en las áreas estudiadas.

### **Detección serológica de VON.**

El método utilizado para la detección serológica de VON, propuesto por Blitvich et al. (2003), es una prueba ELISA de bloqueo, capaz de detectar anticuerpos séricos contra VON en numerosas especies de aves silvestres. Al utilizar el anticuerpo monoclonal 3.1112G, dirigido a la detección de epítopes de la proteína NS1 del VON, esta prueba ha sido capaz de diferenciar entre VON y SLEV en estudios de vigilancia epidemiológica en comunidades de aves silvestres en Norteamérica (Komar et al, 2003, Ringia et al, 2004, Gibbs et al, 2005,

Beveroth et al, 2006, Hamer et al, 2008 y Loss et al, 2009) y en el estado de Yucatán (Farfán-Ale et al, 2004).

Otras ventajas de la ELISA de bloqueo de epítopes que Blitvich et al. (2003) mencionan y que tuvimos oportunidad de confirmar fueron: el costo relativamente bajo de la prueba, la rapidez con la que pueden analizarse grandes números de muestras, los pequeños volúmenes de suero requeridos y que no es necesario contar con instalaciones con niveles de bioseguridad 3 o 4. Entre las limitaciones de este método de detección, Hamer et al. (2009), destacan que los anticuerpos solo cuantifican la tasa de exposición de la fracción sobreviviente que puede ser capturada, ofreciendo una visión limitada de la contribución real de cada especie de ave en la transmisión de VON. Además, la duración de la respuesta de anticuerpos, el desempeño de la prueba y la persistencia de los anticuerpos maternos puede complicar la interpretación de los resultados serológicos, mientras que la información sobre la persistencia de los anticuerpos para VON en las diferentes especies de aves es aún muy limitada (Gibbs et al, 2005).

### **Seroprevalencia de VON**

Los cambios antropogénicos pueden relacionarse con variaciones tanto en la diversidad como en la prevalencia de algunos parásitos (Chaves et al, 2016, Mendenhall et al, 2013, Chasar et al, 2009). En el caso del VON, los paisajes fragmentados o alterados suelen favorecer la presencia de especies generalistas (Chaves et al, 2016, Suzán et al, 2015, Rubio et al, 2014, Harvey y Villalobos, 2007), muchas de las cuales suelen ser más susceptibles a la infección por VON (Huang et al, 2016, Joseph et al, 2013), como fue observado por Chaves et al. (2016) en el estado de Yucatán, donde encontraron que, si bien las unidades de producción conservadas no estaban libres de la circulación del virus, éste tenía una mayor prevalencia molecular en sitios con uso de suelo perturbado, perteneciendo a especies generalistas la mayoría de los individuos positivos. Estos hallazgos coinciden con la tendencia observada en nuestros resultados, donde el paisaje regional homogéneo y el uso

de suelo silvopastoril intensivo tuvieron la mayor prevalencia en sus respectivas escalas, y un efecto positivo significativo sobre esta.

Al estudiar las asociaciones entre la composición de la cubierta del suelo en un gradiente de perturbación en humedales y la prevalencia de la infección por VON en mosquitos *Culex* del sureste de Louisiana, E.U.A., Ezenwa et al (2007), encontraron que las tasas de infección de los mosquitos disminuían al incrementarse la cobertura original del humedal, sin embargo, no observaron una asociación entre esta cobertura y la densidad de los vectores, sino que estuvo fuertemente relacionada con la composición de la comunidad de hospederos, sugiriendo que este factor, al menos en parte, era responsable del efecto observado del paisaje sobre el riesgo de infección por VON, lo que les llevó a concluir que preservar grandes extensiones de humedal y por ende, sus comunidades de aves intactas, representa un enfoque valioso para el control de epidemias de VON. Esta conclusión puede verse reflejada en nuestros resultados, donde, a escala regional, la unidad de paisaje conservada presentó la menor seroprevalencia.

La falta de significancia de la relación negativa entre la riqueza de especies en un ensamblaje y la seroprevalencia de VON que encontramos en ambas escalas, nos impide relacionar este índice de diversidad en los ensamblajes con la prevalencia de VON de modo tal que se compruebe un “efecto de dilución”, lo que coincide con otros trabajos (Mendenhall et al, 2013, Kilpatrick 2011, Bonneaud et al. 2009, Loss et al. 2009) quienes proponen que son otros factores, como la composición de las comunidades de vectores, las preferencias alimenticias de estos, el índice de competencia de cada especie aviar, la temperatura, precipitación y otras características del paisaje; los que juegan un papel importante en la transmisión y mantenimiento de la infección por VON en la región

La estimación de la escala más relevante en la cual incorporar las características del hábitat a los análisis de riesgo o incidencia de infección puede presentar diversas dificultades. Los efectos de la escala local suelen estar relacionados con factores bióticos, como la riqueza de hospederos, mientras que la influencia de la escala regional se relaciona con factores abióticos, como el clima (Cohen et al, 2016). Por otro lado, la estructura

espacial puede afectar de manera diferente a las especies con distintos rangos de hábitat y habilidades de dispersión (Bonneaud et al. 2009), además de que escalas más amplias que no son consideradas pueden guardar una estrecha relación con los resultados obtenidos (Carrara et al, 2015; Cerezo et al, 2010, De Clerk et al, 2010, Bonneaud et al. 2009).

Chasar et al. (2009), estudiaron la relación de los cambios antropogénicos a escalas locales y regionales, con variaciones tanto en la diversidad como en la prevalencia de algunos parásitos en bosques tropicales perturbados de África. Ellos destacaron que, al comparar sitios a escalas locales reducidas, se eliminan muchas de las variables ambientales que pueden confundir los análisis sobre la transmisión de los parásitos, como la precipitación o la temperatura. Sin embargo, fue al comparar las prevalencias de los parásitos a una escala mayor (entre todos los sitios perturbados y los conservados), que descubrieron diferencias significativas, principalmente, prevalencias más altas de los parásitos en hábitats conservados, de manera similar a Bonneaud et al. (2009), quienes en un estudio realizado en Camerún, encontraron que la prevalencia de la infección por *Plasmodium aviar* en aves silvestres, era menor en los sistemas agroforestales, y más alta en zonas con bosque conservado. Ambos estudios contrastan con nuestros resultados, donde la prevalencia de VON a nivel regional fue mayor en los paisajes más perturbados (homogéneo y heterogéneo) y menor en el paisaje conservado, de manera similar a lo publicado por Ezenwa et al, (2007).

En un estudio de revisión, Kilpatrick (2011) concluye que, a escala regional en Norteamérica, la incidencia de la infección por VON en humanos se incrementa con la urbanización y la agricultura, y atribuye este fenómeno a los hábitats utilizados y al comensalismo con los humanos, de tres importantes vectores de VON: los mosquitos *Culex pipiens*, *C. quinquefasciatus* y *C. tarsalis*, aunque los mecanismos que actúan a escalas locales permanecen desconocidos. En el estado de Yucatán, la restricción en cuerpos superficiales de agua dulce es un factor determinante de la diversidad de especies de mosquitos. Las especies que destacan por su amplia distribución y amplia preferencia por criaderos naturales o artificiales en ambientes domésticos y peridomésticos, en localidades

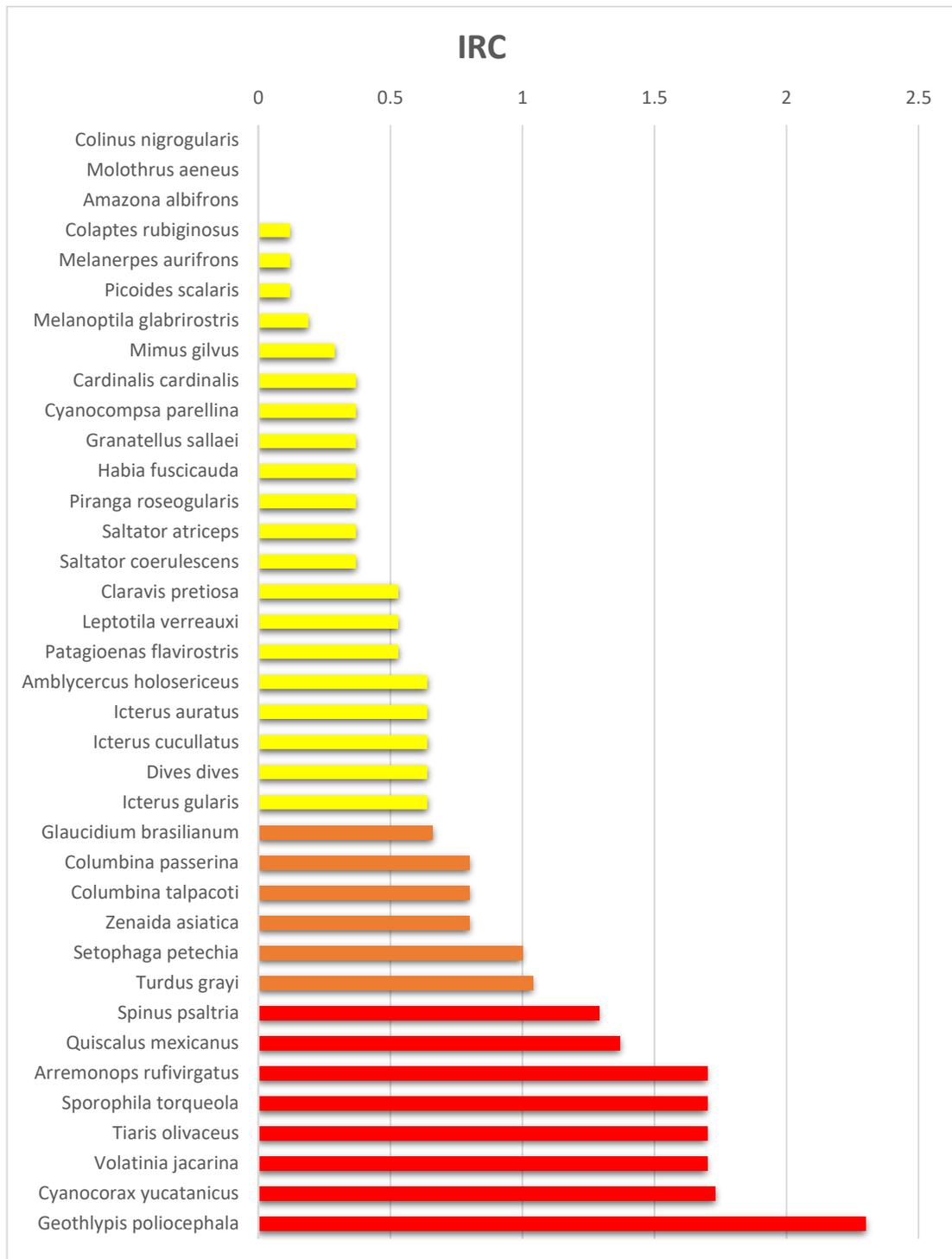
urbanas y rurales son: *Aedes aegypti*, *Culex quinquefasciatus*, *C. coronator*, *C. nigripalpus*, *C. interrogator* y *C. thriambus* (Dzul-Manzanilla, 2017).

La especie *Culex quinquefasciatus* está documentada como uno de los principales vectores responsables de la amplificación de este virus en los Estados Unidos (Kilpatrick 2011, Turell et al, 2005). La significancia de esta especie en la transmisión del VON en México es poco entendida, sin embargo, se ha encontrado que, a lo largo del año, las aves son su principal fuente de alimento en áreas urbanas de Yucatán, siendo galliformes, paseriformes y columbiformes sus principales hospederos. (García-Rejón et al. 2010). Esta información sugiere que *C. quinquefasciatus* puede ser un importante vector amplificador del VON en áreas urbanas en esta región, por lo que consideramos que es necesaria la identificación de las preferencias alimenticias a nivel de especie aviar, no solo en paisajes urbanos, sino también en paisajes agropecuarios y conservados, para lograr un conocimiento más profundo sobre la dinámica de transmisión de virus y la relación que guarda su presencia en el estado de Yucatán con los cambios de uso de suelo.

Los resultados de este estudio muestran que las características de una matriz predominantemente homogénea pueden tener un efecto positivo sobre la prevalencia de VON, efecto que se observa también a nivel local, en el caso del uso de suelo silvopastoril intensivo. Más allá de la confirmación de que un hábitat perturbado beneficia la transmisión y mantenimiento de la infección viral, esta información nos orienta para elegir el enfoque que deben tener los siguientes estudios en la región, de modo que se respondan las siguientes preguntas: ¿Son las características ambientales las que determinan la prevalencia del VON en una comunidad de aves silvestres? Y de ser así, ¿Qué factores ambientales específicos estarían involucrados? Aunado a esto, surge la necesidad de investigar si la prevalencia de VON está determinada por el efecto de estos factores sobre las comunidades de aves, sobre las comunidades de mosquitos vectores, o bien, sobre ambas.

El conocimiento de la composición de las comunidades de mosquitos vectores en la región, de las preferencias alimenticias de las diferentes especies de mosquito y de la

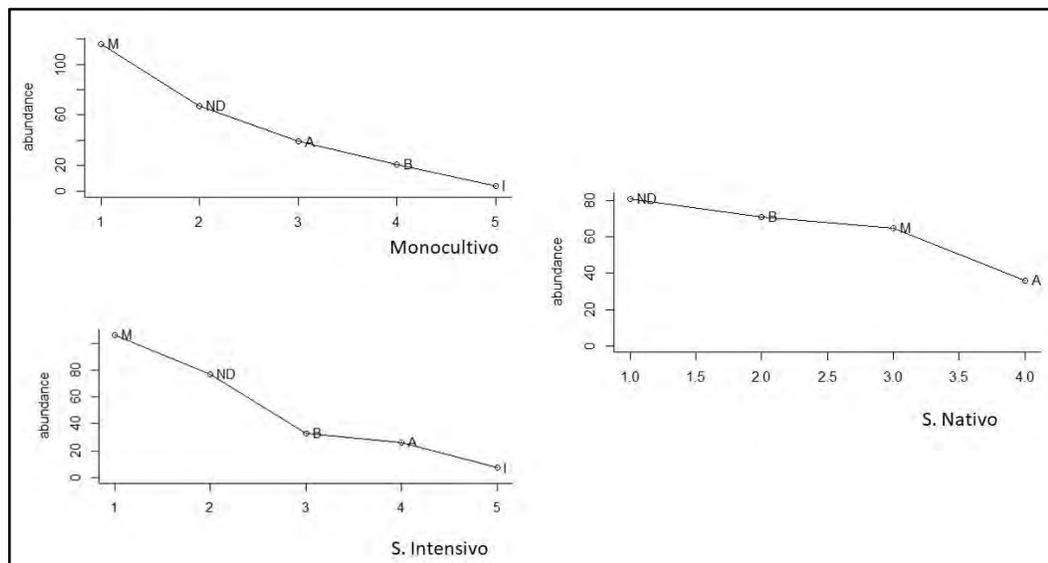
prevalencia de la infección por VON en los mismos, es necesario para la comprensión de las dinámicas en la transmisión del VON, la identificación de las especies hospederas involucradas, y la determinación del riesgo potencial de transmisión a seres humanos y animales domésticos. Por lo tanto, recomendamos que, en proyectos futuros, las comunidades de vectores y hospederos sean estudiadas de manera simultánea, y se integren a los análisis variables ambientales y de configuración del paisaje (temperatura, precipitación, distancia a asentamientos humanos y zonas urbanas, porcentaje de cobertura vegetal) (Cohen et al, 2016, Mendenhall et al, 2013, Bonneaud et al, 2009, Loss et al, 2009), lo que además, proporcionaría mejores herramientas, no sólo para la toma de decisiones con respecto al manejo del paisaje y los usos de suelo, sino también para el diseño e implementación de estrategias para el control de los vectores.



**Figura 1.** IRC asignado por especie, género o familia a especies de aves silvestres residentes capturadas en el estado de Yucatán, México. Amarillo: poco competente, naranja: moderadamente competente, rojo: altamente competente. Modificado de Kilpatrick et al, 2007.

**Cuadro 1.** Abundancias relativas de reservorios de VON según su índice de competencia como reservorio, en el ensamble de aves silvestres por tipo de uso de suelo. Categorías: Alto= (IRC>1.12), Moderado=(0.66<IRC<1.12), Bajo= (0<IRC<0.66), Incompetente= (IRC=0).

Categoría IRC	Abundancia relativa (% de individuos en el ensamble)		
	S. Nativo	S. Intensivo	Monocultivo
Alto	14.3	10.4	15.7
Moderado	25.7	42.5	47
Bajo	28.3	13.2	8.4
Incompetente	0	2.8	1.6
No determinado	32.4	30.8	26.8



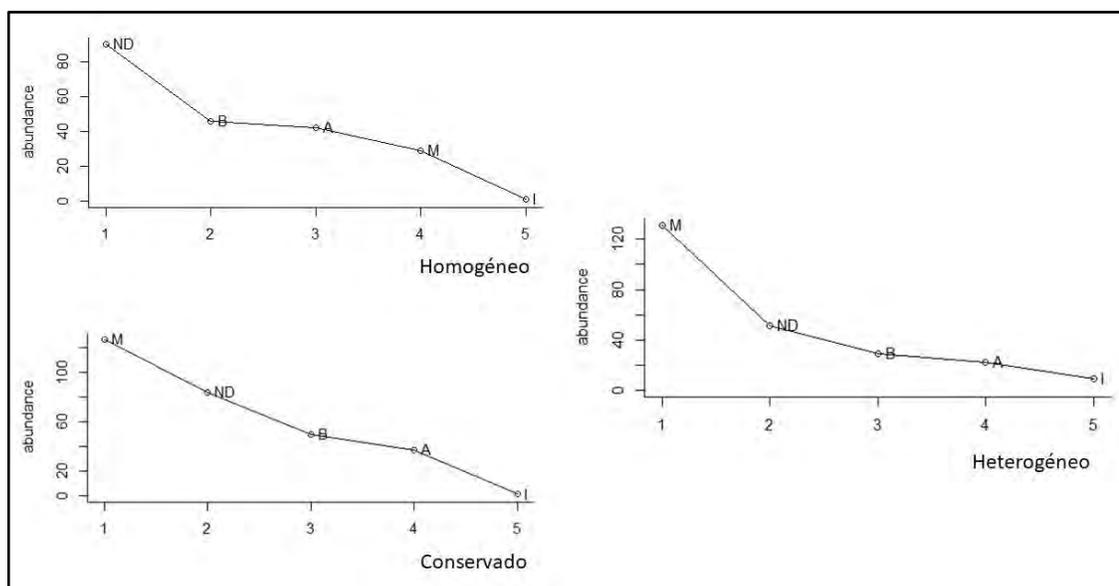
**Figura 2.** Curvas de rango-abundancia de los ensambles de aves silvestres reservorios de VON (Registradas por el método de captura en redes) por uso de suelo, en el estado de Yucatán, México.

**Cuadro 2.** Análisis de covarianza (ANCOVA) comparando las pendientes de las curvas de rango/abundancia e índice de dominancia de los ensambles de aves silvestres reservorios de VON (registradas por el método de captura en redes), entre tipos de uso de suelo, en el estado de Yucatán, México. Se resaltan los valores significativos  $p \leq 0.05$ .

	S. NATIVO	MONOCULTIVO
S. NATIVO D= 0.2657149	*	*
MONOCULTIVO D=.0.3265584	<b>F = 26.3993</b> <b>p = 2.776e-07</b>	*
S. INTENSIVO D= 0.3067908	<b>F = 18.7798</b> <b>p = 1.467e-05</b>	F = 0.8172 p = 0.3660

**Cuadro 3.** Abundancias relativas de reservorios de VON según su índice de competencia como reservorio, en el ensamble de aves silvestres por unidad de paisaje regional. Categorías: Alto=( $IRC > 1.12$ ), Moderado=( $0.66 < IRC < 1.12$ ), Bajo= ( $0 < IRC < 0.66$ ), Incompetente=( $IRC = 0$ ).

Categoría IRC	Abundancia relativa (% de individuos en el ensamble)		
	Heterogéneo	Homogéneo	Conservado
Alto	9	20.2	12.3
Moderado	54.1	14	42.5
Bajo	11.8	22.1	16.7
Incompetente	3.7	0.5	0.3
No determinado	20.7	43.4	27.8



**Figura 3.** Curvas de rango-abundancia de los ensamblajes de aves silvestres reservorios de VON (registradas por el método de captura en redes) por unidad de paisaje regional, en el estado de Yucatán, México.

**Cuadro 4.** Análisis de covarianza (ANCOVA) comparando las pendientes de las curvas de rango/abundancia e índice de dominancia de los ensamblajes de aves silvestres reservorio de VON (registradas por el método de captura en redes), entre unidades de paisaje regional, en el estado de Yucatán, México. Se resaltan los valores significativos  $p \leq 0.05$ .

	CONSERVADO	HOMOGENEO
CONSERVADO $D= 0.3074612$	*	*
HOMOGENEO $D= 0.2963665$	$F = 0.3404$ $p = 0.5596$	*
HETEROGENEO $D=0.3511464$	$F = 1.6935$ $p = 0.19314$	$F = 3.0602$ $p = 0.08023$

**Cuadro 5.** Individuos positivos, fecha y temporada de captura, uso de suelo, unidad de paisaje regional y porcentaje de inhibición de la unión del MAb, de las aves silvestres capturadas en el estado de Yucatán, México.

CLAVE	ESPECIE	FECHA	TEMPORADA	UPR	USO SUELO	% INHIBICION
MA100	<i>Icterus gularis</i>	19-may-16	SECAS	HETEROGÉNEO	S. INTENSIVO	63.97
TA268	<i>Attila spadiceus</i>	30-mar-16	SECAS	HOMOGENEO	S. INTENSIVO	59.19
TA275	<i>Dryobates scalaris</i>	30-mar-16	SECAS	HOMOGENEO	S. INTENSIVO	56.98
TA276	<i>Geothlypis trichas</i>	30-mar-16	SECAS	HOMOGENEO	S. INTENSIVO	53.67
TA034	<i>Ramphocaeus melanurus</i>	26-jul-15	LLUVIAS	HOMOGENEO	S. NATIVO	53.24
TA329	<i>Vireo pallens</i>	15-abr-16	SECAS	HOMOGENEO	MONOCULTIVO	51.47
TA028	<i>Geothlypis poliocephala</i>	17-jul-15	LLUVIAS	HOMOGENEO	MONOCULTIVO	49.35
TA269	<i>Pitangus sulphuratus</i>	30-mar-16	SECAS	HOMOGENEO	S. INTENSIVO	47.05
TA047	<i>Thamnophilus doliatus</i>	26-jul-15	LLUVIAS	HOMOGENEO	S. NATIVO	45.45
TA272	<i>Passerina cyanea</i>	30-mar-16	SECAS	HOMOGENEO	S. INTENSIVO	43.38
TA080	<i>Geothlypis poliocephala</i>	10-ago-15	LLUVIAS	HOMOGENEO	S. INTENSIVO	42.85
ZA044	<i>Turdus grayi</i>	21-ago-15	LLUVIAS	CONSERVADO	MONOCULTIVO	41.91
TA327	<i>Hirundo rustica</i>	14-abr-16	SECAS	HOMOGENEO	MONOCULTIVO	41.54
TA039	<i>Thamnophilus doliatus</i>	26-jul-15	LLUVIAS	HOMOGENEO	S. NATIVO	40.26
MA106	<i>Molothrus aeneus</i>	19-may-16	SECAS	HETEROGÉNEO	S. INTENSIVO	39.7
ZA056	<i>Pachyrhamphus aglaiae</i>	28-ago-15	LLUVIAS	CONSERVADO	S. INTENSIVO	38.6
TA328	<i>Turdus grayi</i>	15-abr-16	SECAS	HOMOGENEO	MONOCULTIVO	37.13
TA079	<i>Geothlypis poliocephala</i>	08-ago-15	LLUVIAS	HOMOGENEO	S. INTENSIVO	36.69
TA033	<i>Arremonops rufivirgatus</i>	26-jul-15	LLUVIAS	HOMOGENEO	S. NATIVO	32.47
TA046	<i>Thamnophilus doliatus</i>	26-jul-15	LLUVIAS	HOMOGENEO	S. NATIVO	31.82
TA167	<i>Setophaga citrina</i>	22-mar-16	SECAS	HOMOGENEO	S. NATIVO	31.55
TA227	<i>Turdus grayi</i>	23-mar-16	SECAS	HOMOGENEO	S. NATIVO	31.27
MA101	<i>Amazona albifrons</i>	19-may-16	SECAS	HETEROGÉNEO	S. INTENSIVO	30.93
TA239	<i>Arremonops rufivirgatus</i>	23-mar-16	SECAS	HOMOGENEO	S. NATIVO	30.14

**Cuadro 6.** Individuos seropositivos a VON por especie y prevalencia ponderada, por unidad de paisaje local, regional y por uso de suelo local, de las aves silvestres capturadas en el estado de Yucatán, México. (\*migratorio).

ESPECIES	Unidad de paisaje regional		
	HOMOGENEO	HETEROGÉNEO	CONSERVADO
<b>Uso de suelo local</b>	Prevalencia: 6.34%	Prevalencia: 1.14%	Prevalencia: 0.67%
MONOCULTIVO Prevalencia: 1.92%	1 <i>Geothlypis poliocephala</i> 1 <i>Hirundo rustica</i> * 1 <i>Turdus grayi</i> 1 <i>Vireo pallens</i> Prevalencia: 5.66%		1 <i>Turdus grayi</i> Prevalencia: 0.52%
Silvopastoril INTENSIVO Prevalencia: 4.07%	2 <i>Geothlypis poliocephala</i> 1 <i>Attila spadiceus</i> 1 <i>Pitangus sulphuratus</i> 1 <i>Passerina cyanea</i> * 1 <i>Dryobates scalaris</i> 1 <i>Geothlypis trichas</i> * Prevalencia: 8.41%	1 <i>Icterus gularis</i> 1 <i>Molothrus aeneus</i> 1 <i>Amazona albifrons</i> Prevalencia: 3%	1 <i>Pachyrhamphus aglaiae</i> Prevalencia: 4.56%
Silvopastoril NATIVO Prevalencia: 2.43%	2 <i>Arremonops rufivirgatus</i> 1 <i>Ramphocaenus melanurus</i> 3 <i>Thamnophilus doliatus</i> 1 <i>Turdus grayi</i> 1 <i>Setophaga citrina</i> * Prevalencia: 5.32%		

**Cuadro 7.** Especie, familia, orden, estacionalidad, gremio trófico e IRC de VON, de las aves silvestres seropositivas a VON, capturadas en el estado de Yucatán, México.

ESPECIE	Nombre Común	FAMILIA	ORDEN	EST.	GREMIO	IRC
<i>Amazona albifrons</i>	Loro Frente Blanca	Psittacidae	Psittaciformes	R	Frugívoro / Granívoro	0
<i>Arremonops rufivirgatus</i>	Rascador Oliváceo	Emberizidae	Passeriformes	R	Insectívoro / Granívoro	1.7
<i>Attila spadiceus</i>	Mosquero Atila	Tyrannidae	Passeriformes	R	Insectívoro	ND
<i>Geothlypis poliocephala</i>	Mascarita Pico Grueso	Parulidae	Passeriformes	R	Insectívoro	2.3
<i>Geothlypis trichas</i>	Mascarita Común	Parulidae	Passeriformes	MI	Insectívoro	2.3
<i>Hirundo rustica</i>	Golondrina Tijereta	Hirundinidae	Passeriformes	MI	Insectívoro	ND
<i>Icterus gularis</i>	Calandria Dorso Negro Mayor	Icteridae	Passeriformes	R	Insectívoro / Frugívoro	0.64
<i>Molothrus aeneus</i>	Tordo Ojos Rojos	Icteridae	Passeriformes	R	Granívoro / Insectívoro	0
<i>Pachyrhamphus aglaiae</i>	Cabezón Degollado	Tyrannidae	Passeriformes	R	Insectívoro / Frugívoro	ND
<i>Passerina cyanea</i>	Colorín Azul	Cardinalidae	Passeriformes	MI	Granívoro / Insectívoro	0.37
<i>Dryobates scalaris</i>	Carpintero Mexicano	Picidae	Piciformes	R	Insectívoro / Frugívoro	0.12
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Luis Bienteveo	Tyrannidae	Passeriformes	R	Insectívoro / Frugívoro	ND
<i>Ramphocaelus melanurus</i>	Saltón Picudo	Poliptilidae	Passeriformes	R	Insectívoro	ND
<i>Setophaga citrina</i>	Chipe Encapuchado	Parulidae	Passeriformes	MI	Insectívoro	1
<i>Thamnophilus doliatus</i>	Batará Barrado	Thamnophilidae	Passeriformes	R	Insectívoro	ND
<i>Turdus grayi</i>	Mirlo Café	Turdidae	Passeriformes	R	Insectívoro / Frugívoro	1.04
<i>Vireo pallens</i>	Vireo Manglero	Vireonidae	Passeriformes	R	Insectívoro / Frugívoro	ND

**Cuadro 8.** Modelo lineal generalizado de los efectos de la unidad de paisaje regional, el uso de suelo local y la riqueza de la unidad de paisaje local del hospedero sobre la seroprevalencia de VON en aves silvestres del estado de Yucatán, México. Se resaltan los valores significativos ( $p < 0.05$ ).

Componentes	Estimación	SE	Valor T	Valor P
Intercepto	0.2297	4.2837	0.054	0.9572
UPR (Homogéneo)	<b>4.4189</b>	<b>1.6569</b>	<b>2.667</b>	<b>0.0078**</b>
UPR (Heterogéneo)	0.7336	1.4542	0.504	0.6141
Uso Suelo (Monocultivo)	0.6582	1.1151	-0.590	0.5552
Uso Suelo (S. Intensivo)	<b>1.9675</b>	<b>0.8201</b>	<b>2.399</b>	<b>0.0166*</b>
Riqueza	-0.3537	0.2588	-1.367	0.1721

## REFERENCIAS

- 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 & vectors*, 8(1), 1.
- Alba, A., Allepuz, A., Napp, S., Soler, M., Selga, I., Aranda, C. & Busquets, N. (2014). Ecological Surveillance for West Nile in Catalonia (Spain), Learning from a Five-Year Period of Follow-up. *Zoonoses and public health*, 61(3), 181-191.
- Belo, N. O., Pinheiro, R. T., Reis, E. S., Ricklefs, R. E., & Braga, E. M. (2011). Prevalence and lineage diversity of avian haemosporidians from three distinct cerrado habitats in Brazil. *PLoS One*, 6(3), e17654.
- Beveroth TA, Ward MP, Lampman RL, Ringia AM, Novak RJ. (2006). Changes in seroprevalence of West Nile virus across Illinois in free-ranging birds from 2001 through 2004. *Am J Trop Med Hyg*. 2006 Jan;74(1):174-9.
- Blitvich, B. J., Marlenee, N. L., Hall, R. A., Calisher, C. H., Bowen, R. A., Roehrig, J. T., & Beaty, B. J. (2003). Epitope-blocking enzyme-linked immunosorbent assays for the detection of serum antibodies to West Nile virus in multiple avian species. *Journal of Clinical Microbiology*, 41(3), 1041-1047.
- Bonneaud, C., Sepil, I., Milá, B., Buermann, W., Pollinger, J., Sehgal, R. N. & Smith, T. B. (2009). The prevalence of avian Plasmodium is higher in undisturbed tropical forests of Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 25(04), 439-447.
- Bradley, C. A., Gibbs, S. E., & Altizer, S. (2008). Urban land use predicts West Nile virus exposure in songbirds. *Ecological Applications*, 18(5), 1083-1092.
- Bregman, T. P., Lees, A. C., MacGregor, H. E., Darski, B., de Moura, N. G., Aleixo, A. & Tobias, J. A. (2016). Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests. *Proc. R. Soc. B*. 283(1844), p. 2016-1289. The Royal Society.
- Calcagno, Vincent y de-Mazancourt, Claire. (2010). glmulti: An R package for easy automated model selection with (Generalized) linear models. *Journal of statistical software*. 34(12).
- Céspedes-Flores, S. E., & Moreno-Sánchez, E. (2010). Estimación del valor de la pérdida de recurso forestal y su relación con la reforestación en las entidades federativas de México. *Investigación ambiental*, 2(2), 5-13.
- Chasar, A., Loiseau, C., Valkiunas, G., Iezhova, T., Smith, T. B., & Sehgal, R. N. (2009). Prevalence and diversity patterns of avian blood parasites in degraded African rainforest habitats. *Molecular Ecology*, 18(19), 4121-4133.
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K. & Ellison, A.M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.

- Chaves, A., Sotomayor-Bonilla, J., Monge, O., Ramírez, A., Galindo, F., Sarmiento-Silva, R. E. & Suzán, G. (2016). West Nile Virus in Resident Birds from Yucatan, Mexico. *Journal of Wildlife Diseases*, 52(1), 159-163.
- Cohen, Jeremy M., David J., Brace, Amber J., Feichtinger, Erin M., Ortega, C. Nicole., Richardson, Jason C., Sauer, Erin L., Liu, Xuan y Rohr, Jason R. (2016). Spatial scale modulates the strength of ecological processes driving disease distributions. *PNAS*. 113(24). 3359-3364.
- Cortés-Ramírez, G., Gordillo-Martínez, A., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2012). Patrones biogeográficos de las aves de la península de Yucatán. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(2), 530-542.
- Crawley, Michael J. (2013). *The R Book*. 2nd Ed. John Wiley & Sons, Ltd.
- Docherty, D. E., Samuel, M. D., Nolden, C. A., Egstad, K. F., & Griffin, K. M. (2006). West Nile virus antibody prevalence in wild mammals, Southern Wisconsin. *Emerg Infect Dis*, 12, 1982-1984.
- Dorresteijn, I., Nimmo, D. G., Loos, J., Hanspach, J., Moga, C. I., David, A. & Fisher, J. (2018) A new world for old landscapes: Land-use intensification and bird conservation in a traditional farming landscape. Online first paper: *North-Western Journal of Zoology*. 2018: e171605
- Dzul-Manzanilla, Felipe., Manrique-Salade Pablo, Che-Mendoza Azael, Rebollar-Téllez, Eduardo. (2017). Mosquitos de Yucatán. En: Durán R. y M. Méndez (Eds.) Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. Mérida, México.
- Elizondo-Quiroga, D., & Elizondo-Quiroga, A. (2013). West Nile virus and its theories, a big puzzle in Mexico and Latin America. *Journal of global infectious diseases*, 5(4), 168.
- Evans, K. L., Gaston, K. J., Sharp, S. P., McGowan, A., Simeoni, M., & Hatchwell, B. J. (2009). Effects of urbanisation on disease prevalence and age structure in blackbird *Turdus merula* populations. *Oikos*, 118(5), 774-782.
- Ezenwa, V. O., Godsey, M. S., King, R. J., & Guptill, S. C. (2006). Avian diversity and West Nile virus: testing associations between biodiversity and infectious disease risk. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1582), 109-117.
- Ezenwa, V. O., Milheim, L. E., Coffey, M. F., Godsey, M. S., King, R. J., & Guptill, S. C. (2007). Land cover variation and West Nile virus prevalence: patterns, processes, and implications for disease control. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 7(2), 173-180.
- Farfán-Ale, J. A., Blitvich, B. J., Loroño-Pino, M. A., Marlenee, N. L., Rosado-Paredes, E. P., García-Rejón, J. E., ... & Sánchez-Herrera, I. (2004). Longitudinal studies of West Nile virus infection in avians, Yucatan State, Mexico. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 4(1), 3-14.
- Farfan-Ale, J. A., Blitvich, B. J., Marlenee, N. L., Loroño-Pino, M. A., Puerto-Manzano, F., Garcia-Rejon, J. E., ... & Cremieux-Grimaldi J. C. (2006). Antibodies to West Nile virus in asymptomatic mammals, birds, and reptiles in the Yucatan Peninsula of Mexico. *The American journal of tropical medicine and hygiene*, 74(5), 908-914.
- García-Rejón Julián, J. Blitvich Bradley, A. Farfán-Ale José, A. Loroño-Pino María, A. Chi Chim Wilberth, F. Flores-Flores Luis, Rosado-Paredes Elsy, Baak-Baak Carlos, Pérez-Mutul José, Suárez-Solís Víctor, Fernández-Salas Ildefonso, J. Beaty Barry; Host-feeding preference of the

- mosquito, *Culex quinquefasciatus*, in Yucatan State, Mexico. *Journal of Insect Science*, Volume 10, Issue 1, 1 January 2010, 32. [doi.org/10.1673/031.010.3201](https://doi.org/10.1673/031.010.3201)
- Gibbs, S. E. J., Hoffman, D. M., Stark, L. M., Marlenee, N. L., Blitvich, B. J., Beaty, B. J., & Stallknecht, D. E. (2005). Persistence of Antibodies to West Nile Virus in Naturally Infected Rock Pigeons (*Columba livia*). *Clinical and Diagnostic Laboratory Immunology*, 12(5), 665–667. <http://doi.org/10.1128/CDLI.12.5.665-667.2005>
- Guerrero-Sánchez, S., Cuevas-Romero, S., Nemeth, N. M., Trujillo-Olivera, M. T., Worwa, G., Dupuis, A. & Estrada-Franco, J. G. (2011). West Nile virus infection of birds, Mexico. *Emerg Infect Dis*, 17(12), 2245-2252.
- Hamer, G. L., Walker, E. D., Brawn, J. D., Loss, S. R., Ruiz, M. O., Goldberg, T. L. & Kitron, U. D. (2008). Rapid amplification of West Nile virus: the role of hatch-year birds. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 8(1), 57-68.
- Hamer, G. L., Kitron, U. D., Goldberg, T. L., Brawn, J. D., Loss, S. R., Ruiz, M. O., & Walker, E. D. (2009). Host selection by *Culex pipiens* mosquitoes and West Nile virus amplification. *The American journal of tropical medicine and hygiene*, 80(2), 268-278.
- Harvey, C. A. & Villalobos, J. A. G. (2007). Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2257-2292.
- Huang Z.Y.X, Van Langevelde F, Estrada-Peña A, Suzán G, De Boer W.F. (2016). The diversity-disease relationship: evidence for and criticisms of the dilution effect. *Parasitology*. Cambridge University Press.
- Huang ZYX, de Boer WF, van Langevelde F, Olson V, Blackburn TM, et al. (2013) Species' Life-History Traits Explain Interspecific Variation in Reservoir Competence: A Possible Mechanism Underlying the Dilution Effect. *PLoS ONE* 8(1): e54341. doi: 10.1371/journal.pone.0054341  
INEGI:[http://www.cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/yuc/territorio/recursos\\_naturales.aspx?tema=me&e=31](http://www.cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/yuc/territorio/recursos_naturales.aspx?tema=me&e=31)
- Johnson, P. T., Ostfeld, R. S., & Keesing, F. (2015). Frontiers in research on biodiversity and disease. *Ecology letters*, 18(10), 1119-1133.
- Johnson, P. T., Preston, D. L., Hoverman, J. T., & Richgels, K. L. (2013). Biodiversity decreases disease through predictable changes in host community competence. *Nature*, 494(7436), 230-233.
- Joseph, M. B., Mihaljevic, J. R., Orlofske, S. A., & Paull, S. H. (2013). Does life history mediate changing disease risk when communities disassemble? *Ecology letters*, 16(11), 1405-1412.
- Keesing, F., Holt, R. D., & Ostfeld, R. S. (2006). Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters*, 9(4), 485-498.
- Kilpatrick, A. M., Kramer, L. D., Jones, M. J., Marra, P. P. & Daszak, P. (2006). West Nile virus epidemics in North America are driven by shifts in mosquito feeding behavior. *PLoS Biol*, 4(4), e82.
- Kilpatrick, A. M., LaDeau, S. L. & Marra, P. P. (2007). Ecology of West Nile virus transmission and its impact on birds in the western hemisphere. *The Auk*, 124(4), 1121-1136.
- Kilpatrick, A. M. (2011). Globalization, land use, and the emergence of West Nile virus. *Science*. 334 (6054) 323-7.

- Komar, N., Langevin S., Hinten S., Nemeth N., Edwards E., Hettler D., Davis B., Bowen R., Bunning M. (2003). Experimental Infection of North American Birds with the New York 1999 Strain of West Nile Virus. *Emerging Infectious Diseases*. 9 (3), 311-322.
- Komar, O., Robbins, M. B., Klenk, K., Blitvich, B. J., Marlenee, N. L., Burkhalter, K. L. & Komar, N. (2003). West Nile virus transmission in resident birds, Dominican Republic. *Emerging Infectious Diseases*, 9(10), 1299.
- Levine, R. S., Mead, D. G., Hamer, G. L., Brosi, B. J., Hedeem, D. L., Hedeem, M. W. & Kitron, U. D. (2016). Supersuppression: Reservoir Competency and Timing of Mosquito Host Shifts Combine to Reduce Spillover of West Nile Virus. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 15-0809.
- Loiseau, C., Iezhova, T., Valkiūnas, G., Chasar, A., Hutchinson, A., Buermann, W. & Sehgal, R. N. (2010). Spatial variation of haemosporidian parasite infection in African rainforest bird species. *Journal of Parasitology*, 96(1), 21-29.
- Lopes, S. F., Farias, I. P., Figueiredo, R. P., Morais, F. A., Nunes, M. R. T., & Figueiredo, M. L. G. (2015). Flavivirus Infection in Wild Birds from Brazilian Amazon. *Entomology, Ornithology & Herpetology*: 4(3), 1.
- Loss, S. R., Hamer, G. L., Walker, E. D., Ruiz, M. O., Goldberg, T. L., Kitron, U. D., & Brawn, J. D. (2009). Avian host community structure and prevalence of West Nile virus in Chicago, Illinois. *Oecologia*, 159(2), 415-424.
- Maeda, A., & Maeda, J. (2013). Review of diagnostic plaque reduction neutralization tests for flavivirus infection. *The Veterinary Journal*, 195(1), 33-40.
- Magurran A.E. & McGill B.J. (2011). *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press.
- Maya-Elizarrarás, E., & Schondube, J. E. (2015). Birds, charcoal and cattle: Bird community responses to human activities in an oak forest landscape shaped by charcoal extraction. *Forest Ecology and Management*, 335, 118-128.
- MacGregor-Fors, I. & Schondube, J. E. (2011). Use of tropical dry forests and agricultural areas by Neotropical bird communities. *Biotropica*, 43(3), 365-370.
- Mendenhall, C. D., Archer, H. M., Brenes, F. O., Sekercioglu, C. H., & Sehgal, R. N. (2013). Balancing biodiversity with agriculture: land sharing mitigates avian malaria prevalence. *Conservation Letters*, 6(2), 125-131.
- Miller, Ezer., Huppert, Amit. (2013) The Effects of Host Diversity on Vector-Borne Disease: The Conditions Under Which Diversity Will Amplify or Dilute the Disease Risk. *PLoS ONE* 8(11): e80279.
- Muller, David, A., Young, R. Paul. (2013). The flavivirus NS1 protein: Molecular and structural biology, immunology, role in pathogenesis and application as a diagnostic biomarker. *Antiviral Research*. 98(2), 192-208.
- Múnera E, Bock BC, Bolivar DM, Botero JA. (2008). Composición y estructura de la avifauna en diferentes hábitats en el departamento de Córdoba, Colombia. *Ganadería del Futuro* (eds E Murgueitio, CA Cuartas, JF Naranjo), pp. 205–225. Cali, Colombia: Fundación CIPAV.

- Nemeth, N. M., & Oesterle, P. T. (2014). West Nile virus from an avian conservation perspective. *International Zoo Yearbook*, 48(1), 101-115.
- Ostfeld, R. S. (2009). Biodiversity loss and the rise of zoonotic pathogens. *Clinical Microbiology and Infection*, 15, 40-43.
- Pérez-Ramírez, E., Llorente, F., & Jiménez-Clavero, M. Á. (2014). Experimental infections of wild birds with West Nile virus. *Viruses*, 6(2), 752-781.
- Pongsiri, M. J., Roman, J., Ezenwa, V. O., Goldberg, T. L., Koren, H. S., Newbold, S. C. & Salkeld, D. J. (2009). Biodiversity loss affects global disease ecology. *Bioscience*, 59(11), 945-954.
- Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., & DeSante, D. F. B. Milá. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA Pacific Southwest Research station, Forest service, US Department of Agriculture., 1996.
- Randall, N. J., Blitvich, B. J., & Blanchong, J. A. (2013). Association between agricultural land use and West Nile Virus antibody prevalence in Iowa birds. *Journal of wildlife diseases*, 49(4), 869-878.
- Ringia, A. M., Blitvich, B. J., Koo, H.-Y., Van de Wyngaerde, M., Brawn, J. D., & Novak, R. J. (2004). Antibody Prevalence of West Nile Virus in Birds, Illinois, 2002. *Emerging Infectious Diseases*, 10(6), 1120–1124. <http://doi.org/10.3201/eid1006.030644>
- Rivera, Leonardo Fabio; Armbrecht, Inge; Calle, Zoraida. (2013) Silvopastoral systems and ant diversity conservation in a cattle-dominated landscape of the Colombian Andes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 181,188–194.
- Rubio, A. V., Avila-Flores, R. & Suzán, G. (2014). Responses of small mammals to habitat fragmentation: epidemiological considerations for rodent-borne hantaviruses in the Americas. *EcoHealth*, 11(4), 526-533.
- Savage, H. M., Aggarwal, D., Apperson, C. S., Katholi, C. R., Gordon, E., Hassan, H. K. & Unnasch, T. R. (2007). Host choice and West Nile virus infection rates in blood-fed mosquitoes, including members of the *Culex pipiens* complex, from Memphis and Shelby County, Tennessee, 2002–2003. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 7(3), 365-386.
- Shelite, T. R., Rogers, C. M., Litzner, B. R., Johnson, R. R., & Schneegurt, M. A. (2008). West Nile virus antibodies in permanent resident and overwintering migrant birds in south-central Kansas. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 8(3), 321-330.
- Sotelo, E., Llorente, F., Rebollo, B., Camuñas, A., Venteo, A., Gallardo, C. & Jiménez-Clavero, M. Á. (2011). Development and evaluation of a new epitope-blocking ELISA for universal detection of antibodies to West Nile virus. *Journal of virological methods*, 174(1), 35-41.
- Suzán, G., García-Peña, G. E., Castro-Arellano, I., Rico, O., Rubio, A. V., Tolsá, M. J. & Zambrana-Torrelío, C. (2015). Metacommunity and phylogenetic structure determine wildlife and zoonotic infectious disease patterns in time and space. *Ecology and evolution*, 5(4), 865-873.
- Suzán, G., Esponda, F., Carrasco-Hernández, R., & Aguirre, A. A. (2012). Habitat fragmentation and infectious disease ecology. *New Directions in Conservation Medicine: Applied Cases of Ecological Health*, 135-150.

- Swaddle, J. P. & Calos, S. E. (2008). Increased avian diversity is associated with lower incidence of human West Nile infection: observation of the dilution effect. *PloS one*, 3(6), e2488.
- Turell, Michael J., Dohm, David J., Sardelis, Michael R., O'guinn, Monica L., Andreadis, Theodore G., Blow Jamie A. (2005). An Update on the Potential of North American Mosquitoes (Diptera: Culicidae) to Transmit West Nile Virus, *Journal of Medical Entomology*, 42(1), 57–62.
- Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, 143(10), 2270-2279.
- Wheeler, S. S., Barker, C. M., Fang, Y., Veronica-Armijos, M., Carroll, B. D., Husted, S. & Reisen, W. K. (2009). Differential impact of West Nile virus on California birds. *The condor*, 111(1), 1-20.
- Williams, D. R., Alvarado, F., Green, R. E., Manica, A., Phalan, B., & Balmford, A. (2017). Land-use strategies to balance livestock production, biodiversity conservation and carbon storage in Yucatán, Mexico. *Global Change Biology*.

## **ANEXOS**

### **Anexo I. Procedimiento para obtención del suero a partir de tubos de papel Nobuto®**

- Se cortó 1/3 de cada tira de papel filtro con la muestra de sangre y se introdujo en microtubos para centrifuga de 1.5 ml.
- Se añadieron 500 µl de Solución buffer fosfatada (PBS) con un pH de 7.4.
- Las muestras se incubaron durante un mínimo de 12 horas a 4°C.
- Se extrajo el papel filtro y los sueros fueron calentados a baño maría a 60°C durante 30 minutos.
- Los sueros fueron centrifugados a 3000 rpm durante 2 minutos, para después ser almacenados en congelación a -20°C.

**Anexo II. Preparación de soluciones para realizar la prueba ELISA de bloqueo de epítopes.**

- Solución buffer fosfatada (PBS) pH 7.4:

Para un litro:

- NaCl 7.95 g
- KCL 0.19 g
- Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> 1.15 g
- KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> 0.2 g
- Ajuste del pH a 7.4 con NaOH o HCl.

- Solución de cobertura pH 9.6:

Para un litro:

- Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> 5.3 g
- NaHCO<sub>3</sub> 4.2 g
- Ajuste del pH a 9.6 con NaOH o HCl.

- Solución de lavado:

- PBS pH 7.4
- 0.1% Tween 20

- Solución de bloqueo:

- PBS pH 7.4
- 5% Leche descremada en polvo.

## DISCUSIÓN GENERAL

El presente trabajo es el primer estudio enfocado en identificar la relación entre los diferentes usos de suelo agropecuario, a escala local y regional, con la diversidad taxonómica y trófica, estructura y composición de los ensamblajes de aves silvestres en el estado de Yucatán, y en buscar la relación que guardan estos índices de diversidad con la seroprevalencia de VON en el estado. Además, exploramos un nuevo enfoque para el análisis de la abundancia de reservorios de VON en los ensamblajes, mediante la asignación de categorías basadas en su competencia.

Al analizar la diversidad en los ensamblajes de aves, demostramos que el uso de suelo local tiene un efecto directo sobre la riqueza y equitatividad de los ensamblajes, y que los resultados encontrados coinciden con los descritos en otras investigaciones en México, (González-Valdivia et al, 2014) centro y Sudamérica (Kormann et al, 2018, Cerezo et al 2009, Fajardo et al, 2008). La mayor riqueza, equitatividad y recambio de especies del uso silvopastoril nativo destacó la importancia del mantenimiento de fragmentos conservados para la sobrevivencia de especies dependientes de este tipo de paisaje (Kormann et al, 2018, González-Valdivia et al, 2014, Harvey y Villalobos, 2007).

Presentamos un acercamiento al estudio del efecto que el uso silvopastoril intensivo compuesto por *L. leucocephala* y pastizal, puedan tener sobre la diversidad en el estado de Yucatán, lo cual resulta crucial en un momento donde tanto particulares como gobiernos locales y estatales, apuestan por este tipo de uso de suelo como una solución, no sólo a los problemas de baja productividad, sino también como una forma de amortiguar los efectos negativos de los monocultivos sobre la biodiversidad y los ecosistemas. Con respecto a este tema, si bien corroboramos que favorece la presencia de un mayor número de especies que los monocultivos (Murgueitio e Ibrahim, 2008, Fajardo et al, 2008, Greenberg et al, 1997(a), Greenberg et al, 1997(b)), ambos usos de suelo fueron muy similares en estructura y composición taxonómica y trófica, por lo que identificamos la necesidad de continuar realizando investigación acerca de la interacción entre las aves silvestres y esta especie de árbol en particular, así como de incorporar a

dichos estudios, variables como la densidad arbórea en el paisaje, la altura y edad de los árboles, el tipo de manejo que reciben (poda, riego, pastoreo o corte) (Rivera et al, 2013, De Clerk et al, 2010, Fajardo et al, 2008, Greenberg et al, 1997(b)), y el nivel de productividad ganadera de la unidad de paisaje (Williams et al, 2007).

Nuestros resultados para la escala regional coinciden con otros trabajos realizados en México (González-Valdivia et al, 2014) centro y Sudamérica (Cerezo et al 2009, Fajardo et al, 2008), donde se reportó una mayor riqueza de aves en hábitats silvopastoriles abiertos. Los altos índices de diversidad alfa observados en la UPR homogénea pueden tener varias explicaciones. Primero, las especies generalistas son capaces de aprovechar recursos en el borde de los bosques y otros elementos propios de una matriz antropogénica, por lo que no solo tienen una menor probabilidad de extinguirse, sino que se ven favorecidas por la deforestación (Dorresteyjn et al, 2018, Williams et al, 2017, Carrara et al, 2015, Fajardo et al, 2008). Segundo, a una escala regional más amplia, la UPR homogénea se ubica dentro de una matriz heterogénea con parches de bosque y diferentes tipos de cultivos, además de que no se encuentra cercana a grandes centros urbanos, lo que brinda una mayor conectividad y disponibilidad de recursos (Kormann et al, 2018, Carrara et al, 2015, Cerezo et al, 2010, De Clerk et al, 2010, Fajardo et al, 2008) Y tercero, el registro de las especies y la abundancia de sus individuos se obtuvo mediante capturas en redes de niebla, lo que genera un sesgo a favor de los paisajes abiertos, donde las aves vuelan a menor altura que en un paisaje con densa cobertura forestal.

A partir de estos resultados podemos concluir que el tipo de paisaje dominante en una matriz tiene un efecto significativo sobre los ensambles de aves contenidas dentro de ella, y que una matriz homogénea con un bajo porcentaje de cobertura arbórea puede presentar mayor riqueza y equitatividad que otras regiones con mayor cobertura forestal, por lo que resulta indispensable considerar la identidad y características de cada especie presente, así como la abundancia de sus individuos al realizar estos análisis, para evitar llegar a conclusiones erróneas sobre sus efectos sobre la biodiversidad (Dorresteyjn et al, 2018, Williams et al, 2017, Carrara et al, 2015, Fajardo et al, 2008). Un hábitat alterado

por cambios en el uso de suelo puede permitir una mayor diversidad de un tipo particular de especies, pero a costa de una homogeneización funcional (Coetzee y Chown, 2016, Ortega-Álvarez y MacGregor-Fors, 2009).

La mayoría de los estudios enfocados al efecto del paisaje sobre la biodiversidad son realizados a la escala local o de los parches, con excepciones como Kormann et al (2018), Dorresteyn et al (2018) y Carrara et al (2015). El adoptar una perspectiva regional permite un mejor entendimiento de la respuesta de las especies ante los cambios de uso de suelo, lo que puede mejorar y complementar las estrategias de conservación en los trópicos (Mendenhall et al, 2013). Sin embargo, sería relevante realizar estos estudios a diversas escalas, en nuestro caso mucho más amplia que la utilizada (20 km<sup>2</sup>), ya que, a nivel regional, las unidades de paisaje seleccionadas estuvieron a su vez rodeadas por matrices con diferentes paisajes, conservados, agrícolas o urbanos, los cuales no fueron considerados en el estudio y que pudieron tener una estrecha relación con los resultados obtenidos (Carrara et al, 2015; Cerezo et al, 2010, De Clerk et al, 2010).

El análisis de la similitud en la composición de los ensamblajes mostró que el principal efecto que ejercen el uso de suelo a nivel local y el tipo de paisaje a nivel regional, es sobre las abundancias de individuos, más que sobre la presencia o ausencia de las especies. Este fenómeno indica que, a pesar de que los diferentes tipos de uso de suelo y las unidades de manejo regional compartan la mayoría de las especies, son las características del paisaje las que determinan la abundancia de sus individuos (Cerezo et al., 2009). La alta similitud entre los ensamblajes de aves de todas las unidades de paisaje tanto a nivel local como regional, (dominio de pocas especies generalistas, presencia de mismos gremios tróficos) podría ser considerada, en parte, como el resultado de la larga historia de perturbación y deterioro antropogénico en la Península de Yucatán, con oleadas de deforestación que van desde la civilización maya pre-clásica, alrededor del año 1000 A.C, el cultivo de henequén en el siglo XIX, hasta la ganadería extensiva y la urbanización en el siglo XX (Williams et al, 2017).

Para la determinación de la abundancia de reservorios, asignamos a las especies residentes capturadas el índice de competencia como reservorio (IRC) calculado por Kilpatrick et al, 2007, y en caso de no contar con él, se asignó el valor promedio de IRC para el género o familia. Esta decisión fue sustentada en la teoría de que la variabilidad en la susceptibilidad a la infección por VON y a la competencia como reservorios es mayor entre las familias de aves que dentro de las mismas familias, por lo que es posible asumir que una especie no estudiada, perteneciente a una familia con reportes de susceptibilidad y mortalidad, también sea susceptible. (Kilpatrick et al, 2007, Huang et al, 2013), aunque otros autores han reportado casos donde miembros de una misma familia presentan valores muy distintos de mortalidad, viremia máxima e IRC (Wheeler et al, 2009 y Pérez-Ramírez et al, 2014). Resaltamos que es necesario implementar estudios para la determinación experimental del IRC en especies presentes en esta región (Kilpatrick 2011, Levine et al, 2016).

El IRC considera susceptibilidad, viremia máxima, duración de la viremia y sobrevivencia post-infección, sin embargo, no considera la tasa de contacto entre la especie de ave en cuestión y el mosquito vector (Savage et al, 2007) por lo que la integración de las preferencias alimenticias de los mosquitos en cada área de estudio resulta indispensable para identificar el papel de cada especie en la transmisión de VON (Kilpatrick 2007, Hamer et al, 2009, Levine et al, 2016). La carencia de datos acerca de las preferencias alimenticias de los mosquitos vectores en la región es otra limitante importante en este estudio, impidiendo llegar a conclusiones precisas sobre la importancia de una especie aviar en particular, o del riesgo de transmisión del VON en las áreas estudiadas (Kilpatrick 2007, Savage et al, 2007, Hamer et al, 2009, Levine et al, 2016).

Nuestros análisis sobre la estructura de los ensamblajes en función de la competencia como reservorio de las especies, cumplieron con lo esperado en la escala local, ya que observamos un gradiente en las abundancias relativas de reservorios competentes y la dominancia de los ensamblajes frente a la perturbación del hábitat, donde el ensamblaje del uso silvopastoril nativo presentó la menor abundancia de reservorios competentes y la

mayor equitatividad (Chaves et al, 2016, Suzán et al, 2015, Johnson et al, 2013, Ezenwa et al, 2007), siendo significativa la diferencia entre la dominancia de este uso de suelo con respecto al silvopastoril intensivo y el monocultivo. (Maya-Elizarrarás y Schondube, 2015).

Estos resultados, junto con los obtenidos en los análisis de diversidad alfa y beta, taxonómica y por gremio trófico en el uso silvopastoril nativo, resaltan la necesidad de conservar fragmentos y remanentes de vegetación nativa a nivel local, ya que su protección resulta crítica para la conservación de las comunidades tanto a nivel taxonómico como funcional en los paisajes agropecuarios (González-Valdivia et al, 2014, Mendenhall et al, 2013, Harvey y Villalobos, 2007).

En la escala regional, no se observaron diferencias significativas en la estructura de los ensamblajes, sin embargo, el gradiente observado en la dominancia y en la abundancia relativa de reservorios competentes, podría ser el resultado de los efectos del paisaje a una escala aun mayor. (Cohen et al, 2016, Carrara et al, 2015; Cerezo et al, 2010, De Clerk et al, 2010, Bonneaud et al. 2009), además de la historia de perturbación y deterioro antropogénico en la región (Williams et al, 2017).

El método utilizado para la detección serológica de VON, propuesto por Blitvich et al. (2003), es una prueba ELISA de bloqueo, capaz de detectar anticuerpos séricos contra VON en numerosas especies de aves silvestres. Al utilizar el anticuerpo monoclonal 3.1112G, dirigido a la detección de epítopes de la proteína NS1 del VON, esta prueba ha sido capaz de diferenciar entre VON y SLEV en estudios de vigilancia epidemiológica en comunidades de aves silvestres en Norteamérica (Komar et al, 2003, Ringia et al, 2004, Gibbs et al, 2005, Beveroth et al, 2006, Hamer et al, 2008 y Loss et al, 2009) y en el estado de Yucatán (Farfán-Ale et al, 2004).

Los cambios antropogénicos pueden relacionarse con variaciones tanto en la diversidad como en la prevalencia de algunos parásitos (Chaves et al, 2016, Mendenhall et al, 2013, Chasar et al, 2009). En el caso del VON, los paisajes fragmentados o alterados suelen favorecer la presencia de especies generalistas (Chaves et al, 2016, Suzán et al, 2015, Rubio et al, 2014, Harvey y Villalobos, 2007), muchas de las cuales suelen ser más susceptibles a

la infección por VON, como fue observado por Chaves et al. (2016) en el estado de Yucatán , quienes encontraron que, si bien las unidades de producción conservadas no estaban libres de la circulación del virus, éste tenía una mayor prevalencia molecular en sitios con uso de suelo perturbado, perteneciendo a especies generalistas la mayoría de los individuos positivos. Estos hallazgos coinciden con la tendencia observada en nuestros resultados, donde el paisaje regional homogéneo y el uso de suelo silvopastoril intensivo tuvieron la mayor prevalencia en sus respectivas escalas, y un efecto positivo significativo sobre esta.

Al estudiar las asociaciones entre la composición de la cubierta del suelo en un gradiente de perturbación en humedales y la prevalencia de la infección por VON en mosquitos *Culex* del sureste de Louisiana, E.U.A., Ezenwa et al (2007), encontraron que las tasas de infección de los mosquitos disminuían al incrementarse la cobertura original del humedal, y relacionaron una menor prevalencia con la composición de la comunidad de hospederos de las áreas conservadas, sugiriendo que este factor explicaba, al menos en parte, el efecto observado del paisaje sobre el riesgo de infección por VON, lo que les llevó a concluir que preservar grandes extensiones de humedal y por ende, sus comunidades de aves intactas, representaba un enfoque valioso para el control de epidemias de VON.

La falta de significancia en la relación negativa entre la riqueza de especies en los ensamblajes y la seroprevalencia de VON, observada en nuestros resultados, nos impide comprobar la presencia de un “efecto de dilución”; lo que coincide con otros trabajos (Mendenhall et al, 2013, Kilpatrick 2011, Bonneaud et al. 2009, Loss et al. 2009) en donde se ha propuesto que son otros factores, como la composición de las comunidades de vectores, las preferencias alimenticias de estos, el índice de competencia de cada especie aviar, la temperatura, precipitación y otras características del paisaje; los que juegan un papel importante en la transmisión y mantenimiento de la infección por VON en la región.

En Norteamérica, en una escala regional, la incidencia de la infección por VON en humanos se incrementa con la urbanización y la agricultura. Kilpatrick, 2011, atribuye este fenómeno a los hábitats utilizados y al comensalismo con los humanos, de los principales

mosquitos vectores de VON. En el estado de Yucatán, la restricción en cuerpos superficiales de agua dulce es un factor determinante de la diversidad de especies de mosquitos. Alrededor del 50% de esta diversidad se desarrolla en criaderos naturales y artificiales con agua dulce, en ambientes domésticos y peridomésticos de localidades urbanas, suburbanas y rurales. (Dzul-Manzanilla, 2017). Consideramos que es necesaria la identificación de las preferencias alimenticias de los mosquitos vectores a nivel de especie aviar, no solo en paisajes urbanos, sino también en paisajes agropecuarios y conservados, para lograr un conocimiento más profundo sobre la dinámica de transmisión de virus y la relación que guarda su presencia en el estado de Yucatán con los cambios de uso de suelo.

Chasar et al. (2009), estudiaron la relación de los cambios antropogénicos a escalas locales y regionales, con variaciones tanto en la diversidad como en la prevalencia de algunos parásitos en bosques tropicales perturbados de África. Ellos destacaron que, al comparar sitios a escalas locales reducidas, se eliminan muchas de las variables ambientales que pueden confundir los análisis sobre la transmisión de los parásitos, como la precipitación o la temperatura. Sin embargo, fue al comparar las prevalencias de los parásitos a una escala mayor (entre todos los sitios perturbados y los conservados), que descubrieron diferencias significativas, principalmente, prevalencias más altas de los parásitos en hábitats conservados, de manera similar a Bonneaud et al. (2009), quienes en un estudio realizado en Camerún, encontraron que la prevalencia de la infección por *Plasmodium* aviar en aves silvestres, era menor en los sistemas agroforestales, y más alta en zonas con bosque conservado. Ambos estudios contrastan con nuestros resultados, donde la prevalencia de VON a nivel regional fue mayor en los paisajes más perturbados (homogéneo y heterogéneo) y menor en el paisaje conservado.

Los resultados de nuestro estudio muestran que las características de una matriz predominantemente homogénea pueden tener un efecto positivo sobre la prevalencia de VON, efecto que se observa también a nivel local, en el caso del uso de suelo silvopastoril intensivo. Más allá de la confirmación de que un hábitat perturbado beneficia la transmisión y mantenimiento de la infección viral, esta información nos orienta para elegir

el enfoque que deben tener los siguientes estudios en la región, de modo que se respondan las siguientes preguntas: ¿Son las características ambientales las que determinan la prevalencia del VON en una comunidad de aves silvestres? Y de ser así, ¿Qué factores ambientales específicos estarían involucrados? Aunado a esto, surge la necesidad de investigar si la prevalencia de VON está determinada por el efecto de estos factores sobre las comunidades de aves, sobre las comunidades de mosquitos vectores, o bien, sobre ambas.

Los resultados de este trabajo enfatizan la necesidad de incorporar características ambientales, bióticas y abióticas al estudiar las dinámicas parásito-hospedero a diferentes escalas, e incluso, al examinar interacciones interespecíficas; y resaltan la necesidad de tomar en cuenta tanto la riqueza y abundancia de especies, como las interacciones complejas entre las especies, al evaluar los impactos ecológicos de la degradación del hábitat y al planear acciones de conservación efectivas (Bonneaud et al, 2009).

En nuestro país, principalmente en regiones con una alta conversión de uso del suelo, como el estado de Yucatán, son necesarios los proyectos de investigación que estudien la relación entre la provisión de servicios ecosistémicos y los nuevos sistemas para la producción de ganado, así como el efecto de estos cambios sobre las dinámicas de enfermedades emergentes o reemergentes, principalmente de aquellas transmitidas por vectores, para encontrar soluciones a los conflictos entre la producción de alimentos y la conservación de la biodiversidad y sus servicios ecosistémicos asociados (Williams et al, 2017, González-Valdivia, 2016 Harvey y Villalobos, 2007). El presente trabajo constituyó un acercamiento al estudio de estas relaciones, y nos permitió emitir recomendaciones sobre las líneas de investigación a seguir para el fortalecimiento de los conocimientos sobre el impacto de la ganadería sobre la biodiversidad y las dinámicas de transmisión del VON; lo que proporciona mejores herramientas, no sólo para la toma de decisiones con respecto al manejo del paisaje y los usos de suelo, sino también para el diseño e implementación de estrategias para monitoreo epidemiológico en la fauna silvestre y el control de los vectores.

## REFERENCIAS

1. 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 & vectors*, 8(1), 1.
2. Alba, A., Allepuz, A., Napp, S., Soler, M., Selga, I., Aranda, C. & Busquets, N. (2014). Ecological Surveillance for West Nile in Catalonia (Spain), Learning from a Five-Year Period of Follow-up. *Zoonoses and public health*, 61(3), 181-191.
3. All About Birds. <http://www.allaboutbirds.org/guide>.
4. Andrade y Rubio-Torgler (1994). Sustainable use of the tropical rain forest: Evidence from the avifauna in a shifting-cultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. *Conserv. Biol.* 8, 545-554.
5. Beasley, D. W. (2005). Recent advances in the molecular biology of West Nile virus. *Current molecular medicine*, 5(8), 835-850.
6. Beck, C., Desprès, P., Paulous, S., Vanhomwegen, J., Lowenski, S., Nowotny, N. & Yamanaka, T. (2015). A high-performance multiplex immunoassay for serodiagnosis of Flavivirus-associated neurological diseases in horses. *BioMed research international*, 2015.
7. Belo, N. O., Pinheiro, R. T., Reis, E. S., Ricklefs, R. E., & Braga, E. M. (2011). Prevalence and lineage diversity of avian haemosporidians from three distinct cerrado habitats in Brazil. *PLoS One*, 6(3), e17654.
8. Berlanga, H., H. Gómez de Silva, V.M. Vargas-Canales, V. Rodríguez-Contreras, L.A. Sánchez-González, R. Ortega-Alvarez y R. Calderón-Parra (2015). Aves de México: Lista actualizada de especies y nombres comunes. CONABIO, México, D.F.
9. Beveroth TA, Ward MP, Lampman RL, Ringia AM, Novak RJ. (2006). Changes in seroprevalence of West Nile virus across Illinois in free-ranging birds from 2001 through 2004. *Am J Trop Med Hyg.* 2006 Jan;74(1):174-9.

10. Blitvich, B. J., Marlenee, N. L., Hall, R. A., Calisher, C. H., Bowen, R. A., Roehrig, J. T., & Beaty, B. J. (2003). Epitope-blocking enzyme-linked immunosorbent assays for the detection of serum antibodies to West Nile virus in multiple avian species. *Journal of Clinical Microbiology*, 41(3), 1041-1047.
11. Bonneaud, C., Sepil, I., Milá, B., Buermann, W., Pollinger, J., Sehgal, R. N. & Smith, T. B. (2009). The prevalence of avian Plasmodium is higher in undisturbed tropical forests of Cameroon. *Journal of Tropical Ecology*, 25(04), 439-447.
12. Borcard, D. et al. (2011). Numerical Ecology with R, Use R, doi: 10.1007/978-1-4419-7976-6\_4, Springer Science Business Media.
13. Bradley, C. A., Gibbs, S. E., & Altizer, S. (2008). Urban land use predicts West Nile virus exposure in songbirds. *Ecological Applications*, 18(5), 1083-1092.
14. Bregman, T. P., Lees, A. C., MacGregor, H. E., Darski, B., de Moura, N. G., Aleixo, A. & Tobias, J. A. (2016,). Using avian functional traits to assess the impact of land-cover change on ecosystem processes linked to resilience in tropical forests. *Proc. R. Soc. B.* 283(1844), p. 2016-1289. The Royal Society.
15. Broom, D. M., Galindo, F. A., & Murgueitio, E. (2013). Sustainable, efficient livestock production with high biodiversity and good welfare for animals. *Proc. R. Soc. B.* 280(1771), 2013-2025). The Royal Society.
16. Caffrey, C., Smith, S. C., & Weston, T. J. (2005). West Nile virus devastates an American crow population. *The Condor*, 107(1), 128-132.
17. Calcagno, Vincent y de-Mazancourt, Claire. (2010). glmulti: An R package for easy automated model selection with (Generalized) linear models. *Journal of statistical software.* 34(12).
18. Calisher, C. H., & Gould, E. A. (2003). Taxonomy of the virus family Flaviviridae. *Advances in virus research*, 59, 1-19.
19. Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., de Freitas, S. M., & Fahrig, L. (2015). Impact of landscape composition and configuration on forest

- specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation*, 184, 117-126.
20. Cerezo, Alexis, Robbins, Chandler S, & Dowell, Barbara. (2009). Uso de hábitats modificados por aves dependientes de bosque tropical en la región caribeña de Guatemala. *Revista de Biología Tropical*, 57(1-2), 401-419.
  21. Cerezo, A., Perelman, S., & Robbins, C. S. (2010). Landscape-level impact of tropical forest loss and fragmentation on bird occurrence in eastern Guatemala. *Ecological Modelling*, 221(3), 512-526.
  22. Céspedes-Flores, S. E., & Moreno-Sánchez, E. (2010). Estimación del valor de la pérdida de recurso forestal y su relación con la reforestación en las entidades federativas de México. *Investigación ambiental*, 2(2), 5-13.
  23. Chasar, A., Loiseau, C., Valkiunas, G., Izhova, T., Smith, T. B., & Sehgal, R. N. (2009). Prevalence and diversity patterns of avian blood parasites in degraded African rainforest habitats. *Molecular Ecology*, 18(19), 4121-4133.
  24. Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K. & Ellison, A.M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.
  25. Chaves, A., Sotomayor-Bonilla, J., Monge, O., Ramírez, A., Galindo, F., Sarmiento-Silva, R. E. & Suzán, G. (2016). West Nile Virus in Resident Birds from Yucatan, Mexico. *Journal of Wildlife Diseases*, 52(1), 159-163.
  26. Cleary, D. F., Genner, M. J., Boyle, T. J., Setyawati, T., Angraeti, C. D., & Menken, S. B. (2005). Associations of bird species richness and community composition with local and landscape-scale environmental factors in Borneo. *Landscape Ecology*, 20(8), 989-1001.
  27. Coetzee, B. W., & Chown, S. L. (2016). Land-use change promotes avian diversity at the expense of species with unique traits. *Ecology and Evolution*, 6(21), 7610-7622.
  28. Cohen, Jeremy M., David J., Brace, Amber J., Feichtinger, Erin M., Ortega, C. Nicole., Richardson, Jason C., Sauer, Erin L., Liu, Xuan y Rohr, Jason R. (2016). Spatial scale

- modulates the strength of ecological processes driving disease distributions. *PNAS*. 113(24). 3359-3364
29. Colwell, R.K. (2013). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
  30. Cortés-Ramírez, G., Gordillo-Martínez, A., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2012). Patrones biogeográficos de las aves de la península de Yucatán. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(2), 530-542.
  31. Crawley, Michael J. (2013). The R Book. 2nd Ed. John Wiley & Sons, Ltd.
  32. Daily, G. C., Ceballos, G., Pacheco, J., Suzán, G., & Sánchez-Azofeifa, Arturo. (2003). Countryside biogeography of neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology*, 17(6), 1814-1826.
  33. Deardorff E, Estrada-Franco J, Brault AC, Navarro-Lopez R, Campomanes-Cortes A, Paz-Ramirez P, et al. (2006) Introductions of west nile virus strains to Mexico. *Emerg Infect Dis* 2006; 12:314-8.
  34. DeClerck, F. A., Chazdon, R., Holl, K. D., Milder, J. C., Finegan, B., Martinez-Salinas, A. & Ramos, Z. (2010). Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological conservation*, 143(10), 2301-2313.
  35. Deconchat, M., Brockerhoff, E. G., & Barbaro, L. (2009). Effects of surrounding landscape composition on the conservation value of native and exotic habitats for native forest birds. *Forest Ecology and Management*, 258, S196-S204.
  36. Docherty, D. E., Samuel, M. D., Nolden, C. A., Egstad, K. F., & Griffin, K. M. (2006). West Nile virus antibody prevalence in wild mammals, Southern Wisconsin. *Emerg Infect Dis*, 12, 1982-1984.
  37. Dorresteyjn, I., Nimmo, D. G., Loos, J., Hanspach, J., Moga, C. I., David, A. & Fisher, J. (2018) A new world for old landscapes: Land-use intensification and bird conservation in a traditional farming landscape. Online first paper: *North-Western Journal of Zoology*. 2018: e171605

38. Durán-García, R. & Méndez-González, M. (2010). Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, Conabio, Seduma. Mérida, Yuc. 496 pp.
39. Dzul-Manzanilla, Felipe., Manrique-Salde Pablo, Che-Mendoza Azael, Rebollar-Téllez, Eduardo. (2017). Mosquitos de Yucatán. En: Durán R. y M. Méndez (Eds.) Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDUMA. Mérida, México.
40. Elizondo-Quiroga, D., & Elizondo-Quiroga, A. (2013). West Nile virus and its theories, a big puzzle in Mexico and Latin America. *Journal of global infectious diseases*, 5(4), 168.
41. Evans, K. L., Gaston, K. J., Sharp, S. P., McGowan, A., Simeoni, M., & Hatchwell, B. J. (2009). Effects of urbanisation on disease prevalence and age structure in blackbird *Turdus merula* populations. *Oikos*, 118(5), 774-782.
42. Ezenwa, V. O., Godsey, M. S., King, R. J., & Guptill, S. C. (2006). Avian diversity and West Nile virus: testing associations between biodiversity and infectious disease risk. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1582), 109-117.
43. Ezenwa, V. O., Milheim, L. E., Coffey, M. F., Godsey, M. S., King, R. J., & Guptill, S. C. (2007). Land cover variation and West Nile virus prevalence: patterns, processes, and implications for disease control. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 7(2), 173-180.
44. Fajardo ND, Johnston R, Neira LA. (2008). Sistemas ganaderos amigos de las aves. *Ganadera del Futuro* (eds E Murgueitio, CA Cuartas, JF Naranjo), pp. 171–203. Cali, Colombia: Fundación CIPAV.
45. Fang, Y., & Reisen, W. K. (2006). Previous infection with West Nile or St. Louis encephalitis viruses provides cross protection during reinfection in house finches. *The American journal of tropical medicine and hygiene*, 75(3), 480-485.
46. Farfán-Ale, J. A., Blitvich, B. J., Loroño-Pino, M. A., Marlenee, N. L., Rosado-Paredes, E. P., García-Rejón, J. E., ... & Sánchez-Herrera, I. (2004). Longitudinal studies of West

- Nile virus infection in avians, Yucatan State, Mexico. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 4(1), 3-14.
47. Farfan-Ale, J. A., Blitvich, B. J., Marlenee, N. L., Loroño-Pino, M. A., Puerto-Manzano, F., Garcia-Rejon, J. E., ... & Cremieux-Grimaldi J. C. (2006). Antibodies to West Nile virus in asymptomatic mammals, birds, and reptiles in the Yucatan Peninsula of Mexico. *The American journal of tropical medicine and hygiene*, 74(5), 908-914.
  48. Fields, B. N., Knipe, D. M., Chanock, R. M., Hirsch, M. S., Melnick, J. L., Monath, T. P., & Roizman, B. (1991). *Fundamental virology (Second Edition)*. Raven Press.
  49. Flynn, D. F., Gogol-Prokurat, M., Nogeire, T., Molinari, N., Richers, B. T., Lin, B. B., ... & DeClerck, F. (2009). Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology letters*, 12(1), 22-33.
  50. García-Rejón Julián, J. Blitvich Bradley, A. Farfán-Ale José, A. Loroño-Pino María, A. Chi Chim Wilberth, F. Flores-Flores Luis, Rosado-Paredes Elsy, Baak-Baak Carlos, Pérez-Mutul José, Suárez-Solís Víctor, Fernández-Salas Ildefonso, J. Beaty Barry; Host-feeding preference of the mosquito, *Culex quinquefasciatus*, in Yucatan State, Mexico. *Journal of Insect Science*, Volume 10, Issue 1, 1 January 2010, 32. [doi.org/10.1673/031.010.3201](https://doi.org/10.1673/031.010.3201)
  51. Gibbs, S. E. J., Hoffman, D. M., Stark, L. M., Marlenee, N. L., Blitvich, B. J., Beaty, B. J., & Stallknecht, D. E. (2005). Persistence of Antibodies to West Nile Virus in Naturally Infected Rock Pigeons (*Columba livia*). *Clinical and Diagnostic Laboratory Immunology*, 12(5), 665–667. <http://doi.org/10.1128/CDLI.12.5.665-667.2005>
  52. González-Valdivia, N., Barba-Macías, E., Hernández-Daumás, S., & Ochoa-Gaona, S. (2014). Avifauna en sistemas silvopastoriles en el Corredor Biológico Mesoamericano, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical*, 62(3).
  53. González-Valdivia, N. A., Casanova-Lugo, F., & Cetzal-Ix, W. (2016). Sistemas agroforestales y biodiversidad. *Agroproductividad*. 9(9): 56-60.

54. Gosler, A. G. (1991). On the use of greater covert moult and pectoral muscle as measures of condition in passerines with data for the Great Tit *Parus major*. *Bird Study*, 38(1), 1-9.
55. Greenberg, R., Bichier, P., & Sterling, J. (1997). Acacia, cattle and migratory birds in southeastern Mexico. *Biological Conservation*, 80(3), 235-247.
56. Guerrero-Sánchez, S., Cuevas-Romero, S., Nemeth, N. M., Trujillo-Olivera, M. T., Worwa, G., Dupuis, A. & Estrada-Franco, J. G. (2011). West Nile virus infection of birds, Mexico. *Emerg Infect Dis*, 17(12), 2245-2252.
57. Hamer, G. L., Walker, E. D., Brawn, J. D., Loss, S. R., Ruiz, M. O., Goldberg, T. L. & Kitron, U. D. (2008). Rapid amplification of West Nile virus: the role of hatch-year birds. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 8(1), 57-68.
58. Hamer, G. L., Kitron, U. D., Goldberg, T. L., Brawn, J. D., Loss, S. R., Ruiz, M. O., & Walker, E. D. (2009). Host selection by *Culex pipiens* mosquitoes and West Nile virus amplification. *The American journal of tropical medicine and hygiene*, 80(2), 268-278.
59. Handbook of the Birds of the World Alive. Lynx Editions, Barcelona. [www.hbw.com](http://www.hbw.com)
60. Harvey, C. A., Villanueva, C., Villacís, J., Chacón, M., Muñoz, D., López, M. & Navas, A. (2005). Contribution of live fences to the ecological integrity of agricultural landscapes. *Agriculture, ecosystems & environment*, 111(1), 200-230.
61. Harvey, C. A., Medina, A., Sánchez, D. M., Vílchez, S., Hernández, B., Saenz, J. C., & Sinclair, F. L. (2006). Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological applications*, 16(5), 1986-1999.
62. Harvey, C. A., & Villalobos, J. A. G. (2007). Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation*, 16(8), 2257-2292.
63. Heinz, F. X., & Stiasny, K. (2012). Flaviviruses and their antigenic structure. *Journal of Clinical Virology*, 55(4), 289-295.

64. Howell & Webb. (1995). A Guide to the Birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press. E.U.A.
65. Hsieh, T. C., Ma, K. H. and Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol Evol*, 7: 1451–1456.
66. Huang Z.Y.X, Van Langevelde F, Estrada-Peña A, Suzán G, De Boer W.F. (2016). The diversity-disease relationship: evidence for and criticisms of the dilution effect. *Parasitology*. Cambridge University Press.
67. Huang ZYX, de Boer WF, van Langevelde F, Olson V, Blackburn TM, et al. (2013) Species' Life-History Traits Explain Interspecific Variation in Reservoir Competence: A Possible Mechanism Underlying the Dilution Effect. *PLoS ONE* 8(1): e54341. doi: 10.1371/journal.pone.0054341
68. INEGI:[http://www.cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/yuc/territorio/recursos\\_naturales.aspx?tema=me&e=31](http://www.cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/yuc/territorio/recursos_naturales.aspx?tema=me&e=31)
69. Jiménez-Osornio, J. J., Ruenes, M. D. R., & Montañez, P. (1999). Agrodiversidad de los solares de la Península de Yucatán. *Red, Gestión de Recursos Naturales*, 14, S30-S40.
70. Johnson, P. T., Ostfeld, R. S., & Keesing, F. (2015). Frontiers in research on biodiversity and disease. *Ecology letters*, 18(10), 1119-1133.
71. Johnson, P. T., Preston, D. L., Hoverman, J. T., & Richgels, K. L. (2013). Biodiversity decreases disease through predictable changes in host community competence. *Nature*, 494(7436), 230-233.
72. Joseph, M. B., Mihaljevic, J. R., Orlofske, S. A., & Paull, S. H. (2013). Does life history mediate changing disease risk when communities disassemble? *Ecology letters*, 16(11), 1405-1412.
73. Keesing, F., Holt, R. D., & Ostfeld, R. S. (2006). Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters*, 9(4), 485-498.

74. Kilpatrick, A. M., Kramer, L. D., Jones, M. J., Marra, P. P. & Daszak, P. (2006). West Nile virus epidemics in North America are driven by shifts in mosquito feeding behavior. *PLoS Biol*, 4(4), e82.
75. Kilpatrick, A. M., LaDeau, S. L. & Marra, P. P. (2007). Ecology of West Nile virus transmission and its impact on birds in the western hemisphere. *The Auk*, 124(4), 1121-1136.
76. Kilpatrick, A. M. (2011). Globalization, land use, and the emergence of West Nile virus. *Science*. 334 (6054) 323-7.
77. Komar, N., Langevin S., Hinten S., Nemeth N., Edwards E., Hettler D., Davis B., Bowen R., Bunning M. (2003). Experimental Infection of North American Birds with the New York 1999 Strain of West Nile Virus. *Emerging Infectious Diseases*. 9 (3), 311-322.
78. Komar, O., Robbins, M. B., Klenk, K., Blitvich, B. J., Marlenee, N. L., Burkhalter, K. L. & Komar, N. (2003). West Nile virus transmission in resident birds, Dominican Republic. *Emerging Infectious Diseases*, 9(10), 1299.
79. Kormann, U. G., Hadley, A. S., Tschardtke, T., Betts, M. G., Robinson, W. D., & Scherber, C. (2018). Primary rainforest amount at the landscape scale mitigates bird biodiversity loss and biotic homogenization. *Journal of Applied Ecology*, 55(3), 1288-1298.
80. Kraker-Castañeda Cristian y Cobar-Carranza Ana José (2011). Use of rarefaction for species richness comparisons : the case of the understory birds in the influence zone of the Laguna Lachuá, Guatemala. *Naturaleza y Desarrollo*. 9(1), 60-70.
81. Laurance, W. F., Sayer, J., & Cassman, K. G. (2014). Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in ecology & evolution*, 29(2), 107-116.
82. Lepage, D. (2015). Checklist of the birds of Yucatan Peninsula. Avibase, the world bird database.
83. Levine, R. S., Mead, D. G., Hamer, G. L., Brosi, B. J., Hedeon, D. L., Hedeon, M. W. & Kitron, U. D. (2016). Supersuppression: Reservoir Competency and Timing of

Mosquito Host Shifts Combine to Reduce Spillover of West Nile Virus. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 15-0809.

84. <http://avibase.bsceoc.org/checklist.jsp?lang=ES&region=mxyu&list=hbw&format=1>
85. Loiseau, C., Iezhova, T., Valkiūnas, G., Chasar, A., Hutchinson, A., Buermann, W. & Sehgal, R. N. (2010). Spatial variation of haemosporidian parasite infection in African rainforest bird species. *Journal of Parasitology*, 96(1), 21-29.
86. Lopes, S. F., Farias, I. P., Figueiredo, R. P., Morais, F. A., Nunes, M. R. T., & Figueiredo, M. L. G. (2015). Flavivirus Infection in Wild Birds from Brazilian Amazon. *Entomology, Ornithology & Herpetology: 4(3)*, 1.
87. Lopes, L. E., Fernandes, A. M., Medeiros, M. C., & Marini, M. Â. (2016). A classification scheme for avian diet types. *Journal of Field Ornithology*, 87(3), 309-322.
88. Loss, S. R., Hamer, G. L., Walker, E. D., Ruiz, M. O., Goldberg, T. L., Kitron, U. D., & Brawn, J. D. (2009). Avian host community structure and prevalence of West Nile virus in Chicago, Illinois. *Oecologia*, 159(2), 415-424.
89. MacGregor-Fors, I., & Payton, M. E. (2013). Contrasting diversity values: statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *PLoS One*, 8(2), e56794.
90. MacGregor-Fors, I., & Schondube, J. E. (2011). Use of tropical dry forests and agricultural areas by Neotropical bird communities. *Biotropica*, 43(3), 365-370.
91. Maeda, A., & Maeda, J. (2013). Review of diagnostic plaque reduction neutralization tests for flavivirus infection. *The Veterinary Journal*, 195(1), 33-40.
92. Magurran A.E. & McGill B.J. (2011). *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press.
93. Mahood, S. P., Lees, A. C., & Peres, C. A. (2012). Amazonian countryside habitats provide limited avian conservation value. *Biodiversity and Conservation*, 21(2), 385-405.

94. Marra, P. P., Griffing, S., Caffrey, C., Kilpatrick, M. A., McLean, R., Brand, C. & Novak, R. (2004). West Nile virus and wildlife. *BioScience*, 54(5), 393-402.
95. Maya-Elizarrarás, E., & Schondube, J. E. (2015). Birds, charcoal and cattle: Bird community responses to human activities in an oak forest landscape shaped by charcoal extraction. *Forest Ecology and Management*, 335, 118-128.
96. McGregor-Fors, Ian., González-García, Fernando., Hernández-Lara, Carolina., Santiago-Alarcón, Diego (2018). Where are the Birds in the matrix? Avian Diversity in a Neotropical Landscape Mosaic. *W. J. Ornit.*
97. MacGregor-Fors, I., & Payton, M. E. (2013). Contrasting diversity values: statistical inferences based on overlapping confidence intervals. *PLoS One*, 8(2), e56794.
98. Mendenhall, C. D., Archer, H. M., Brenes, F. O., Sekercioglu, C. H., & Sehgal, R. N. (2013). Balancing biodiversity with agriculture: land sharing mitigates avian malaria prevalence. *Conservation Letters*, 6(2), 125-131.
99. Miller, Ezer., Huppert, Amit. (2013) The Effects of Host Diversity on Vector-Borne Disease: The Conditions Under Which Diversity Will Amplify or Dilute the Disease Risk. *PLoS ONE* 8(11): e80279.
100. Mori, A. S., Furukawa, T., & Sasaki, T. (2013). Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88(2), 349-364.
101. Moureau G, Cook S, Lemey P, Nougairede A, Forrester NL, Khasnatinov M, et al. (2015) New Insights into Flavivirus Evolution, Taxonomy and Biogeographic History, Extended by Analysis of Canonical and Alternative Coding Sequences. *PLoS ONE* 10(2): e0117849. doi: 10.1371/journal.pone.0117849.
102. Muller, David, A., Young, R. Paul. (2013). The flavivirus NS1 protein: Molecular and structural biology, immunology, role in pathogenesis and application as a diagnostic biomarker. *Antiviral Research*. 98(2), 192-208.
103. Múnera E, Bock BC, Bolivar DM, Botero JA. (2008). Composición y estructura de la avifauna en diferentes hábitats en el departamento de Córdoba, Colombia.

- Ganadería del Futuro (eds E Murgueitio, CA Cuartas, JF Naranjo), pp. 205–225. Cali, Colombia: Fundación CIPAV.
104. Murgueitio E, Ibrahim M. (2008). Ganadería y medio ambiente en América Latina. In Ganadería del Futuro (eds E Murgueitio, CA Cuartas, JF Naranjo), pp. 19–39. Cali, Colombia: Fundación CIPAV.
  105. Navarro-Garza, H., Santiago, A., Santiago, M., Ángel, M., Vibrans Lindemann, H., Olvera, P., & Antonia, M. (2012). La diversidad de especies útiles y sistemas agroforestales. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, 18(1), 71-86.
  106. Navarro-Sigüenza, A. G., Rebón-Gallardo, M. F., Gordillo-Martínez, A., Peterson, A. T., Berlanga-García, H., & Sánchez-González, L. A. (2014). Biodiversidad de aves en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, 476-495.
  107. Nemeth, N. M., & Oesterle, P. T. (2014). West Nile virus from an avian conservation perspective. *International Zoo Yearbook*, 48(1), 101-115.
  108. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Jueves 30 de diciembre de 2010. Segunda Sección.
  109. Ortega-Álvarez, R., & MacGregor-Fors, I. (2009). Living in the big city: Effects of urban land-use on bird community structure, diversity, and composition. *Landscape and Urban Planning*, 90(3), 189-195.
  110. Osorio JE, Ciuderis KA, Lopera JG, Piedrahita LD, Murphy D, Levasseur J, et al. (2012). Characterization of west nile viruses isolated from captive American Flamingoes (*Phoenicopterus ruber*) in Medellín, Colombia. *Am J Trop Med Hyg*; 87:565-72.
  111. Ostfeld, R. S. (2009). Biodiversity loss and the rise of zoonotic pathogens. *Clinical Microbiology and Infection*, 15, 40-43.

112. Pérez-Ramírez, E., Llorente, F., & Jiménez-Clavero, M. Á. (2014). Experimental infections of wild birds with West Nile virus. *Viruses*, 6(2), 752-781.
113. Perfecto, I., & Vandermeer, J. (2012). Separación o integración para la conservación de biodiversidad: La ideología detrás del debate "land-sharing" frente a "land-sparing". *Revista Ecosistemas*, 21(1-2).
114. Peterson, Chalif. (2008). Aves de México. Guía de Campo. Ed. Diana, 477pp.
115. Pongsiri, M. J., Roman, J., Ezenwa, V. O., Goldberg, T. L., Koren, H. S., Newbold, S. C. & Salkeld, D. J. (2009). Biodiversity loss affects global disease ecology. *Bioscience*, 59(11), 945-954.
116. Prieto-Torres, D. A., Navarro-Sigüenza, A. G., Santiago-Alarcon, D., & Rojas-Soto, O. R. (2016). Response of the endangered tropical dry forests to climate change and the role of Mexican Protected Areas for their conservation. *Global Change Biology*, 22(1), 364-379.
117. Ralph, C. J., Geupel, G. R., Pyle, P., Martin, T. E., & DeSante, D. F. B. Milá. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany, CA Pacific Southwest Research station, Forest service, US Department of Agriculture., 1996.
118. Randall, N. J., Blitvich, B. J. & Blanchong, J. A. (2013). Association between agricultural land use and West Nile Virus antibody prevalence in Iowa birds. *Journal of wildlife diseases*, 49(4), 869-878.
119. Ringia, A. M., Blitvich, B. J., Koo, H.-Y., Van de Wyngaerde, M., Brawn, J. D. & Novak, R. J. (2004). Antibody Prevalence of West Nile Virus in Birds, Illinois, 2002. *Emerging Infectious Diseases*, 10(6), 1120–1124. <http://doi.org/10.3201/eid1006.030644>
120. Rivera, Leonardo Fabio; Armbrrecht, Inge; Calle, Zoraida. (2013) Silvopastoral systems and ant diversity conservation in a cattle-dominated landscape of the Colombian Andes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 181,188–194.

121. Roche, B., Morand, S., Elguero, E., Balenghien, T., Guégan, J. F., & Gaidet, N. (2015). Does host receptivity or host exposure drives dynamics of infectious diseases? The case of West Nile Virus in wild birds. *Infection, Genetics and Evolution*, 33, 11-19.
122. Rubio, A. V., Avila-Flores, R., & Suzán, G. (2014). Responses of small mammals to habitat fragmentation: epidemiological considerations for rodent-borne hantaviruses in the Americas. *EcoHealth*, 11(4), 526-533.
123. Savage, H. M., Aggarwal, D., Apperson, C. S., Katholi, C. R., Gordon, E., Hassan, H. K. & Unnasch, T. R. (2007). Host choice and West Nile virus infection rates in blood-fed mosquitoes, including members of the *Culex pipiens* complex, from Memphis and Shelby County, Tennessee, 2002–2003. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 7(3), 365-386.
124. Sehgal, R. N. M. (2010). Deforestation and avian infectious diseases. *Journal of experimental biology*, 213(6), 955-960.
125. Shelite, T. R., Rogers, C. M., Litzner, B. R., Johnson, R. R., & Schneegurt, M. A. (2008). West Nile virus antibodies in permanent resident and overwintering migrant birds in south-central Kansas. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 8(3), 321-330.
126. Shelton, H. M., & Brewbaker, J. L. (1998). 2.1 *Leucaena leucocephala*, the most widely used forage tree legume. *Forage Tree Legumes in Tropical Agriculture*. St Lucia Queensland: Tropical Grassland Society of Australia Inc. <http://www.fao.org/ag/AGP/AGPC/doc/Publicat/Guttshel/x5556e06.htm>.
127. Sotelo, E., Llorente, F., Rebollo, B., Camuñas, A., Venteo, A., Gallardo, C. & Jiménez-Clavero, M. Á. (2011). Development and evaluation of a new epitope-blocking ELISA for universal detection of antibodies to West Nile virus. *Journal of virological methods*, 174(1), 35-41.
128. Suzán, G., García-Peña, G. E., Castro-Arellano, I., Rico, O., Rubio, A. V., Tolsá, M. J., & Zambrana-Torrelío, C. (2015). Metacommunity and phylogenetic structure determine wildlife and zoonotic infectious disease patterns in time and space. *Ecology and evolution*, 5(4), 865-873.

129. Suzán, G., Esponda, F., Carrasco-Hernández, R., & Aguirre, A. A. (2012). Habitat fragmentation and infectious disease ecology. *New Directions in Conservation Medicine: Applied Cases of Ecological Health*, 135-150.
130. Swaddle, J. P., & Calos, S. E. (2008). Increased avian diversity is associated with lower incidence of human West Nile infection: observation of the dilution effect. *PloS one*, 3(6), e2488.
131. Tesh RB, Travassos da Rosa AP, Guzman H, Araujo TP, Xiao SY. (2002). Immunization with heterologous Flaviviruses protective against fatal west nile encephalitis. *Emerg Infect Dis*; 8:245-51.
132. Thomas, N. J., Hunter, D. B., & Atkinson, C. T. (Eds.). (2008). *Infectious diseases of wild birds*. John Wiley & Sons.
133. Tobar-López D., Ibrahim M. (2008). Valor de los sistemas silvopastorales para conservar la biodiversidad en fincas y paisajes ganaderos en América Central. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 40 p.
134. Tolsá-García M. (2013). Análisis Comparativo y Filogenético Sobre la Susceptibilidad de las Aves a la Infección por Virus del Oeste del Nilo. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
135. Tscharntke, T., Sekercioglu, C. H., Dietsch, T. V., Sodhi, N. S., Hoehn, P., & Tylianakis, J. M. (2008). Landscape constraints on functional diversity of birds and insects in tropical agroecosystems. *Ecology*, 89(4), 944-951.
136. Turell, Michael J., Dohm, David J., Sardelis, Michael R., O'guinn, Monica L., Andreadis, Theodore G., Blow Jamie A. (2005). An Update on the Potential of North American Mosquitoes (Diptera: Culicidae) to Transmit West Nile Virus, *Journal of Medical Entomology*, 42(1), 57–62.
137. Tylianakis, J. M., Laliberté, E., Nielsen, A., & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological conservation*, 143(10), 2270-2279.

138. Urquiza-Haas, T., Peres, C. A., & Dolman, P. M. (2011). Large vertebrate responses to forest cover and hunting pressure in communal landholdings and protected areas of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Animal Conservation*, 14(3), 271-282.55.
139. Wheeler, S. S., Barker, C. M., Fang, Y., Veronica-Armijos, M., Carroll, B. D., Husted, S. & Reisen, W. K. (2009). Differential impact of West Nile virus on California birds. *The condor*, 111(1), 1-20.
140. Williams, D. R., Alvarado, F., Green, R. E., Manica, A., Phalan, B., & Balmford, A. (2017). Land-use strategies to balance livestock production, biodiversity conservation and carbon storage in Yucatán, Mexico. *Global Change Biology*.
141. Yim, O., & Ramdeen, K. T. (2015). Hierarchical cluster analysis: comparison of three linkage measures and application to psychological data. *The quantitative methods for psychology*, 11(1), 8-21.