



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Influencia de la riqueza e identidad de las especies
de micromamíferos sobre su parasitismo por
sifonápteros en un bosque templado

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Fernando Aguilar Montiel

Codirectores

Dr. Arturo Estrada Torres

Dr. Jorge Vázquez Pérez

Tlaxcala, Tlax.

Noviembre , 2019



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Influencia de la riqueza e identidad de las especies de micromamíferos sobre su parasitismo por sifonápteros en un bosque templado

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Fernando Aguilar Montiel

Comité Tutorial

Dra. Roxana Acosta Gutiérrez

Dr. Amando Bautista Ortega

Dra. Bibiana Montoya Loaiza

Dra. María Luisa Rodríguez Martínez

Dr. Miguel Rubio Godoy

Tlaxcala, Tlax.

Noviembre, 2019

Financiamiento

El trabajo de campo del presente estudio se llevó a cabo en La Estación Científica La Malinche del Parque Nacional La Malinche y en sitios de muestreo dentro del Parque. Para realizar el trabajo de captura de ejemplares en campo se obtuvieron las autorizaciones SGPA/DGVS/08661/14 y SGPA/DGVS/15396/15 por parte de la Dirección General de Vida Silvestre de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. El apoyo para llevar a cabo las salidas a campo y materiales requeridos para capturar, procesar, catalogar y resguardar los ejemplares se obtuvo principalmente del Cuerpo Académico Ecología y Evolución UATLX-CA-227 y de la Colección de Siphonaptera del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

El trabajo de laboratorio y escritorio se llevó a cabo en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC) Unidad Periférica de Biomédicas UAT/UNAM de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UAT) y en el Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Beca CONACYT 209238/292146



COORDINACIÓN DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Fernando Aguilar Montiel** realiza para la obtención del grado de **Doctor en Ciencias Biológicas**, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Influencia de la riqueza e identidad de las especies de micromamíferos sobre su parasitismo por sifonápteros en un bosque templado”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
TLAXCALA, TLAX., NOVIEMBRE 12 DE 2019

DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA

DRA. MARÍA LUISA RODRÍGUEZ MARTÍNEZ

DR. EDUARDO FELIPE AGUILERA MILLER

DRA. BIBIANA CAROLINA MONTOYA LOAIZA

DRA. ROXANA ACOSTA GUTIÉRREZ



Agradecimientos

Al Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, de la Universidad Autónoma de Tlaxcala. En particular al Comité Tutorial del Doctorado en Ciencias Biológicas.

Al Cuerpo Académico Ecología y Evolución UATLX-CA-227 y al CONACYT por la beca para cursar estudios de posgrado 209238/292146.

A mis co-directores de tesis:

Dr. Arturo Estrada Torres

Dr. Jorge Vázquez Pérez

A los miembros del Comité Tutorial:

Dr. Amando Bautista Ortega

Dra. Bibiana Carolina Montoya Loaiza

Dr. Felipe Eduardo Aguilera Miller

Dra. María Luisa Rodríguez Martínez

Dr. Miguel Rubio Godoy

Dra. Roxana Acosta Gutiérrez

A Magdaleno Miguel Salinas Hernández Jefe del Departamento del Parque Nacional Malinche y a los guardabosques del Parque por su apoyo y colaboración en el presente estudio.

Resumen

Las pulgas (Siphonaptera) desempeñan un papel preponderante en el ecosistema. Los sifonápteros regulan poblaciones animales al transmitirles enfermedades infecciosas. Estos organismos constituyen modelos propicios para estudiar los factores que regulan la riqueza de especies y abundancia de individuos en el medio que habitan debido a que se ha descrito una relación entre la riqueza de hospederos y de sifonápteros. La abundancia de pulgas depende de la especie de hospedero, pero existe controversia respecto a la relación entre abundancia de pulgas y la abundancia de hospederos. Estas asociaciones se han estudiado en el ámbito global predominantemente en la Región Paleártica; sin embargo, los estudios en la Región Neártica son escasos. Este trabajo se enfocó en estudiar los factores relacionados con los hospederos que determinan la riqueza y abundancia de sifonápteros en una escala local en un sitio de la Región Neártica. Para evaluar esto, elegimos un sitio de bosque templado con una riqueza elevada de sifonápteros y micromamíferos, el Parque Nacional La Malinche (PNLM). El propósito del trabajo fue (i) estudiar si la abundancia de sifonápteros (expresada como parámetros de infección) dependía de la especie del hospedero; (ii) analizar las relaciones entre riqueza de hospederos y riqueza de sifonápteros; (iii) comparar la abundancia de micromamíferos y la abundancia de sifonápteros y (iv) conocer las características de la red de interacción entre ambos grupos de organismos. Se esperaba encontrar que (i) la abundancia de sifonápteros dependiera de la especie de hospedero de manera consistente, (ii) que la riqueza de especies de sifonápteros y de micromamíferos estuviera relacionada positivamente, (iii) que una mayor abundancia de micromamíferos promoviera una mayor abundancia de pulgas y (iv) que la red de interacción mostrara las asociaciones hospedero-parásito más relevantes. Se encontraron 16 especies de sifonápteros sobre 14 especies de micromamíferos. De las especies de sifonápteros 8 fueron nuevos registros para el sitio y 4 para el estado de Tlaxcala. La identidad de la especie de hospedero influyó sobre los parámetros de infección de sifonápteros (prevalencia y abundancia media). También se encontró que el género del hospedero influye sobre la frecuencia de infección. La riqueza y diversidad de especies de hospederos y de especies de sifonápteros no se encontraron relacionadas. Se encontraron relaciones negativas entre la abundancia de hospederos y la prevalencia y abundancia media de pulgas (aunque la primera no fue significativa). Estas relaciones sugieren considerar relaciones entre especies particulares de pulgas y especies particulares de hospederos. Por su parte, las especies presentes y abundancias relativas de

individuos (conocida como composición de ensamble) de hospederos y sifonápteros se encontraron relacionadas positivamente. También, encontramos una red de interacciones bipartita con alta conectividad y robustez a las extinciones, propia de una red antagonista de hospederos-parásitos. Como conclusión, los resultados descriptivos de caracterización, de clústers, red de interacción y la influencia de la especie del hospedero resaltan la importancia de los micromamíferos *M. mexicanus*, *P. melanotis* y *P. difficilis* sobre la infección de sifonápteros. Por esto, se sugiere que podrían ser especies clave en la infección por sifonápteros en el PNLN.

Índice

	Página
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	5
JUSTIFICACIÓN	8
HIPÓTESIS	9
PREDICCIONES	9
OBJETIVOS	9
Objetivo general.....	9
Objetivos específicos.....	9
METODOLOGÍA	10
Sitio de estudio.....	10
Colectas.....	11
Obtención de muestras y mediciones en micromamíferos.....	12
Colecta de sifonápteros.....	13
Análisis de datos.....	13
RESULTADOS	17
Influencia de la identidad de hospederos sobre parámetros de infección de sifonápteros.....	22
Relaciones entre riqueza y abundancia de hospederos y sifonápteros.....	25
Relaciones entre composiciones de ensambles de hospederos y sifonápteros.....	27
Interacciones entre especies de hospederos y sifonápteros.....	28
DISCUSIÓN	34
Caracterización de ensambles de hospederos y sifonápteros.....	35
Hospederos.....	35
Sifonápteros.....	36
Influencia de la identidad de hospederos sobre parámetros de infección de sifonápteros.....	42
Relaciones entre riqueza de hospederos y sifonápteros.....	46

Relaciones entre abundancia de hospederos y sifonápteros.....	47
Relaciones entre composiciones de ensambles de hospederos y sifonápteros.....	48
Interacciones entre especies de hospederos y sifonápteros.....	49
CONCLUSIONES	52
PERSPECTIVAS	52
REFERENCIAS	54
GLOSARIO	69
ANEXO 1 . Técnica de aclaramiento y montaje de sifonápteros.....	71
PUBLICACIONES	72

Índice de tablas y figuras

Tabla 1 . Especies de pulgas en el Parque Nacional La Malinche (PNLM).....	7
Tabla 2 . Taxa de micromamíferos del PNLM.....	11
Tabla 3 . Número de micromamíferos capturados por sitio.....	19
Tabla 4 . Taxa de sifonápteros identificados.....	20
Tabla 5 . Número de sifonápteros capturados por sitio.....	21
Tabla 6 . Número de sifonápteros sobre número de hospederos colectados.....	24
Figura 1 . Localización del sitio de estudio.....	12
Figura 2 . Sistema de identificación de roedores.....	13
Figura 3 . Curvas de acumulación de especies de hospederos y sifonápteros.....	18
Figura 4 . Prevalencia y abundancia media de sifonápteros sobre hospederos.....	23
Figura 5 . Residuos ajustados por género de hospederos infectados.....	25
Figura 6 . Correlaciones de riqueza, diversidad y abundancias.....	26
Figura 7 . Correlaciones entre abundancias de especies particulares.....	27
Figura 8 . Correlación de Mantel entre ensambles de hospederos y sifonápteros.....	28
Figura 9 . Clusters y matriz de interacción de ensambles.....	30
Figura 10 . Matriz de interacción entre hospederos y sifonápteros.....	31
Figura 11 . Red de interacción entre hospederos y sifonápteros.....	32
Figura 12 . Ensamblajes de hospederos en los sitios de estudio.....	33

Introducción

Los parásitos son un grupo de considerable relevancia en el ecosistema. Estos organismos constituyen la mayor parte de la biodiversidad en el planeta y conforman la mayor biomasa en diversos ecosistemas (Kuris y cols. 2008, Lafferty y cols. 2006, Windsor 1998). Los parásitos pueden influir en la adecuación de sus hospederos, regular poblaciones o ser determinantes en la composición de la comunidad de sus hospederos (Marcogliese 2004, Tompkins y cols. 2011). Los parásitos del orden Siphonaptera se han usado como modelos de estudio en temas de ecología por su consistente presencia sobre hospederos y su amplia distribución en distintas regiones (Krasnov 2008, Whiting y cols. 2008).

Los sifonápteros (siphon = tubo; áptera = sin alas), también conocidos como pulgas, tienen el cuerpo comprimido de forma lateral, ojos simples cuando los hay y un aparato bucal especializado para perforar y succionar (Acosta-Gutiérrez 2014). El desarrollo de estos organismos comprende cuatro etapas: huevo, tres estadios de larva, pupa y adulto (Bitam y cols. 2010). Las tres primeras etapas tienen lugar en el ambiente externo próximo al hospedero (generalmente la madriguera o nido). En este ambiente, son susceptibles a las variaciones en las condiciones de humedad y temperatura. La etapa de adulto ocurre sobre el hospedero o en su nido (Krasnov 2008). Los sifonápteros son insectos holometábolos, algunos son endoparásitos (por ejemplo, *Tunga penetrans* Linné, 1758) y la mayoría ectoparásitos altamente especializados (Whiting y cols. 2008). El orden comprende alrededor de 2,575 especies pertenecientes a 16 familias y 238 géneros y se encuentran desde ambientes de desiertos y bosques tropicales hasta las zonas de tundra e incluso la Antártida (Whiting y cols. 2008). La evidencia sugiere que las pulgas surgieron junto con los mamíferos y que se especiaron a la par de los roedores (Krasnov 2008). En los roedores se encuentra el 74% de las especies de pulgas descritas, el 6% en aves y el resto están sobre otros órdenes de mamíferos (Whiting y cols. 2008).

La importancia de las pulgas en el ecosistema radica en que influyen en la composición de la comunidad de sus hospederos al regular poblaciones por el impacto que tienen sobre la supervivencia y adecuación. La susceptibilidad de los hospederos hacia enfermedades que les transmiten las pulgas provoca disminución de algunas poblaciones mientras otras se mantienen o incrementan (Golvan y Rioux 1963, Telfer y cols. 2005). Por ejemplo, las pulgas influyen en la estabilidad de una comunidad de ratones del desierto de Irán al regular poblaciones de *Meriones*

vinogradovi Heptner, 1931 y *M. persicus* Blanford, 1875 (Golvan y Rioux 1963, Combes 1996). Las crías de jerbos *Gerbillus andersoni* de Winton, 1902 y ardillas *Spermophilus colombianus* Ord, 1815 parasitadas por pulgas tienen una menor sobrevivencia que aquellas no parasitadas (Lehman 1992, Richner y cols. 1993, Neuhaus 2003, Hawlena y cols. 2006). También las pulgas regulan poblaciones al transmitir enfermedades infecciosas que matan individuos. Por ejemplo, *Yersinia pestis* Lehmann y Newmann, 1896, el patógeno de la peste bubónica (en seres humanos) y la fiebre selvática (en animales silvestres) en la actualidad provoca un incremento en la mortalidad en humanos y perritos de la pradera *Cynomys* spp (Perry y Fetherston 1997, Bertherat 2016, Eads y Hoogland 2017). Además, las pulgas son vectores de otras enfermedades como mixomatosis, tifus murino (*Rickettsia typhi*), enfermedad por rasguño de gato (*Bartonella henselae*) e incluso de helmintos como *Dipylidium caninum* e *Hymenolepis diminuta* (Cooke 1983, Bitam y cols. 2010). Debido a esto, los estudios ecológicos sobre factores que determinen la [riqueza](#) y abundancia de sifonápteros pueden ser esenciales para comprender las dinámicas poblacionales.

En el ámbito global, la riqueza de sifonápteros está relacionada de forma determinante con dos características de los hospederos: la riqueza y la identidad de la especie. En pequeños mamíferos (Roedores, Soricomorfos y Lagomorfos) existe una relación positiva entre la riqueza de especies de hospederos y la riqueza de especies de pulgas (Krasnov y cols. 2004a). Por su parte, cada especie de hospedero muestra valores de riqueza de especies de pulgas de forma consistente en distintas regiones. *In sensu lato*, las especies de hospederos son parasitadas por pocas, varias o muchas especies de de pulgas independientemente del sitio donde se encuentren. Esto apoya la relación entre identidad de la especie de hospedero y la riqueza de pulgas (Krasnov y cols. 2005a). También se ha observado que la diversidad de ectoparásitos muestra una fuerte variación geográfica y que podría estar relacionada con la composición de especies simpátricas en cada región (Krasnov y cols. 2005a). Estos patrones se han observado a escala global en distintos taxa de hospederos, en particular en la Región Paleártica (Krasnov y cols. 2004a). Aún así, se ha discutido la generalidad de estos patrones debido a que en algunas localidades e incluso regiones como la Neártica no los muestran. Se ha tratado de explicar si estas particularidades se deben a condiciones propias de las localidades o a la escasez de estudios en estas regiones (Krasnov y cols. 2004a, 2007). Por esto, es necesario obtener información de las relaciones entre [ensambles](#) de estos organismos a escala local o regional, en particular en la Región Neártica

(donde hay menos estudios). De esta manera, podría investigarse si los patrones de riqueza de sifonápteros observados a escala global en distintos taxa de hospederos, ocurren también a escalas regionales o locales.

Un factor asociado con la abundancia parasitaria es la densidad de sus hospederos (Arneberg y cols. 1998). Esto podría explicarse como una relación directa entre la abundancia del recurso y de su consumidor. Al respecto, los modelos planteados en la literatura predicen que a mayor densidad de hospederos, mayor será la probabilidad de que un parásito o etapa infestiva se encuentre con él (Arneberg y cols. 1998). Con relación a los sifonápteros se han descrito varios casos en los que la abundancia del hospedero se relaciona con un incremento en la abundancia de pulgas. Tal es el caso de la pulga *Xenopsylla astia*, que parasita a la rata *Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769 (Abu-Madi y cols. 2005) o las pulgas *Xenopsylla dipodilli* y *Nosopsyllus iranensis theodori*, que parasitan al ratón del desierto *Gerbillus dasyurus* Wagner, 1842 (Krasnov y cols. 2002). En este último estudio, se observó que la abundancia del hospedero *G. dasyurus* se relacionó con un aumento asintótico en la pulga *X. dipodilli* y un aumento lineal en *N. iranensis* (Krasnov y cols. 2002).

La identidad de la especie de hospedero es determinante en la abundancia de pulgas. Se ha encontrado que la abundancia de pulgas es relativamente constante en cada especie de hospedero independientemente de la especie de pulga que los parasite (Krasnov 2006b). Se asume que algunas características fisiológicas y conductuales de los individuos, así como las características de sus madrigueras, promueven la presencia de pulgas adultas y estadios pre-adultos respectivamente (Krasnov y cols. 2001, 2006a). Además, se considera que la propia especie de sifonáptero influye en la abundancia. Se ha observado que las abundancias de cada especie de sifonáptero sobre la misma especie de hospedero pero en diferentes regiones fueron más similares entre ellas de lo que se esperaría por azar (Krasnov y cols. 2004b, 2006b). Así que los estimados de abundancia son repetibles dentro de cada especie y por tanto se considera a la abundancia como un carácter propio de la especie.

Otro factor que afecta a las poblaciones de parásitos es el cambio en la composición de las comunidades del hospedero (Ostfeld y Keesing 2000). La pérdida o introducción de especies a una comunidad modifica la abundancia o prevalencia de sus parásitos (Telfer y cols. 2005, Ostfeld y cols. 2006). Por ejemplo, cambios en la composición de especies en la comunidad de hospederos como consecuencia de la introducción de topillos de la especie *Myodes glareolus* Schreber, 1780

en Irlanda, se reflejó en una modificación en la abundancia y prevalencia de pulgas de uno de los roedores residentes como *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 (Telfer y cols. 2005). En sitios donde hubo mayor densidad del topillo *M. glareolus*, la proporción de pulgas sobre el ratón *A. sylvaticus* disminuyó, en cambio, aumentó en sitios donde los topillos no estuvieron presentes (Telfer y cols. 2005).

Como se había explicado se han encontrado asociaciones positivas entre ensambles de hospederos y ensambles de parásitos en algunas regiones, pero no en otras (Arneberg y cols. 1997, Stanko y cols. 2002, Krasnov y cols. 2005b, 2006a, 2007, Friggens y Beier 2010). Por ejemplo, se ha encontrado que la riqueza de parásitos como los sifonápteros está relacionada con la riqueza de sus hospederos en la Región Paleártica pero no así en la Región Neártica (Krasnov y cols. 2007). Además, estos trabajos han mostrado que las reglas que rigen estas relaciones pueden no aplicarse en ámbitos locales o regionales.

En México se encuentra el límite meridional de la Región Neártica (Escalante y cols. 2010). El país tiene una diversidad alta de roedores y sifonápteros, en las áreas montañosas de la parte central (Barrera 1968, Ceballos y Oliva 2005). En esta parte se ubica la [Faja Volcánica Transmexicana](#) (FVT), un área que presenta alrededor de 198 especies de mamíferos (Escalante y cols. 2004, Ceballos y Oliva 2005). Los mamíferos en esta zona albergan más del 60% de las especies de pulgas descritas para el país (Acosta y Fernández 2007). Una localidad con una riqueza alta de hospederos y sifonápteros proveería suficiente sustrato para probar las relaciones entre hospederos y sifonápteros en regiones donde hay pocos estudios en torno al tema, como la Región Neártica. De manera que elegimos un sitio dentro de la FVT donde se tiene información preliminar acerca de la riqueza de hospederos y sifonápteros, el Parque Nacional La Malinche (PNLM).

Antecedentes

En México se distribuyen 8 familias de sifonápteros que corresponden al 50% de familias registradas en el mundo (Acosta-Gutiérrez 2014). La familia Ceratophyllidae es la mejor representada con 74 especies, seguida de Ctenophthalmidae con 45. En la actualidad, en este país se han registrado 52 géneros con 172 especies de pulgas, que representan el 6.8% de sifonápteros conocidos en el mundo (Acosta-Gutiérrez 2014). En particular en la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) se encuentran algunos taxa de pulgas endémicas de Mesoamérica y el Caribe como los géneros *Kohlsia*, *Plusaetis*, *Jellisonia* y *Strepsylla* (Traub 1950, 1985, Barrera 1955, Medvedev 2006, Acosta-Gutiérrez 2014).

Las áreas montañosas de México albergan una alta riqueza de especies de micromamíferos (Ceballos y Oliva 2005). Se tiene evidencia de que existieron varios nodos de diversificación de especies de mamíferos y sifonápteros en varios puntos del país (Escalante y cols. 2004, Ceballos y Oliva 2005, Morrone y Gutiérrez 2005). De manera que 60% de los taxa de pulgas descritas y 53% de los nodos de diversificación de pulgas en México ocurren en esta área (Morrone y Gutiérrez 2005, Acosta y Fernández 2007, Acosta-Gutiérrez 2014). Un nodo biogeográfico en la Faja Volcánica Transmexicana se encuentra en el estado de Tlaxcala, donde hay evidencia de especiación de hospederos y sifonápteros (Morrone y Gutiérrez 2005). Hasta el momento, para el estado de Tlaxcala existe un inventario de 21 especies de sifonápteros (Acosta-Gutiérrez 2014).

La mayoría de especies de pulgas descritas para los ecosistemas montañosos o de bosque templado se encuentran sobre micromamíferos, particularmente de la familia Cricetidae (Morrone y Gutiérrez 2005). De acuerdo a la revisión de trabajos de México, se ha observado que ciertas especies de tal familia (*Microtus mexicanus* Saussure, 1861, *Peromyscus difficilis* J.A. Allen, 1891 y *Peromyscus melanotis* J.A. Allen & Chapman, 1897) muestran la riqueza más alta y los parámetros de infección de pulgas (PIP) más elevados entre los cricétidos. Esto ocurre en varios sitios de la FVT como el Cerro del Chichinautzin, el volcán Popocatepetl y en otros sitios como el Cerro Potosí, en Nuevo León y el desierto de la Cuenca Oriental, región ubicada en la unión de los estados de Tlaxcala, Puebla y Veracruz (Barrera 1968, Tipton y Méndez 1968, Acosta y Fernández 2015). Si bien estos trabajos se enfocaron en el inventario taxonómico y descripción de parámetros de infección, sus observaciones podrían respaldar la propuesta sobre la identidad

de los hospederos como un factor que determina la riqueza de especies y abundancia de sifonápteros. El presente trabajo se enfocó en analizar una parte de esta propuesta.

También la riqueza de sifonápteros se relaciona positivamente con el número de hospederos coexistentes emparentados taxonómicamente (Krasnov y cols. 2004c). Esto ocurre porque el “ambiente taxonómico” podría incrementar la probabilidad de transmisión horizontal de parásitos. Así, el parentesco taxonómico entre los micromamíferos del PNLM también podría influir en esta riqueza de sifonápteros. De acuerdo con los trabajos en la zona, seis de las 13 especies capturadas pertenecen al género *Peromyscus* y otras tres al género *Reithrodontomys* (Talavera 2006, Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez 2010, Rodríguez-Martínez y cols. 2015). Además, la comparación entre las abundancias totales de hospederos y sifonápteros podría sugerir que habría relaciones positivas entre abundancia de hospederos y los PIP. Por lo tanto, para abordar las relaciones entre riqueza, abundancia e identidad de especies de hospederos sobre la riqueza y abundancia de sifonápteros, nosotros trabajamos con sifonápteros ectoparásitos de micromamíferos en un bosque templado en Tlaxcala incluido en la FVT.

Otra de las razones para elegir el PNLM como sitio de estudio es la existencia de un monitoreo previo donde se hallaron 11 especies de pulgas sobre roedores y lagomorfos (Acosta y Fernández 2005). En particular se encontraron ocho especies de pulgas sobre cricétidos. También, se reportaron dos especies de pulgas propias de hospederos silvestres y una [parantrópica](#) (*Pulex irritans* Linnaeus, 1758) sobre conejos silvestres. De acuerdo con este trabajo, aparentemente especies de roedores como *Neotomodon alstoni* Merriam, 1898 o *Reithrodontomys chrysopsis* Merriam, 1900 podrían ser relevantes en la riqueza y abundancia de sifonápteros en el PNLM (Acosta y Fernández 2005, Acosta-Gutiérrez 2014) (Tabla 1). Estas especies no parecen ser las más influyentes sobre la riqueza y abundancia de pulgas en trabajos previos en México. Esta observación podría probarse en el presente trabajo.

Tabla 1. Especies de pulgas en diferentes hospederos en el PNLM. *Las tres últimas especies pertenecientes a la familia *Pulicidae* sólo fueron encontradas en el conejo monté *S. cunicularius*. (Modificada de Acosta y Fernández 2005).

Pulgas/hospederos	n	<i>Peromyscus</i> spp	<i>N. alstoni</i>	<i>P. gratus</i>	<i>P. melanotis</i>	<i>R. chrysopsis</i>	<i>R. megalotis</i>	<i>M. mexicanus</i>	<i>S. cunicularius</i> *
<i>Ctenophthalmus tecpin</i>	8		3			1	1	3	
<i>Strepsylla villai</i>	6		2	1	1	1	1		
<i>Strepsylla taluna</i>	1	1							
<i>Jellisonia hayesi breviloba</i>	1		1						
<i>Pleochaetis paramundus</i>	27		21			6			
<i>Plusaetis apollinaris</i>	50		12	1	10	9	8	10	
<i>Plusaetis mathesoni</i>	2			2					
<i>Plusaetis parus</i>	3		3						
<i>Cediopsylla* inaequalis interrupta</i>	16								16
<i>Euhoplopsyllus* glacialis affinis</i>	16								16
<i>Pulex irritans*</i>	5								5

Justificación

Este trabajo aportará información sobre los factores que determinan la riqueza y abundancia de sifonápteros en una escala local. La búsqueda de información se enfocó en la relación que tienen los ensambles de hospederos con los parámetros de infección de pulgas (esencial para entender la dinámica de las poblaciones de estos parásitos). Los datos aquí generados definirán las especies de hospederos clave en la diversidad y parámetros de infección de pulgas en esta zona. El inventario de especies de sifonápteros y micromamíferos proveerá una base para analizar la relación entre riqueza y abundancia de ambos grupos de organismos en una localidad de la Región Neártica. En este sentido la aportación de este trabajo, en esta región menos estudiada, apoyaría en aclarar la inconsistencia en el tipo de relaciones existentes entre riqueza de pulgas y de hospederos en distintas regiones biogeográficas. En particular, el presente estudio se enfocó en el análisis de la influencia que tienen los hospederos sobre la riqueza y abundancia de sifonápteros en una región con una riqueza alta de ambos grupos, debido a que el hospedero constituye el hábitat inmediato del parásito. Los resultados que se obtengan permitirán resaltar la influencia que tienen algunas especies y géneros de hospederos sobre los parámetros de infección de pulgas. Esto pretende contribuir al esclarecimiento de los factores que podrían determinar la abundancia de pulgas en bosques templados. Además, conocer las características de la red de interacción entre especies de ambos grupos de organismos favorecerá la identificación de las especies centrales y periféricas de cada grupo.

Las preguntas de investigación de este trabajo son:

¿Cómo influye la identidad de la especie de hospedero sobre los parámetros de infección de sifonápteros en el PNLM?

¿Cuál es la relación entre riqueza de especies de hospederos y riqueza de especies de sifonápteros?

¿Cómo favorece la abundancia de hospederos a los parámetros de infección de los sifonápteros?

¿Cómo determina la composición de los ensambles de hospederos a la composición de los ensambles de sifonápteros?

Hipótesis

- i. La identidad de las especies de hospederos influye en los parámetros de infección de sifonápteros.
- ii. Una alta riqueza de hospederos favorece una mayor riqueza de especies de sifonápteros.
- iii. La abundancia de micromamíferos favorece los parámetros de infección de sifonápteros.
- iv. Si la identidad de las especies de hospederos influye en la riqueza y abundancia de sifonápteros entonces la composición de los ensambles de sifonápteros estará relacionada con la composición de ensambles de sus hospederos.

Predicciones

- i. Algunas especies de micromamíferos mostrarán consistentemente mayor prevalencia, abundancia media e intensidad media de sifonápteros que el resto.
- ii. La riqueza de hospederos micromamíferos estará relacionada positivamente con la riqueza de sifonápteros.
- iii. A mayor abundancia de hospederos habrá mayor prevalencia, abundancia media e intensidad media de sifonápteros.
- iv. Las especies de sifonápteros y la abundancia de sus individuos de los sitios de estudio dependerá de las especies y abundancia de hospederos que se encuentren en dichos sitios.

Objetivo general

Determinar si la identidad de la especie, riqueza y abundancia de hospederos influyen sobre la riqueza y parámetros de infección de sifonápteros.

Objetivos específicos

1. Determinar la riqueza de especies y abundancia de micromamíferos y sifonápteros en distintos sitios del bosque templado de La Malinche Tlaxcala.
2. Evaluar el efecto de la identidad del hospedero sobre los parámetros de infección de sifonápteros.
3. Analizar la relación entre la riqueza de especies de hospederos y la riqueza de especies de sifonápteros en diferentes ensambles de micromamíferos.

4. Comparar la relación entre la abundancia de individuos en los ensambles de hospederos y los parámetros de infección de sifonápteros.
5. Identificar la relación entre las composiciones de especies de hospederos y de sifonápteros en los distintos sitios de estudio.

Metodología

Sitio de estudio

El Parque Nacional La Malinche (PNLM) se ubica en los territorios de los estados de Tlaxcala y Puebla. El PNLM se localiza entre los 19° 06' 30" - 19° 20' 19" Latitud Norte y los 97° 55' 32" - 98° 09' 55" de Longitud Oeste; con altitud máxima de 4,461 m (López-Domínguez y Acosta, 2005). El clima en la zona es templado subhúmedo, con una precipitación media mensual de 60.2 mm en verano (de abril a octubre) y con lluvia invernal menor al 5% (precipitación media 7.9 mm/mes de enero a marzo). La temperatura media es de 7° en invierno y 11° C en verano con un rango de -2.8 a 21.8° C (Estación meteorológica Davis Pro® Estación Científica "La Malinche").

El área de bosque del PNLM se encuentra entre 2,800 y 4,000 msnm. La vegetación se encuentra constituida por: pino (*Pinus montezumae*, *P. pseudostrobus*, *P. teocote* que ocupan 8,933 ha); encino (*Quercus crassifolia*, *Q. laurina*, *Q. rugosa* con 204 ha); oyamel (*Abies religiosa* con 1,255 ha); pastizal (*Muhlenbergia macroura* y *Stipa ichu* con 648 ha) y asociaciones de esta vegetación (11,410 ha) (Villers y López 2004). La parte del Parque ocupada por cultivos comprende parcelas de siembras estacionales de maíz, frijol y calabaza (*Zea mays*, *Phaseolus vulgaris* y *Cucurbita* sp. respectivamente).

El registro de mamíferos existente describe un total 37 de especies, de las cuales 14 corresponden a especies de micromamíferos, 11 ratones, una rata (4 endémicos de México, pertenecientes a seis géneros y dos familias) y 3 musarañas (del género *Sorex* endémicas de México; Tabla 2. Rodríguez-Martínez y cols. 2015). Con respecto a la distribución de las especies presentes en el PNLM, se distinguen dos zonas: por debajo de los 2,950 m de altitud (las zonas con vegetación alterada), en donde se han registrado diez roedores (*Heteromys irroratus alleni* Allen, 1881, *M. mexicanus mexicanus*, *R. megalotis saturatus* Baird, 1857, *R. sumichrasti sumichrasti* Saussure, 1861, *P. maniculatus fulvus* Osgood, 1964, *P. levipes levipes* Merriam, 1898, *P. difficilis amplus*, *Ictidomys mexicanus mexicanus* Erxleben, 1777, *Thomomys umbrinus*

umbrinus Richardson, 1829 y *Cratogeomys merriami merriami* Thomas, 1893). Por arriba de los 2,950 m se han reportado cuatro especies (*R. chrysopsis chrysopsis*, *Neotoma mexicana torquata* Ward, 1891, *P. melanotis* y *N. alstoni*) (Talavera 2006). La presencia de las diferentes especies es variable entre sitios de estudio, lo que da por resultado diferentes composiciones en los ensambles de roedores.

Tabla 2. Taxa de micromamíferos (sorícidos y roedores [miomorfos](#)) reportados para el PNLM (Rodríguez-Martínez y cols. 2015). *Endémicos de México.

Orden	Familia	Género	Especie
SORICOMORPHA	Soricidae	<i>Sorex</i>	<i>oreopolus</i> *
		“	<i>orizabae</i> *
		“	<i>ventralis</i> *
RODENTIA	Heteromyidae	<i>Heteromys</i>	<i>irroratus</i>
	Cricetidae	<i>Microtus</i>	<i>mexicanus</i>
		<i>Neotoma</i>	<i>mexicana</i>
		<i>Neotomodon</i>	<i>alstoni</i> *
		<i>Peromyscus</i>	<i>difficilis</i> *
		“	<i>gratus</i>
		“	<i>leucopus</i>
		“	<i>levipes</i> *
		“	<i>maniculatus</i>
		“	<i>melanotis</i> *
<i>Reithrodontomys</i>	<i>fulvescens</i>		
“	<i>megalotis</i>		

Colectas

Se eligieron 18 sitios de muestreo repartidos en dos zonas del PNLM. Se instalaron 12 sitios de muestreo cerca de la Estación Científica La Malinche (ECLM) y seis sitios cerca de la Caseta seis de la Coordinación General de Ecología del Gobierno del Estado de Tlaxcala. Estos sitios se ubicaron entre las coordenadas 19° 11'- 19° 15' N y 97° 57'- 97° 59' W. Los rangos de altitud van desde 2,850 hasta 3,146 m (Fig. 1A). Basados en los ámbitos hogareños disponibles para *N. alstoni* y algunas especies de *Peromyscus* (de alrededor de 100 m; Ribble y Stanley 1998; Rojas-Martínez y cols. 2012), los sitios de muestreo estuvieron separados por 500 m para evitar recapturar a los mismos individuos en dos sitios contiguos (Fig. 1B).

Los muestreos se realizaron cada dos meses a partir de marzo de 2014 y hasta diciembre de 2015 (en marzo, mayo, julio, septiembre y noviembre). En cada mes se visitaron los 18 sitios de muestreo. Se realizaron capturas durante dos noches consecutivas en cada sitio de trampeo. El

esfuerzo total de muestreo fue de 10,115 trampas/noches y la efectividad de captura durante el periodo de muestreo fue de 23%.

En cada sitio se instalaron 30 trampas Sherman en tres líneas con una separación de 10 m entre líneas y 10 m entre cada trampa. La Dirección General de Vida Silvestre, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, otorgó los permisos (SGPA/DGVS/08661/14, y SGPA/DGVS/15396/15) para la captura y toma de muestras de especímenes en el PNLM. El manejo de los ejemplares siguió los lineamientos de la American Society of Mammalogists (Sikes y cols. 2016).

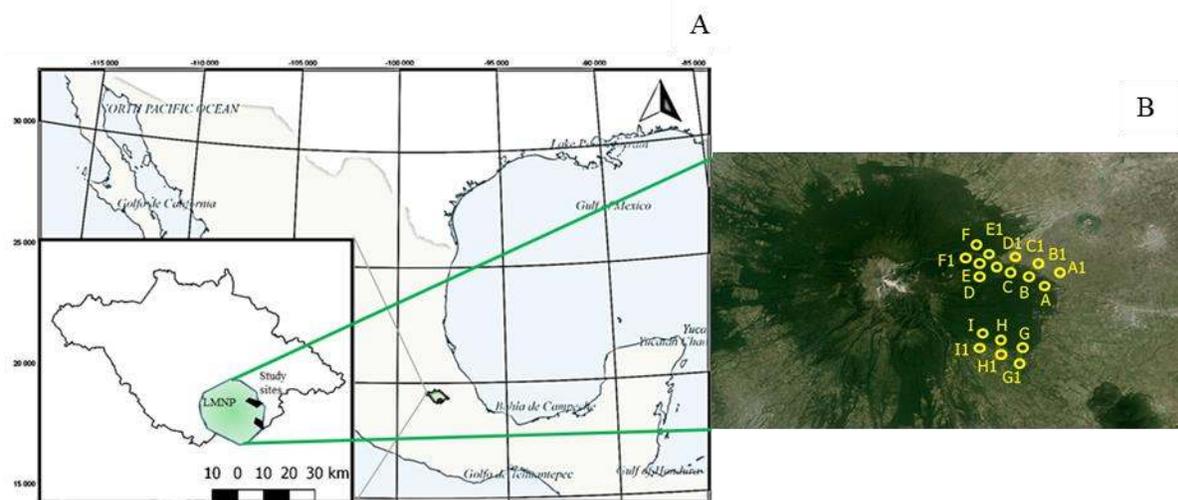


Figura 1. A) Localización del área de estudio. B) Sitios de captura de micromamíferos en la parte este del PNLM.

Obtención de muestras y mediciones en micromamíferos

Para identificar a los individuos a nivel de especie se registraron las medidas convencionales para roedores (longitud corporal, de la cola, de la oreja y miembro posterior derechos y el peso; Hall 1981). También se registraron la edad (adulto y juvenil, basada en la coloración y peso de los animales), sexo y estado reproductivo de los individuos. Se emplearon guías de identificación y fotografías para determinar género y especie de los individuos capturados (Hall 1981, Álvarez-Castañeda y cols. 2015). Además, se obtuvieron algunos ejemplares para corroborar la identificación, mismos que fueron alojados en la Colección de Vertebrados del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta. El marcaje individual se hizo con una perforadora con un código de números para las posiciones de las perforaciones (Fig. 2) y marcador de aceite permanente en la parte interna de las orejas. Se registró la zona, fecha y sitio de captura. Los individuos registrados fueron liberados posteriormente en el mismo sitio de su captura.

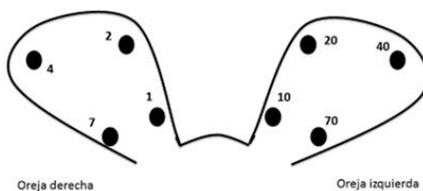


Figura 2. Sistema de identificación para roedores por marcas en las orejas.

Colecta de sifonápteros

Las pulgas fueron obtenidas mediante frotamiento con un cepillo de dientes durante un minuto y el soplado intenso en cuatro ocasiones en contra del crecimiento del pelo de los mamíferos. Esto se llevó a cabo con especial cuidado en las regiones de la cabeza, cuello y grupa donde mayormente se localizaron los sifonápteros. Los individuos se sostuvieron en la entrada de una bolsa de plástico, para atrapar las pulgas dentro de ella. Las pulgas colectadas, se almacenaron en viales con alcohol al 70% para su fijación y posterior identificación. Se registró el número de parásitos obtenidos, la especie de hospedero, fecha y sitio de recolección. Las pulgas fueron procesadas de acuerdo con la técnica de Smit (1957) con los pasos explicados en el anexo 1, para su debida identificación y catalogación.

La identificación de ejemplares de sifonápteros se llevó a cabo con la ayuda de claves de identificación taxonómica de: Traub (1950), Barrera (1954), Hopkins y Rothschild (1962), Morrone y cols. (2000), Acosta y Morrone (2003), Hastriter (2004) y Acosta (2010). Los ejemplares montados en laminillas están alojados en la Colección de Sifonápteros “Alfonso L. Herrera” del Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM.

Análisis de datos

Se eligió una muestra del total de datos obtenidos (micromamíferos y pulgas) debido a que el tiempo requerido para el trabajo de montaje de pulgas superó los límites para la entrega de resultados. La muestra de datos se obtuvo de la siguiente forma: de 2,310 capturas de individuos micromamíferos, se seleccionaron 1,902, lo que representó el 82.3% del total de individuos capturados. Los datos de los parásitos de dicha muestra de micromamíferos sólo incluyeron a micromamíferos capturados en su primera vez, en cada mes de muestreo. La razón de dicha selección fue que encontramos menor número de pulgas entre animales capturados primera vez

respecto su recaptura consecutiva del mismo mes (17.5% de recaptura), (Wilcoxon signed ranks, $W = 4022$, $P = 0.006$).

Para determinar la riqueza y abundancia de hospederos y sifonápteros en los sitios de estudio, se empleó estadística descriptiva. Se estimaron curvas de acumulación de especies tanto para sifonápteros como para hospederos. Para esto se calcularon curvas de rarefacción basadas en muestreos con el programa EstimateS versión 9.10 (Colwell 2013). Se empleó un Bootstrap para estimar el acumulado de especies obtenidas a lo largo de los muestreos por su precisión para estimar la riqueza en presencia de especies raras, como en los estudios con otros grupos de parásitos (Bautista-Hernández y cols. 2013). Para el trabajo de identificación de pulgas se eligieron primero las muestras de pulgas de las especies de hospederos menos comunes hasta llegar a las muestras de las dos especies de hospederos más comunes. Se determinó el número de muestras necesarias para analizar con curvas de acumulación de especies de pulgas sobre el número de muestras de estos hospederos. El método Bootstrap mostró una asíntota de 16 especies de sifonápteros con al menos 244 muestras de hospederos requeridas (Fig. 3B). De manera que se presentan resultados de riqueza y parámetros de infección de pulgas (PIP) sobre la base de 1,274 hospederos micromamíferos.

Para evaluar el efecto de la identidad del hospedero sobre los parámetros de infección de pulgas (PIP), se consideró que los parásitos muestran una distribución agregada en sus hospederos. Esto es, la mayoría de los hospederos tendrán muy pocos parásitos o ninguno, mientras que muy pocos albergarán cantidades elevadas de parásitos (Anderson y May 1978, Wilson y cols. 2001). Debido a esto, se utilizaron medidas comunes de abundancia parasitaria como prevalencia, abundancia media e intensidad media, conocidas como parámetros de infección (Bush y cols. 1997, Krasnov 2008). Estas medidas se calcularon de acuerdo con Bush y cols. (1997) de la siguiente manera: Prevalencia (proporción) = número de hospederos infectados / número total de hospederos, Abundancia media = número total de parásitos / número total de hospederos, Intensidad media = número total de parásitos / número total de hospederos infectados.

Se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM's) para analizar la influencia de la especie de hospedero sobre los PIP. Dado que algunas especies de hospedero fueron capturadas con baja frecuencia, se incluyeron datos de especies de hospederos con una $n > 12$ individuos para

darle mayor robustez a los análisis. Así, se utilizaron datos de 1,257 individuos de micromamíferos de las especies capturadas. En los modelos, la especie de hospedero fue empleada como variable independiente y el sitio de colecta y sexo de los individuos como variables aleatorias. El sitio de colecta se incluyó porque la heterogeneidad ambiental y las diferencias en número de capturas de hospederos en los 18 sitios podrían sesgar los resultados de los análisis. En tanto, el sexo de los hospederos se incluyó como variable aleatoria para controlar un sesgo de infección de pulgas hacia los machos de acuerdo con lo reportado en la literatura (Bursten y cols. 1997, Morand y cols. 2004, Khokhlova y cols. 2011). Se designaron a la prevalencia, abundancia media y la intensidad media de pulgas como variables dependientes en modelos por separado. Para evaluar la prevalencia de pulgas, se empleó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) ajustado a una distribución binomial, debido a que se consideraron individuos infectados y no infectados (como ceros y unos; $n=1,257$). (Crawley 2007, Bates y cols. 2015). En el caso de la abundancia media se usó un GLMM ajustado a una distribución binomial negativa pues se utilizó la abundancia total de pulgas por individuo ($n=1,257$). Para la intensidad media de sifonápteros se analizó sobre la base de sólo 537 individuos parasitados. Así, se empleó un GLMM con un ajuste para una distribución binomial negativa truncada de ceros. Estos análisis se realizaron con el software R versión 3.3.2 (R Development Core Team 2016), con los paquetes lme4 (Bates y cols. 2015) y glmmADMB (Fournier y cols. 2012, Skaug y cols. 2014). Además, se utilizó una prueba de χ^2 para analizar si la prevalencia de sifonápteros difería entre géneros de hospederos. Posterior a este análisis se utilizó una prueba de residuos ajustados para identificar las diferencias entre géneros de hospederos.

Para analizar la relación entre la riqueza de especies en los ensamblajes de hospederos y la riqueza de especies en los ensamblajes de sifonápteros se utilizaron correlaciones de Pearson y de Spearman (de acuerdo con la normalidad de las series de datos). Estos parámetros se obtuvieron como el número de especies de cada grupo al final del muestreo en cada uno de los sitios.

Para determinar las relaciones entre las abundancias de hospederos y de sifonápteros, se utilizó la abundancia total de hospederos y los parámetros de infección de los sifonápteros. Se utilizaron correlaciones de Pearson y de Spearman para analizar las relaciones entre densidad de individuos en los ensamblajes de hospederos y la abundancia de sifonápteros. Para analizar la relación entre la composición de los ensamblajes de hospederos y de sifonápteros se calcularon las

matrices de distancias euclidianas de cada grupo. Posteriormente se compararon estas dos matrices con la prueba de Mantel con el programa XLSTAT versión de prueba de Excel. Para identificar los grupos o clusters de especies de hospederos y sifonápteros más similares de acuerdo con sus asociaciones parasitarias, se obtuvieron clusters y una matriz de interacciones entre especies de hospederos y especies de sifonápteros con el programa PRIMER 6 (Clarke y Gorley 2006). Se estimaron proporciones del número de sifonápteros de cada especie entre el número de individuos de cada especie de hospedero sobre la que se encontró. Esto se hizo de esta manera para poder comparar la presencia de pulgas entre las especies de hospederos, debido a que las abundancias de individuos de cada especie hospedera fue desigual. Se calcularon matrices de [distancias de Manhattan](#) para comparar la similitud de especies de sifonápteros encontradas sobre especies de hospederos y viceversa (Singh y cols. 2017). Se usaron distancias de Manhattan porque en teoría los muestreos no fueron uniformes en cada “sitio” especie de hospedero (diferente tamaño de muestra para cada hospedero). Para describir las interacciones entre especies de hospederos y sifonápteros se emplearon análisis de redes complejas de interacción con el paquete bipartite (Dormann y cols. 2008) en el programa R versión 3.3.2.

Resultados

Durante el estudio se obtuvieron 2,310 capturas de micromamíferos con 17.6% de recapturas. De estas capturas se consiguieron 1,902 individuos de 14 especies de micromamíferos pertenecientes a siete géneros, tres familias y dos órdenes (Soricomorpha y Rodentia) (Tabla 3). La curva de acumulación de especies de hospederos alcanzó la asíntota en 14 especies de micromamíferos con 21 días de muestreo en los sitios de estudio (Fig. 3A).

Las abundancias relativas de los hospederos en los sitios de muestreo fueron, en orden descendente: *Neotomodon alstoni* (47%), *Peromyscus melanotis* (17%), *Reithrodontomys fulvescens* Allen, 1894 (13%), *Peromyscus difficilis* (8%), *P. maniculatus* (5%), *P. gratus* Merriam, 1898 (3%), *Heteromys irroratus* Gray, 1868 (2%), *Sorex* sp. (1%), y finalmente *P. leucopus* Rafinesque, 1818, *Reithrodontomys sumichrasti* Saussure, 1861, *P. levipes* Merriam, 1898, *Microtus mexicanus*, *Neotoma mexicana* Baird, 1955, y *Reithrodontomys megalotis* Baird, 1857 con < 1%, cada uno. De acuerdo con el número de capturas, se observó que algunas especies de micromamíferos mostraron mayor abundancia en algunos sitios en particular. Se capturó a *Sorex* sp. en un sitio de bosque de pino-encino y pastizal (sitio I) y a un costado de la ECLM con pastizal, ailes y pinos (F1); *H. irroratus* principalmente en sitios de cultivo y con menor altitud (A1 y B1); *N. alstoni* en pastizal (H1) y ecotono de bosque (G); *N. mexicana* a un costado de la ECLM (F1); *P. difficilis* 500 m al este de la ECLM (E); *P. maniculatus* en un sitio de pino y renuevos de encino (H); *P. melanotis* en un sitio de vegetación cerrada (F) y *R. sumichrasti* en F1 también (Tabla 3, Fig. 1). Se observó que los sitios de captura con mayor diversidad de micromamíferos fueron C1, A1 y F1 y los menos diversos F, H1 y B (Tabla 3). Los sitios con mayor abundancia de micromamíferos fueron H1, G y F1 y los sitios con menor abundancia B, D e I (Tabla 3).

En cuanto a los sifonápteros se colectaron 1,886 ejemplares de 1,902 hospederos. De estos ejemplares se identificaron 1,178 sifonápteros (de 544 muestras) colectados sobre 1,274 hospederos. Se encontraron 16 especies y dos subespecies que pertenecen a 8 géneros y 3 familias (Tabla 4). De estos hallazgos, ocho especies no estaban descritas para el PNLM y cuatro de ellas fueron registros nuevos para el estado de Tlaxcala (*Orchopeas neotomae* Augustson, 1943; *Strepsylla tezontli* Acosta, 2010; *Atyphloceras tancitari* Traub and Johnson, 1952 y

Corrodopsylla curvata lira Traub, 1950; Tabla 4). Se encontró que la curva de acumulación de especies alcanzó la asíntota en 16 especies de pulgas con 244 muestras de hospederos (Fig. 3B).

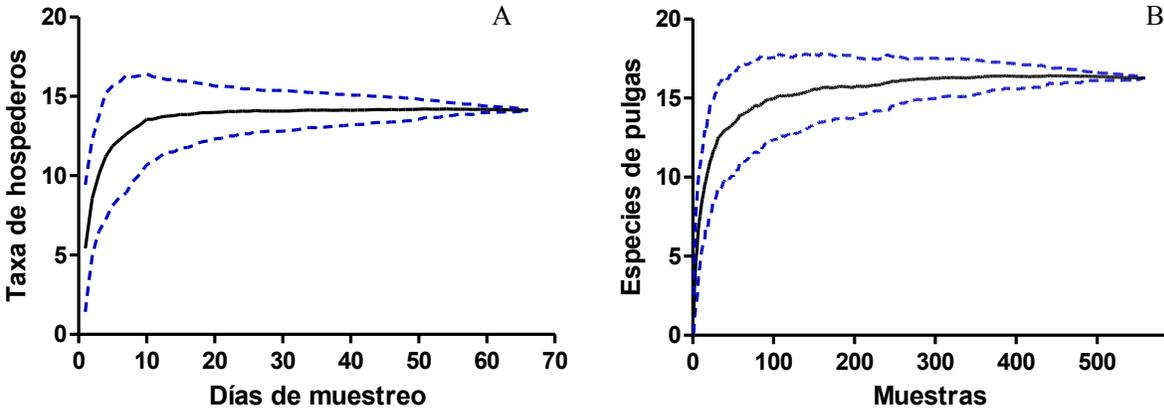


Figura 3. Curvas de acumulación de especies de hospederos (A) y de pulgas (B). En la gráfica (A) se muestran en el eje X el número de muestreos en campo y en el eje Y el acumulado de especies de micromamíferos colectados. En la gráfica (B) se muestran en el eje X el número de viales (muestras) tomados de los hospederos y en el eje Y el acumulado de especies de pulgas identificadas. Las líneas continuas indican las estimaciones de Bootstrap para el número de especies y las líneas discontinuas indican los intervalos de confianza $\pm 95\%$.

Las especies de pulgas más abundantes fueron *Plusaetis aztecus* Barrera, 1954 (29%); *Plusaetis sibynus* Jordan, 1925 (22%) y *Pleochaetis paramundus* Traub, 1950 (9%), mientras que las menos abundantes fueron *Corrodopsylla curvata lira* (0.2%); *Orchopeas neotomae* (0.6%) y *Plusaetis dolens* Jordan y Rothschild, 1914 (0.7%). De manera similar, (de forma descriptiva) se observó que las especies de sifonápteros con los parámetros de infección: [prevalencia (P), abundancia (AM) e intensidad medias de sifonápteros (IM)] más altos fueron *P. aztecus*, *P. sibynus* y *P. paramundus* (Tabla 4). Las especies con la prevalencia más baja fueron *C. curvata lira*, *O. neotomae* y *S. tezontli*, en tanto las especies de pulgas con la abundancia e intensidad medias más bajas fueron *C. curvata lira*, *O. neotomae* y *Plusaetis dolens* (Tabla 4).

Tabla 3. Número de individuos por especie de micromamífero capturado por sitio. En la base de la tabla se muestra la riqueza de especies de micromamíferos, el índice de diversidad de Shannon y la abundancia total de individuos capturados por sitio de captura. Se muestran la riqueza y diversidad de especies, por lo que no se consideró a los individuos identificados a nivel de género como *Peromyscus* sp.

Sitio/micromamíferos	A	A1	B	B1	C	C1	D	D1	E	E1	F	F1	G	G1	H	H1	I	I1	Total
SORICIDAE																			
<i>Sorex sp</i>						1		4				6			1		7		19
RODENTIA																			
HETEROMYIDAE																			
<i>H. irroratus</i>		20		7		2								2				1	32
CRICETIDAE																			
<i>M. mexicanus</i>	1			2	1	4		1	1									2	12
<i>N. alstoni</i>	62	16	3	37	26	6	14	86		54		68	136	76	30	190	13	73	890
<i>N. mexicana</i>							2				2	3							7
<i>P. difficilis</i>	10	37		22	1	3	11	1	62				1	1					149
<i>P. gratus</i>	2	8	5	3	1	13			1	2		9	3	9	1	2		6	65
<i>P. leucopus</i>	2	2		2	2	3						2		3				1	17
<i>P. levipes</i>		4		2		4						2		4					16
<i>P. maniculatus</i>	8	6	2		4	3	3	3	2	3	4	1	10	4	22	1	13	1	90
<i>P. melanotis</i>	21		31	2	24	1	8	23	20	16	70	13	22	4	24		35	1	315
<i>Peromyscus</i> sp.	2	1				1			1						3			1	9
<i>R. fulvescens</i>	22	10	2	12	11	32	5	17		4		26	10	33	15	29	3	27	258
<i>R. megalotis</i>					1	2			2			1							6
<i>R. sumichrasti</i>							2				2	13							17
Riqueza	8	8	5	9	9	12	7	7	6	5	4	11	6	9	6	4	5	8	14
Diversidad (Shannon)	1.5	1.8	0.9	1.6	1.5	1.9	1.7	1.1	0.9	0.9	0.4	1.7	0.9	1.3	1.5	0.5	1.3	1	1.7
Abundancia total	130	104	43	89	71	75	45	135	89	79	78	144	182	136	96	222	71	113	1902

Tabla 4. Taxa de sifonápteros identificados sobre micromamíferos del PNLM y parámetros de infección generales. Se muestran las especies, subespecies, géneros y familias de sifonápteros, así como la prevalencia (P %), la abundancia media (AM) e intensidad media (IM) generales de cada taxón de sifonáptero. *Taxa de sifonápteros no descritos previamente para el PNLM.

Familias	Géneros	Especies/subespecies	P (%)	AM	IM
<i>Ceratophyllidae</i>	<i>Jellisonia</i>	<i>breviloba</i>			
	<i>(Jellisonia)</i>	<i>breviloba</i>	2.67	0.03	0.07
	<i>Jellisonia</i>	<i>breviloba</i>	3.14	0.03	0.08
	<i>Jellisonia</i>	<i>hayesi</i> *	2.90	0.03	0.07
	<i>Orchopeas</i>	<i>neotomae</i> *	0.16	0.01	0.01
	<i>Pleochaetis</i>	<i>mundus</i> *	2.59	0.03	0.06
	<i>Pleochaetis</i>	<i>paramundus</i>	3.92	0.08	0.19
	<i>Plusaetis</i>	<i>aztecus</i>	17.35	0.27	0.63
	<i>Plusaetis</i>	<i>dolens</i> *	0.63	0.01	0.01
	<i>Plusaetis</i>	<i>mathesoni</i>	2.28	0.02	0.06
	<i>Plusaetis</i>	<i>parus</i>	3.22	0.04	0.10
	<i>Plusaetis</i>	<i>sibynus</i> *	9.97	0.20	0.48
	<i>Ctenophthalmidae</i>	<i>Ctenophthalmus</i>	<i>tecpin</i>	2.12	0.04
<i>Strepsylla</i>		<i>taluna</i>	0.94	0.01	0.03
<i>Strepsylla</i>		<i>tezontli</i> *	0.63	0.01	0.02
<i>Strepsylla</i>		<i>villai</i>	2.35	0.03	0.08
<i>Strepsylla</i>		sp	5.02	0.06	0.14
<i>Hystrihopsyllidae</i> *	<i>Atyphloceras</i> *	<i>tancitari</i> *	0.71	0.01	0.02
	<i>Corrodopsylla</i> *	<i>curvata lira</i> *	0.16	0.002	0.004

Respecto a la presencia y abundancia de sifonápteros en los distintos sitios de captura se encontró que la mayor riqueza de especies y diversidad ([Shannon](#)) se presentó en los sitios A1, A y B1 y la menor riqueza y diversidad de pulgas en D, B y F (Tabla 5). Las medidas de abundancia de sifonápteros (PIP) más altas se encontraron en los sitios B, F1, F e I y las más bajas en los sitios B1, H1, G y G1 (Tabla 5).

Con relación a los hallazgos de sifonápteros sobre las especies de hospederos se encontró que la especie de pulga más [polixena](#) fue *P. aztecus* colectada sobre 13 especies de hospederos. Las especies de pulgas [monoxenas](#) fueron *O. neotomae* y *C. curvata lira*, donde cada una se encontró sobre una especie de hospedero (*N. mexicana* y *Sorex* spp., respectivamente) y *A. tancitari*, *Strepsylla taluna* Traub y Johnson, 1952 y *S. tezontli* relativamente [oligoxenas](#) sobre tres especies de hospederos cada una (Tabla 6).

Tabla 5. Número de ejemplares por especie de sifonáptero colectados por sitio. En la base de la tabla se muestra la riqueza de especies de sifonápteros, el índice de diversidad de Shannon, la abundancia total y la prevalencia, abundancia e intensidad media (calculadas con base en 1,274 hospederos). Para riqueza y diversidad no se consideraron las categorías *J. (J.) breviloba breviloba* y *Strepsylla* sp.

Sitio/sifonápteros	A	A1	B	B1	C	C1	D	D1	E	E1	F	F1	G	G1	H	H1	I	I1	Total
<i>J. (J.) breviloba breviloba</i>	4	3		2	1	2					1		1	15		4	1	2	36
<i>J. (J.) breviloba</i>	8	5	3	3		3			1		1		1	2	1	7	1	6	42
<i>J. hayesi</i>	4	4	1	3	2	4							2	5	3	4	3	5	40
<i>O. neotomae</i>													7						7
<i>P. mundus</i>	5	6	1	3	1	4							2	2	6		1	3	34
<i>P. paramundus</i>	1	3	1	1	2	1		4	1	19		51	3	3		10		5	105
<i>P. aztecus</i>	2	7	3	4	30	14	15	17	36	7	20	87	19	13	8	28	10	24	344
<i>P. dolens</i>		1	1		1							2	1		1	1			8
<i>P. mathesoni</i>	3	9		2		1		2	3		1	1		1	5	1	1		30
<i>P. parus</i>	11	26	2	4	2	3		1	2				1	2		2			56
<i>P. sibynus</i>	11	6	49	1	6		4	14	14	10	29	9	15		52	5	36		261
<i>C. tecpin</i>	1	16		5		11	6	13	1					1				3	57
<i>S. taluna</i>	1	5		2	1			1		2					1	1		4	18
<i>S. tezontli</i>									4	2		3							9
<i>S. villai</i>	7	8	1	1	2	1	5		2	1	1	5	2		3	1	1		41
<i>Strepsylla</i> sp.	4	10	3	4	2	3	2	3	9	1	1	15	2	3	6	1	3	3	75
<i>A. tancitari</i>	1	1					3		6		1	1							13
<i>C. curvata lira</i>								1									1		2
Riqueza de sp	12	13	9	11	10	9	5	8	10	6	6	10	9	9	8	11	7	7	16
Diversidad (Shannon)	2.1	2.3	0.9	2.3	1.4	2	1.4	1.6	1.6	1.4	1	1.3	1.6	1.8	1.1	1.7	1.1	1.6	2.1
Abundancia total	63	110	65	35	50	47	35	56	79	42	55	183	49	51	80	66	57	55	1178
Prevalencia (%)	47	54	71	27	54	37	47	37	47	47	57	58	29	38	44	27	46	43	42.7
Abundancia media	0.8	1.1	2.3	0.5	1.0	0.7	1.0	0.9	1.0	1.1	1.3	1.7	0.5	0.5	1.1	0.4	1.2	0.8	0.9
Intensidad media	1.8	2.1	3.3	1.8	1.9	1.8	2.1	2.4	2.2	2.3	2.3	3.0	1.8	1.5	2.6	1.7	2.6	2.0	2.2

Se observó que las especies de micromamíferos con mayor riqueza de especies de sifonápteros fueron *P. difficilis* y *N. alstoni*. En cada especie colectamos 14 especies de pulgas. *Peromyscus melanotis* fue otra especie con riqueza elevada de pulgas con 12 especies. Encontramos la riqueza más baja de especies de sifonápteros sobre *R. sumichrasti* (una especie de pulga), *H. irroratus*, *R. megalotis* y *Sorex* spp. (dos especies de pulgas cada una; Tabla 6).

También, de manera descriptiva se notó que la pulga *Plusaetis aztecus* mostró mayor prevalencia sobre *N. mexicana*, *R. fulvescens* y *M. mexicanus*. Por su parte, la pulga *Plusaetis sibynus* mostró mayor prevalencia sobre *P. melanotis*, *P. maniculatus* y *P. gratus*, y *Pleochaetis paramundus* fue más prevalente sobre *N. alstoni* y *R. fulvescens* (Tabla 6). *Plusaetis aztecus* mostró la mayor abundancia media (AM) sobre *R. sumichrasti*, *R. fulvescens* y *M. mexicanus*. *Plusaetis sibynus* tuvo mayor AM sobre *P. maniculatus*, *P. melanotis* y *P. gratus*. Así también ocurrió para *P. paramundus* sobre *N. alstoni* y *R. fulvescens* (Tabla 6). La intensidad media (IM) de *P. aztecus* mostró sus valores más altos sobre *R. sumichrasti*, *R. fulvescens* y *P. levipes*. Mientras que *P. sibynus* tuvo intensidad media de pulgas más alta sobre *P. maniculatus*, *P. gratus* y *P. melanotis*. Por su parte la intensidad media de *P. paramundus* fue mayor sobre *N. alstoni* y *R. fulvescens* (Tabla 6).

Influencia de la identidad de hospederos sobre parámetros de infección de sifonápteros

La identidad de la especie de hospedero influyó sobre la prevalencia (P) de sifonápteros (GLM, $\chi^2 = 47.96$, $df = 10$, $P < 0.001$). Los ratones *M. mexicanus*, *P. melanotis*, *P. difficilis* y *P. maniculatus* mostraron niveles de P arriba del promedio (Fig. 4A). De acuerdo con las pruebas post-hoc, *P. melanotis* mostró una P arriba de los otros hospederos excepto para *M. mexicanus* y *P. leucopus* ($P < 0.05$; $P < 0.001$). *Microtus mexicanus* tuvo mayor P que *R. fulvescens*, *H. irroratus* y *R. sumichrasti* ($P < 0.05$). La P de *P. difficilis* fue mayor a la de *H. irroratus* y *R. fulvescens* ($P < 0.05$). En el mismo sentido, *N. alstoni* mostró mayor P que *R. sumichrasti* y a su vez *P. maniculatus* que *R. fulvescens* ($P < 0.05$; Fig. 4A). Las especies de hospederos con la P más baja fueron *R. sumichrasti*, *H. irroratus* y *P. levipes* (Tabla 6).

Encontramos que también la especie de hospedero influye sobre la AM de sifonápteros ($\chi^2 = 52.64$, $df = 10$, $P < 0.001$). Los roedores *M. mexicanus*, *P. melanotis*, *P. maniculatus*, *P. gratus*

y *P. difficilis* mostraron mayor AM que las otras especies de ratones (Fig. 4B). Las pruebas de comparaciones múltiples mostraron que *M. mexicanus* tuvo valores más altos que *P. gratus*, *P. difficilis*, *P. leucopus*, *N. alstoni*, *R. fulvescens*, *R. sumichrasti* y *H. irroratus* ($P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$). *Peromyscus melanotis* tuvo mayor AM que *N. alstoni*, *R. fulvescens*, *R. sumichrasti* y *H. irroratus* ($P < 0.05$, $P < 0.001$). *Peromyscus maniculatus* mostró valores mayores que *N. alstoni*, *R. fulvescens* y *H. irroratus* ($P < 0.05$, $P < 0.005$). *Peromyscus difficilis* tuvo mayor AM que *R. fulvescens* ($P < 0.01$) y *N. alstoni* que *H. irroratus* ($P < 0.05$; Fig. 4B).

Respecto a la IM, no se encontró que la especie de hospedero tuviera algún efecto sobre ella ($\chi^2 = 12.5$, $df = 10$, $P = 0.25$). Aun así, en la tabla 6 mostramos que las tres especies que tendieron a presentar una IM más alta fueron *M. mexicanus*, *N. mexicana* y *P. levipes*. Los hospederos con la IM más baja fueron *R. megalotis*, *Sorex* spp. y *H. irroratus*.

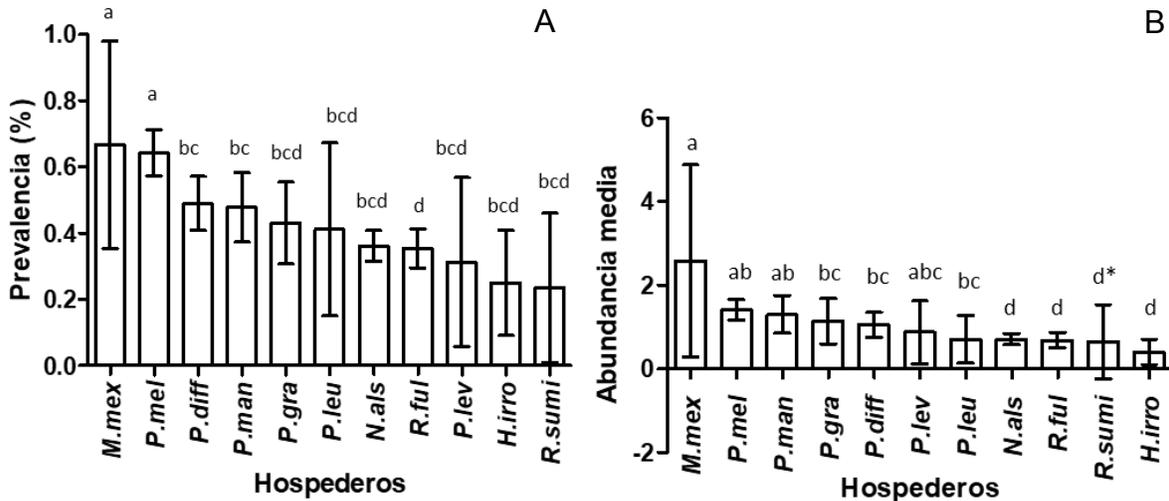


Figura 4. A) Prevalencia (infectados = 1, no infectados = 0) de sifonápteros de las especies de hospederos ($\chi^2 = 47.96$, $df = 10$, $P < 0.001$). Las columnas indican la media \pm 95% IC. Literales diferentes indican diferencias estadísticas de prevalencia de pulgas entre especies de hospederos de acuerdo con las pruebas post-hoc. *La diferencia de prevalencia entre *P. melanotis* y *P. leucopus* fue marginalmente significativa ($P = 0.06$). B) Abundancia media de sifonápteros de las especies de hospederos ($\chi^2 = 52.64$, $df = 10$, $P < 0.001$; *No fue posible estimar diferencias entre *P. maniculatus* y *R. sumichrasti*).

Se encontró que el número de hospederos infectados con pulgas depende del género del hospedero ($\chi^2 = 41.01$, $P < 0.0001$). El género *Microtus* mostró el mayor número de individuos infectados por pulgas seguido por individuos del género *Peromyscus*, mientras que los individuos de los géneros *Neotomodon* y *Reithrodontomys* tuvieron menos individuos infectados por pulgas de lo que se podría esperar (Fig. 5).

Tabla 6. Número de sifonápteros colectados sobre número de hospederos infectados de cada especie. En el encabezado se muestran las especies de hospederos de los columnas 2 a la 15 de la siguiente manera: Sx= *Sorex* spp, Hi= *Heteromys irroratus*, Mm= *Microtus mexicanus*, Nm= *Neotoma mexicana*, Na= *Neotomodon alstoni*, Pd= *Peromyscus difficilis*, Pg= *P. gratus*, Pl= *P. leucopus*, Ple= *P. levipes*, Pma= *P. maniculatus*, Pme= *P. melanotis*, Rm= *R. megalotis*, Rf= *Reithrodontomys fulvescens*, Rs= *R. sumichrasti*. En la parte baja de la tabla, se muestran los totales de individuos y más abajo se muestran las medidas de infección de sifonápteros. La última columna muestra el total y los valores generales de cada taxón de sifonáptero.

Pulga/especie hosp	Sx	Hi	Mm	Nm	Na	Pd	Pg	Pl	Ple	Pma	Pme	Rf	Rm	Rs	Total
<i>Jellisonia (Jellisonia)</i>															
<i>J. (J.) breviloba</i>					19/19	5/5	1/1	3/1	1/1	2/2	7/7	3/3	1/1		42
<i>J. (J.) hayesi</i>					17/16	2/2	8/7		1/1	3/3	6/5	3/3			40
<i>O. neotomae</i>				7/2											7
<i>P. mundus</i>		1/1			4/4	2/2	9/9	3/3	2/2	3/3	7/6	3/3			34
<i>P. paramundus</i>					97/42	1/1				1/1	2/2	4/4			105
<i>P. aztecus</i>	1/1		5/3	2/2	62/52	34/23	7/6	1/1	6/4	17/13	66/43	131/68	1/1	11/4	344
<i>P. dolens</i>				1/1	2/2	1/1	1/1				3/3				8
<i>P. mathesoni</i>					4/4	11/10	2/2	1/1		1/1	8/8	3/3			30
<i>P. parus</i>					1/1	29/16		2/2	2/2	1/1	4/4	17/15			56
<i>P. sibynus</i>					6/6	17/14	35/9	1/1		72/28	128/67	2/2			261
<i>C. tecpin</i>		12/7	25/7		7/6	8/3	2/1			3/3					57
<i>S. taluna</i>					16/10	1/1						1/1			18
<i>S. tezontli</i>					2/2	4/4					3/2				9
<i>S. villai</i>					8/7	12/6	3/3			6/3	12/11				41
<i>S. sp</i>			1/1		28/20	17/16	4/4		1/1	7/7	11/10	6/5			75
<i>A. tancitari</i>					1/1	10/6					2/2				13
<i>C. curvata lira</i>	2/2														2
Total pulgas	3	13	31	10	294	157	74	12	14	117	264	176	2	11	1178
Total hospederos	4	32	12	7	415	149	65	17	16	90	187	257	6	17	1274
Hosp infectados	2	8	8	3	150	73	28	7	5	43	120	91	2	4	544
Prevalencia (%)	50	25	66.7	43	36.1	49	43	41	31.3	47.8	64.2	35	33	24	42.7
Abundancia media	1	0.4	2.6	1	0.7	1	1.1	0.7	0.9	1.3	1.4	0.7	0.3	0.6	0.9
Intensidad media	2	1.6	3.9	3	1.9	2.1	2.6	1.7	2.8	2.7	2.2	1.9	1	2.8	2.2

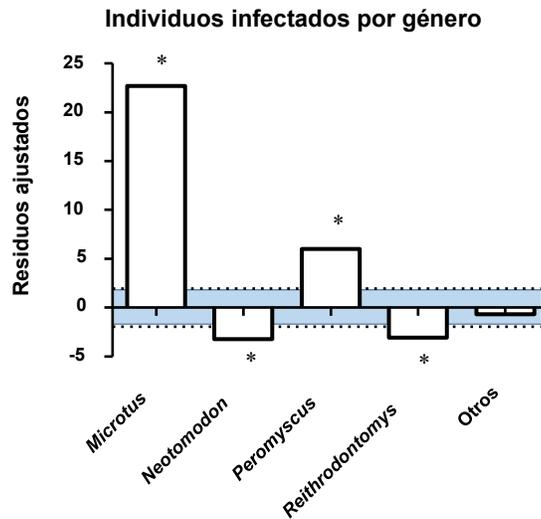


Figura 5. Residuos ajustados por género de hospederos infectados por pulgas. Los valores fuera del rango ± 1.96 (área sombreada) difieren significativamente de la frecuencia de infección en individuos de lo que se esperaría por azar.

Relaciones entre riqueza y abundancia de hospederos y sifonápteros

No se encontraron correlaciones significativas entre riqueza y diversidad de los ensambles de hospederos y de sifonápteros (Fig. 6A y B). No obstante, se encontró una relación significativa negativa entre la abundancia de hospederos y la abundancia media de sifonápteros (Spearman $r = -0.51$, $P = 0.032$, Fig. 6D) y cercana a la significancia entre abundancia de hospederos y prevalencia de sifonápteros en los ensambles encontrados en los sitios de estudio (Pearson $r = -0.46$, $P = 0.053$, Fig. 6C). Asimismo, de acuerdo a los análisis de redes se seleccionaron dos interacciones hospedero-sifonáptero con los valores más altos de conexiones. (Figs. 10 y 11). En estas interacciones se encontraron correlaciones directas significativas entre la abundancia de ratones *P. melanotis* y la prevalencia y abundancia media de *P. sibynus* (Spearman $r = 0.54$, $P = 0.032$, Spearman $r = 0.59$, $P = 0.014$; Fig. 7A y B respectivamente). Pero no se encontró relación entre la abundancia de ratones *R. fulvescens* y la P y AM de pulgas *P. aztecus* (Pearson $r = 0.04$, $P = 0.87$, Spearman $r = 0.22$, $P = 0.4$; Fig. 7C y D respectivamente). Además, se encontró una intensa correlación entre la prevalencia y la abundancia media de sifonápteros de cada especie de hospedero (Pearson $r = 0.84$, $P < 0.001$).

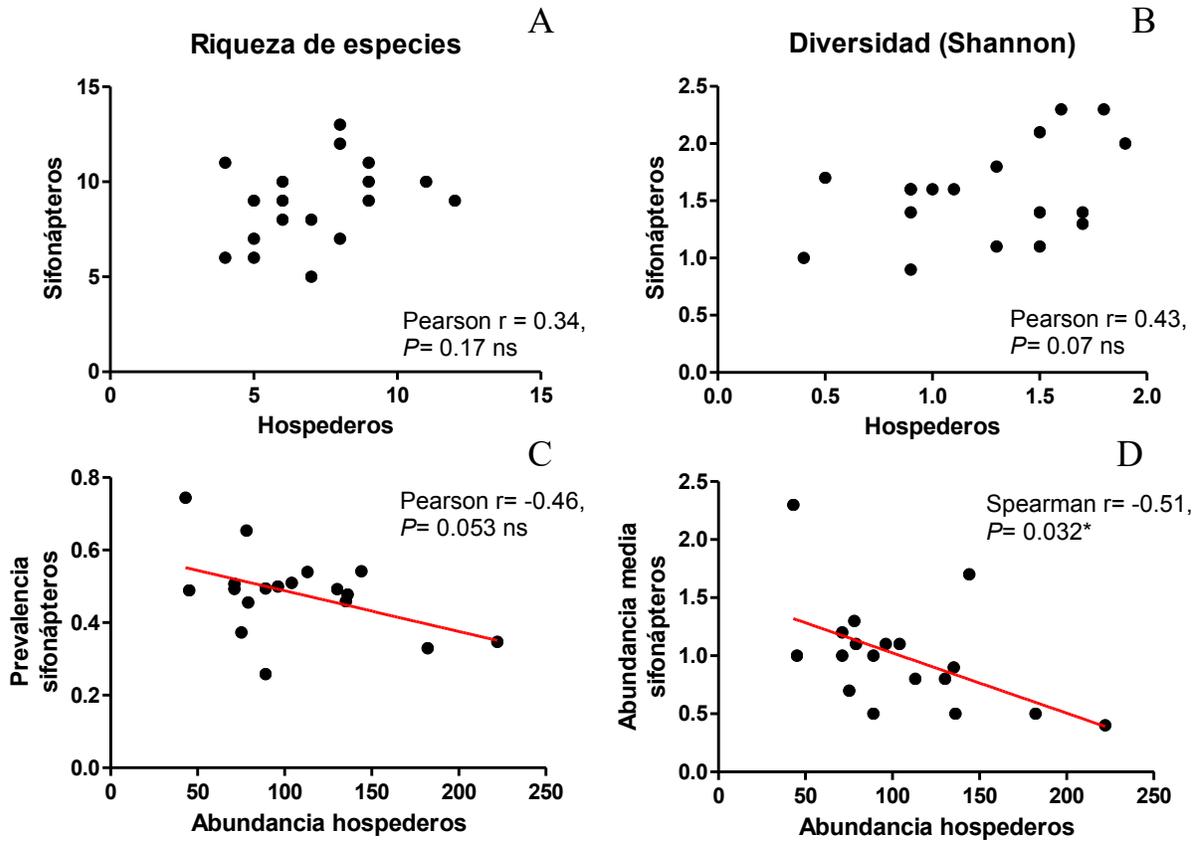


Figura 6. Correlaciones entre riqueza (A) y diversidad (B) de hospederos (micromamíferos) y sifonápteros y entre abundancia y prevalencia (C) y abundancia y abundancia media de hospederos y sifonápteros (D) respectivamente.

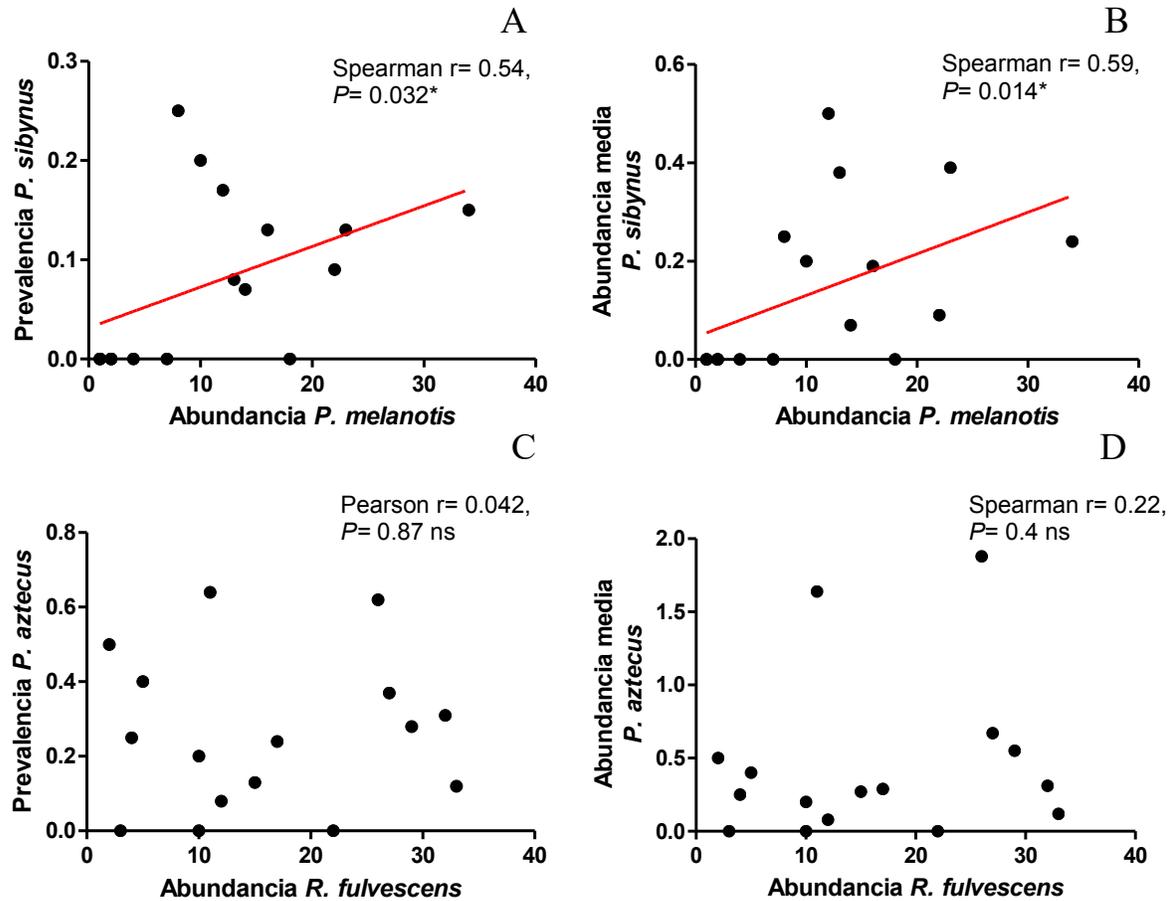


Figura 7. Correlaciones entre abundancia y prevalencia (A) y abundancia y abundancia media (B) del ratón *P. melanotis* y de la pulga *P. sibiricus* respectivamente y entre abundancia y prevalencia (C) y entre abundancia y abundancia media (D) del ratón *R. fulvescens* y la pulga *P. aztecus* respectivamente.

Relaciones entre composiciones de ensambles de hospederos y sifonápteros

Con relación a las interacciones entre las especies de hospederos y las especies de sifonápteros, se obtuvieron las matrices de distancias euclidianas entre sitios de captura de las abundancias de individuos de cada especie de hospedero y especie de sifonáptero. Se encontró una correlación significativa entre ambas matrices con la prueba de Mantel ($r = 0.28$, $P < 0.0001$, Fig. 8). De acuerdo con los análisis de clusters se distinguen tres grupos de especies de hospederos de acuerdo con las especies de sifonápteros que los parasitan: por una parte, *H. irroratus* y *M. mexicanus* (*N. mexicana* por separado), un grupo donde se encuentran las especies del género *Reithrodontomys* con *P. levipes* y las musarañas y el otro grupo con cinco especies de *Peromyscus* y *N. alstoni* (Fig. 9). Mientras, entre los sifonápteros se observan a *P. aztecus*, *Ctenophthalmus*

tecpin Morrone, Acosta y Gutiérrez, 2000 y *P. sibynus* relativamente separados del resto (Fig. 9). La matriz muestra la ocupación de las especies hospederas por parte de las especies de sifonápteros (cuadros negros) donde se observan las especies de pulgas [monoxenas](#) a [polixenas](#), como se había descrito anteriormente (Fig. 9). Se puede observar que *N. alstoni* y *P. difficilis* comparten prácticamente las mismas especies de sifonápteros. Estas dos especies son relativamente cercanas, respecto a la infección por pulgas, al grupo de los *Peromyscus*, del que difieren básicamente por tres especies de pulgas (*A. tancitari*, *S. tezontli* y *S. taluna*). Debe notarse que además de estas tres especies, varias especies más de pulgas no se encontraron en el grupo de los *Reithrodontomys*, como *Strepsylla villai* Traub y Barrera, 1955, *P. paramundus*, *P. sibynus* y *C. tecpin* básicamente. Por último, el grupo de *H. irroratus*, *M. mexicanus* comparten sólo la infección por *C. tecpin* (Fig. 9).

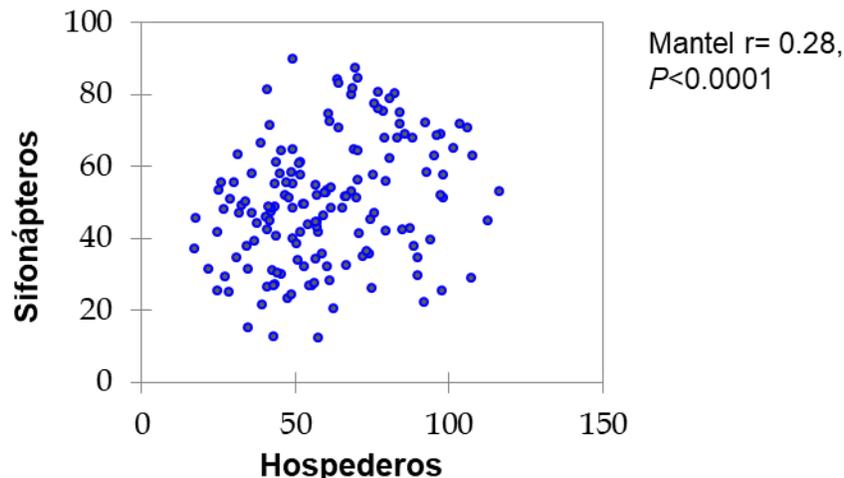


Figura 8. Correlación de Mantel entre matrices de distancia de las abundancias de hospederos y de sifonápteros.

Interacciones entre especies de hospederos y sifonápteros

La red de interacción antagonista entre 14 especies de hospederos y 16 de sifonápteros mostró un solo [compartimento](#). La fuerza de las interacciones de la red reveló una [asimetría](#) sesgada hacia los hospederos (-0.096). El promedio de taxa de pulgas por taxa de hospedero ([generalidad](#)) fue de 7, mientras que el promedio de taxa de hospederos por taxa de pulga ([vulnerabilidad](#)) fue de 5. La [robustez](#) para ambos grupos fue de 0.83. Respecto a las medidas de agregación, se observó [anidamiento](#) NODF (Nestedness metric based on Overlap and Decreasing

Fill) muy alto (68.02) y la [conectividad](#) (proporción de interacciones respecto al total de interacciones en la red) fue de 42%. El análisis de redes muestra los taxa de sifonápteros y de hospederos ordenados de los más generalistas a los más especialistas como se muestra en las figuras 10 y 11, de izquierda a derecha (eje X de figura 10) y de arriba hacia abajo. Los taxa de sifonápteros más abundantes y frecuentes sobre hospederos fueron: *P. aztecus*, *P. sibynus*, *J. (J.) breviloba* Hastriter, 2005, *Strepsylla* spp. y *P. paramundus*. Mientras que las especies de hospederos con mayor número de interacciones con sifonápteros fueron: *N. alstoni*, *P. melanotis*, *P. difficilis* y *R. fulvescens* (Figs. 10 y 11). Por un lado, las interacciones entre sifonápteros y hospederos más frecuentes fueron entre *P. aztecus* sobre *N. alstoni*, *R. fulvescens* y *P. melanotis*. También se observa una fuerte interacción entre *P. sibynus* y *P. melanotis* (Figs. 10 y 11). Se observó que las especies de pulgas *S. tezontli* y *A. tancitari* se colectaron sobre *N. alstoni*, *P. difficilis* y *P. melanotis*, que *C. curvata lira* se colectó exclusivamente sobre *Sorex* spp. y *O. neotomae* sobre *N. mexicana* (Figs. 10 y 11).

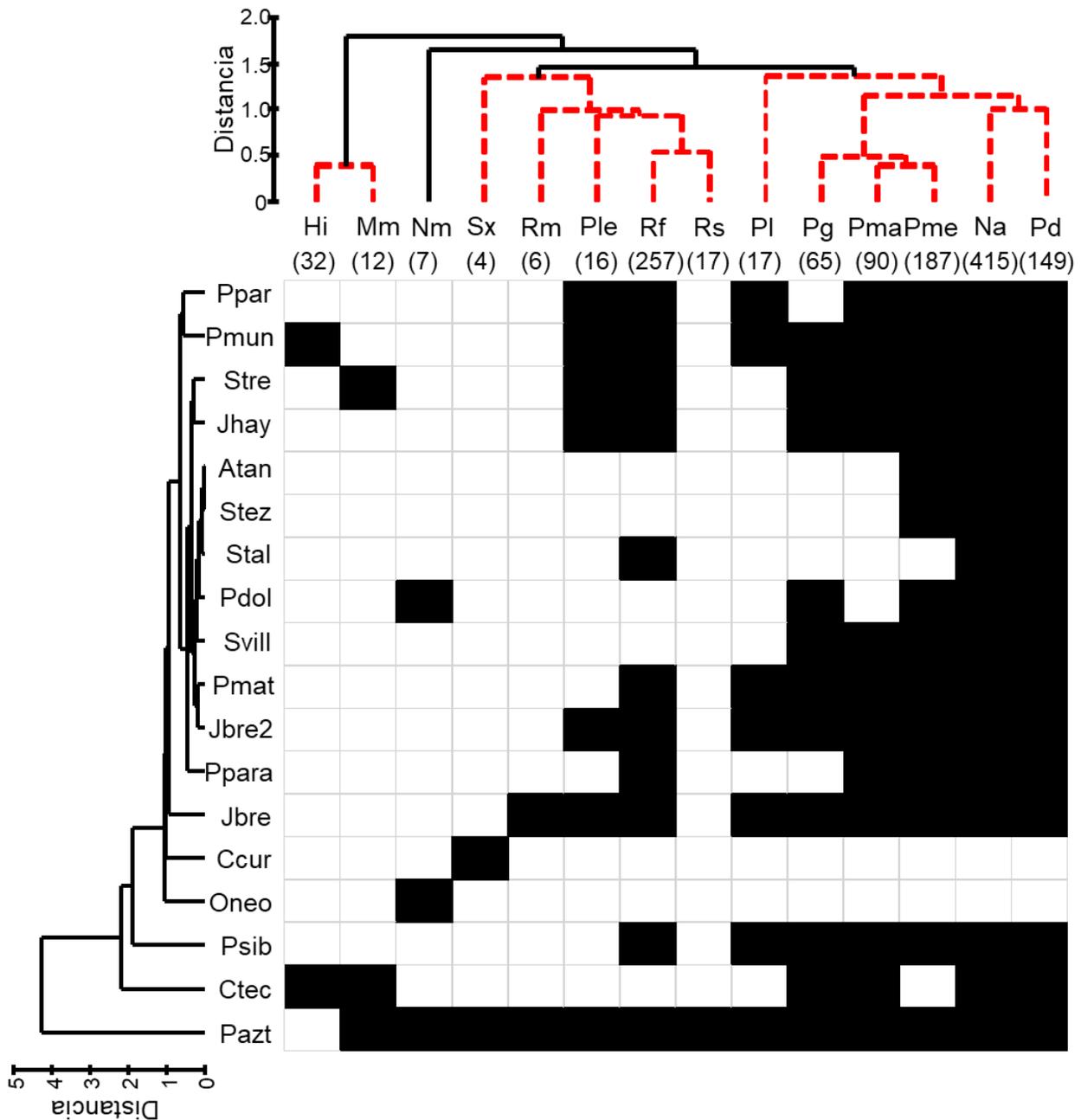


Figura 9. Clusters y matriz de interacción de los ensambles de hospederos y sifonápteros del PNLN. Los clusters se determinaron de acuerdo con las similitudes en la prevalencia de cada especie de sifonápteros sobre cada especie de hospedero. La notación de los hospederos es la misma que en la tabla 6. Las especies de sifonápteros se indican de la siguiente manera: Ppar= *P. parus*, Pmun= *P. mundus*, Stre= *Strepsylla* sp., Jhay= *J. (J.) hayesi*, Atan= *A. tancitari*, Stez= *S. tezontli*, Stal= *S. taluna*, Pdol= *P. dolens*, Svill= *S. villai*, Pmat= *P. mathesoni*, Jbre2= *J. (J.) breviloba breviloba*, Ppara= *P. paramundus*, Jbre= *J. (J.) breviloba*, Ccur= *C. curvata lira*, Oneo= *O. neotomae*, Psib= *P. sibynus*, Ctec= *C. tecpin* y Pazt= *P. aztecus*. Los cuadros negros indican presencia de la infección y los blancos ausencia.

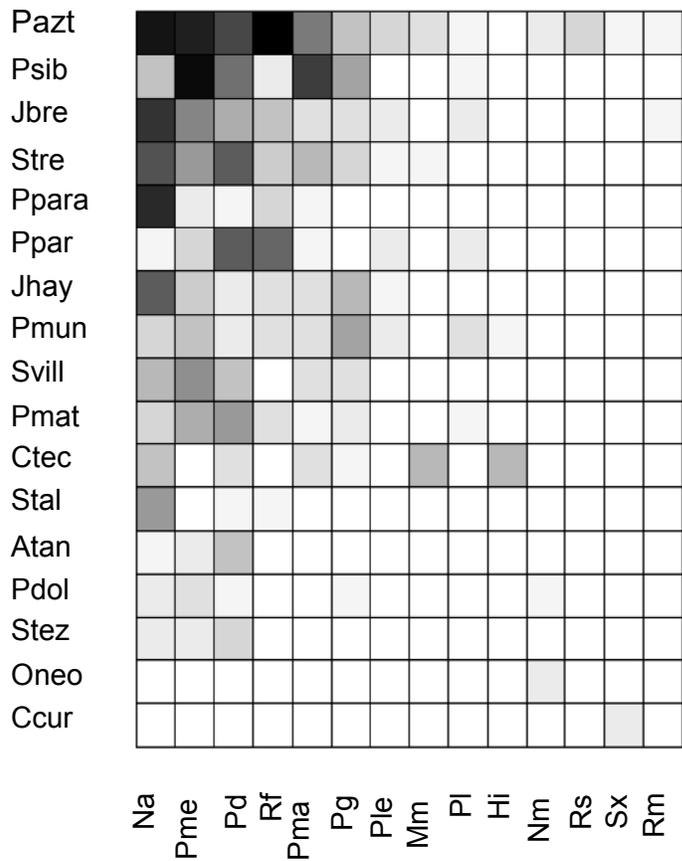


Figura 10. Matriz de interacción entre las especies de hospederos micromamíferos y especies de sifonápteros. En el eje X se muestran las especies de hospederos en orden de la más a la menos generalista (mientras más oscuros sean los cuadros indican interacciones más frecuentes). En el eje Y se muestran los taxa de sifonápteros en orden descendente de generalistas a especialistas (mismas notaciones para hospederos y sifonápteros que en la figura 9).

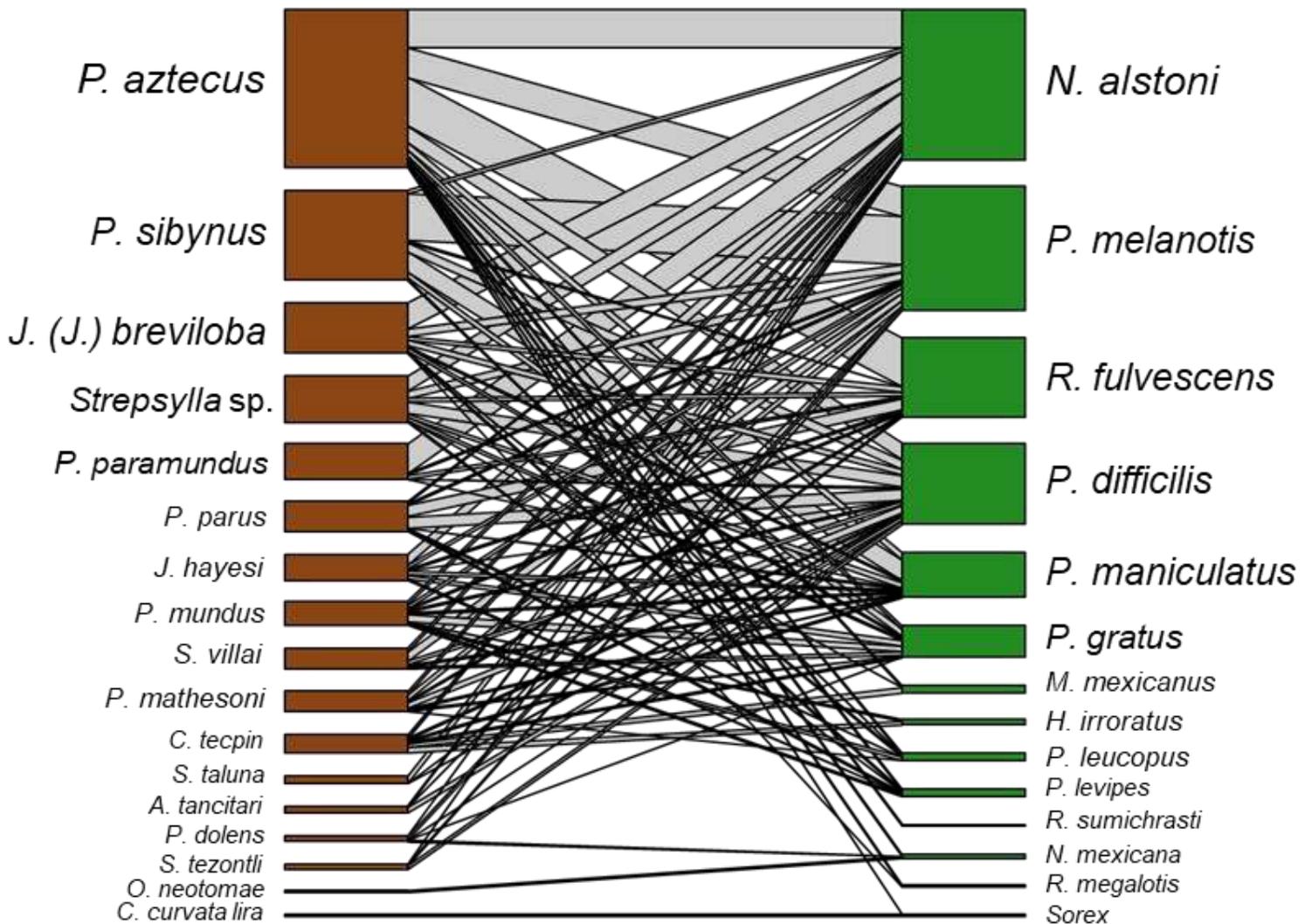


Figura 11. Red de interacción micromamíferos-sifonápteros. Del lado izquierdo se muestran los taxa de sifonápteros y del lado derecho se muestran los taxa de hospederos.

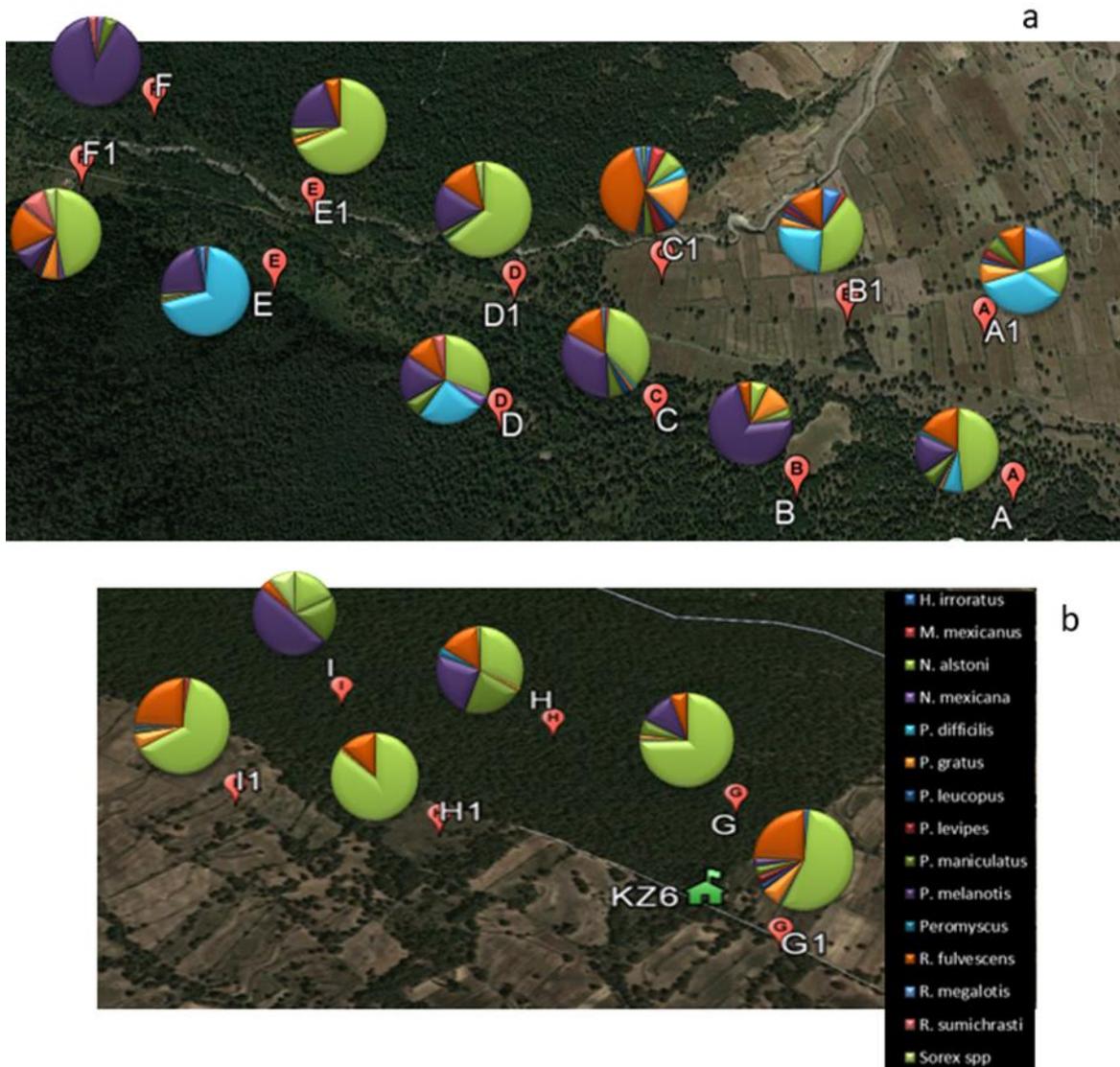


Figura 12. a) Ensamblajes de hospederos en el área de sitios cercana a la Estación Científica La Malinche (ECLM). b) Ensamblajes de hospederos en los sitios cercanos a caseta seis de la Coordinación General de Ecología. En el recuadro se muestra el color correspondiente para cada especie de hospedero.

Discusión

Se encontraron 16 especies de sifonápteros sobre 14 especies de hospederos micromamíferos. Los hospederos *M. mexicanus*, *P. melanotis*, *P. difficilis* y *P. maniculatus* mostraron los valores de infección por pulgas más altos. La riqueza de especies de sifonápteros no se relacionó con la riqueza de especies de hospederos. La abundancia total de hospederos se relacionó negativamente con la abundancia media de pulgas. La composición de los ensamblajes de sifonápteros se relacionó positivamente con la de sus hospederos.

La intención del muestreo fue capturar roedores cricétidos y heterómidos, aunque incidentalmente capturamos algunas musarañas que incluimos para el listado de sifonápteros. Debe mencionarse que se incluyeron sólo las musarañas que se encontraron vivas en las trampas Sherman. Se hizo de esta manera para evitar subestimar las pulgas que se recolectaran de las musarañas, ya que las pulgas abandonan a los hospederos muertos (Murray 1957). La extensión del muestreo en campo fue suficiente para alcanzar las asíntotas por el método de Bootstrap tanto del número de especies de hospederos como de sifonápteros. Para el caso de los hospederos, fueron suficientes 21 noches de muestreo para alcanzar la asíntota de la curva de acumulación de especies. Esto quiere decir que en el tercer muestreo (julio de 2014), muy probablemente ya se habrían encontrado 14 especies de micromamíferos. Se atribuye tal resultado al esfuerzo de muestreo de 180 a 200 trampas por noche repartidas en seis sitios. Aún así, fue necesario continuar con los muestreos para obtener el mayor número posible de especies de sifonápteros presentes en los sitios. El muestreo requirió cerca de dos años debido a razones prácticas relacionadas a las pulgas que se explican a continuación: en primer lugar, fue necesario identificar las especies de sifonápteros provenientes de los hospederos menos frecuentes (para obtener las especies de pulgas menos frecuentes). Luego, el proceso de montaje e identificación de pulgas requiere al menos dos meses para el adecuado secado del medio de montaje sobre las laminillas. Debido a esto, fue necesario obtener el mayor número posible de pulgas de hospederos como *Sorex* sp, *N. mexicana* o *R. megalotis* para encontrar la totalidad de especies de sifonápteros presentes.

Caracterización de ensambles de hospederos y sifonápteros

Hospederos

La abundancia relativa de los micromamíferos del PNLM coincide con reportes previos de las montañas de la FVT, donde los roedores [miomorfos](#) más abundantes fueron *N. alstoni*, *P. melanotis* y *P. difficilis* (Davis y Follansbee 1945, Fa y cols. 1990). Incluso en el cerro del Ajusto, la abundancia relativa de *N. alstoni* rondó entre el 34 y el 58% (Sánchez-Cordero y Canela-Rojo 1991). En este trabajo *N. alstoni* se encontró en casi todos los sitios de captura y en nueve de ellos fue la especie predominante (Tabla 3, Fig. 12). De manera similar, en otros trabajos llevados a cabo en la FVT, los peromyscinos resultaron ser los miomorfos más abundantes. En un trabajo realizado en los alrededores del volcán Popocatepetl, *P. melanotis* mostró la mayor abundancia relativa (32.3%), seguido por *M. mexicanus* (25.8%) y *N. alstoni* (14.6%) (Barrera 1968). En dos bosques cercanos a la ciudad de México también se observó mayor abundancia relativa de *P. melanotis* (47%), luego *P. difficilis* (30%), mientras que *N. alstoni* mostró sólo el 4.7% (Castro-Campillo y cols. 2008). Se ha mencionado que *N. alstoni* se establece en cualquier hábitat asociado a bosques de pino y encino dentro de su área de distribución (Fa y cols. 1990, Chávez 2005). También se sabe que esta especie muestra preferencia por hábitats abiertos con abundante presencia de zacatón (Fa y cols. 1990, Castro-campillo y cols. 2008). Esto coincide con nuestras observaciones, pues los hábitats donde se encontró *N. alstoni* cumplen al menos con una de estas características. Así que la alta abundancia de *N. alstoni* podría estar relacionada a esta profusa presencia de pastos y quizás este ratón podría presentar cierta resiliencia a sitios perturbados. La intención de nuestro muestreo fue obtener la mayor riqueza y abundancia de micromamíferos de manera que se dirigió el muestreo hacia sitios alterados de acuerdo con descripciones previas (Fahrig 2003, Heroldová y cols. 2007, Friggens y Beier 2010). Por consiguiente, el muestreo de algunos hábitats del PNLM mostró predominancia de peromyscinos tal como se ha reportado en otras regiones de México y Estados Unidos (Tipton y Mendez 1968, Calisher y cols. 2005, Sánchez-Cordero y cols. 2005, Acosta y Fernández 2015). Sin embargo, los resultados obtenidos durante esta ventana de tiempo deben considerarse sobre la base de que las poblaciones de algunas especies de roedores fluctúan de acuerdo con la temporada, con la disposición de alimento asociada con el clima y con perturbaciones humanas (Brown y Heske 1990, Sánchez-Cordero y Canela-Rojo 1991, Ernest y cols. 2000, Calisher y cols. 2005).

La baja abundancia relativa de sorícidos capturados se debe al método de trampeo utilizado que fue dirigido hacia roedores. Generalmente con el uso de trampas pitfall es posible obtener del 4 al 22% de éxito de captura de musarañas (McCay y Storm 1997, McCay y cols. 1998). En el presente trabajo obtuvimos un éxito de captura de sorícidos de 0.2%. La mayor parte de estos ejemplares se encontraron muertos al momento de revisar las trampas Sherman. Los PIP sobre *Sorex* sp. se basaron en ejemplares capturados vivos únicamente.

En general, los registros de micromamíferos concuerdan con las preferencias de hábitat descritas en la literatura que se cita a continuación. Las musarañas fueron capturadas principalmente en sitios de bosque donde observamos pinos maduros, encinos y restos de madera o vegetación (McCay y cols. 1998, Rychlik 2000); *H. irroratus* adaptado a lugares áridos, zonas de cultivo y pastoreo, y se encontró en sitios de esta naturaleza (Dowler y Genoway 1978, Espinosa y Chávez 2005); *N. mexicana* cerca de una ladera pronunciada (Cornely y Baker 1986). *Neotomodon alstoni* –muy abundante– en sitios con pastizales, bosque de pino y ecotono (Chávez 2005); *P. difficilis* en ambientes rocosos, en especial en un sitio con abundante cobertura de dosel con encinos y alnus (Chávez y Ceballos 2005, Fernández y cols. 2010); *P. maniculatus* en bosques de pino y matorrales (Ramírez-Pulido y cols. 2005a); *P. melanotis* en particular en un sitio con vegetación arbustiva y pinos (Martínez-Coronel 1991); *R. sumichrasti* en un sitio cercano a un área más fría de la zona de estudio (Ramírez-Pulido y cols. 2005b).

Sifonápteros

La riqueza de sifonápteros (16 especies) es una de las más altas registrada para una sola localidad en el continente americano. Algunos trabajos reportan riqueza de especies de pulgas mayor al presente estudio, en Estados Unidos (20 y 23 especies de pulgas en el Condado Ventura en California y en el Parque Nacional de las Montañas Rocosas de Colorado; Davis y cols. 2002 y Eads y Campos 1983 respectivamente). En México, dos trabajos reportan riqueza de 28 y 29 especies de pulgas en Cerro Potosí, Nuevo León (Tipton y Mendez 1968) y en los alrededores del volcán Popocatepetl (Barrera 1968). Se ha propuesto que el patrón de riqueza de sifonápteros es mayor en la Región Holártica (Krasnov y cols. 2004a); en América, la mayoría de estudios han mostrado 12 o menos especies de sifonápteros sobre mamíferos, como en el sur de Brasil, Bolivia y Argentina (de Carvalho y cols. 2001, Pucu y cols. 2014, Sanchez y Lareschi 2018) y en Missouri,

Montana y Iowa en Norteamérica (Kollars y cols. 1997, Brinkerhoff y cols. 2008, Storm y Ritzi 2008). De esta manera la riqueza de sifonápteros del PNLM es alta y propia de la Region Neártica donde pertenece (Krasnov y cols. 2004a).

Los ocho nuevos registros de especies de pulgas para el Parque podrían explicarse por lo extensivo del muestreo (cerca de dos años) que efectuamos en la zona. Aún así no se encontraron pulgas paratropicales, como *Pulex irritans*, como se encontró previamente (Acosta y Fernández 2005). Debe mencionarse que en este trabajo identificamos por separado a *P. dolens* y *P. parus* Traub, 1950, aunque se han considerado como posibles sinónimos, lo que podría sobreestimar el número de especies de pulgas (Morales y Llorente 1986). Las hembras del género *Strepsylla* no se incluyen en las descripciones de riqueza de pulgas, ya que no fue posible identificarlas a nivel de especie. Las familias de sifonápteros Ceratophyllidae y Ctenophthalmidae fueron las mejor representadas en este trabajo, seguidas por Hystrichopsyllidae (cuatro géneros, 10 especies, dos géneros, cuatro especies y dos géneros y cuatro especies respectivamente). Este resultado es típico para la zona y para México, donde estas familias son las más abundantes (18 géneros, 76 especies para Ceratophyllidae, 11 géneros, 45 especies para Ctenophthalmidae y dos géneros, ocho especies para Hystrichopsyllidae; Acosta-Gutiérrez 2014).

Se registraron ceratofílidos sobre cada especie de hospedero colectada y principalmente sobre individuos de *Peromyscus*, *Neotomodon* y *Reithrodontomys*. Se sabe que sifonápteros de esta familia infectan en mayor proporción hospederos de la familia Cricetidae, en particular ratones del género *Peromyscus* (Medvedev 1997, Traub y cols. 1983). Incluso encontramos ceratofílidos sobre hospederos no cricétidos como es el caso de *P. aztecus* sobre *Sorex* spp. y *P. mundus* sobre *H. irroratus*. Seis de las 10 especies de ceratofílidos que colectamos tienen una afinidad neártica/neotropical. En específico, *P. dolens* y *P. aztecus* con afinidad neotropical y *P. sybinus* y *O. neotomae* con afinidad neártica (Acosta y Fernández 2007). Con relación a las especies de pulgas de la familia Ctenophthalmidae, el género *Strepsylla* tiene afinidad neártica y *Ctenophthalmus tecpin* una afinidad Neártica/Holártica (Acosta y Fernández 2007). Así que el hallazgo de estas especies de sifonápteros es característico de la zona de estudio.

De la familia Ceratophyllidae encontramos ejemplares de *Jellisonia* (*Jellisonia*) *breviloba* sobre *R. megalotis* y otras ocho especies de hospederos (Tabla 6, Figs. 9, 10 y 11). Los registros previos de esta especie la ubican principalmente sobre *P. difficilis*, *Peromyscus* sp. y *M.*

mexicanus y algunos reportes sobre *P. gratus*, *P. difficilis felipensis* y *P. melanophrys* Coues, 1874 (Acosta 2003, Acosta y cols. 2008, Acosta y Fernández 2007, 2015, Ayala-Barajas y cols. 1988, Falcón-Ordaz y cols. 2012). Para La Malinche esta especie de pulga ya había sido reportada como *J. (J.) hayesi breviloba* Traub, 1944 sobre hospederos como *N. alstoni* (Acosta y Fernández 2005). Reportamos nuevos registros de *J. Jellisonia breviloba* sobre *R. fulvescens*, *R. megalotis*, *P. leucopus*, y *P. melanotis*.

La subespecie de pulga *J. (J.) breviloba breviloba* Hastriter, 2004 fue encontrada principalmente sobre *P. levipes*, *P. leucopus* y *N. alstoni*. Esta subespecie de pulga se ha registrado mayormente sobre *P. difficilis*, *M. mexicanus* y, como en este trabajo, sobre *P. levipes* (Acosta 2003; Acosta y Fernández 2015; Acosta y cols. 2008). Los ejemplares de *J. (J.) breviloba* que no fue posible identificar hasta subespecie, fueron identificados hasta especie (principalmente hembras), debido a que las claves de identificación se basan en machos.

Jellisonia (J.) hayesi Traub, 1950 se encontró en especial sobre *P. gratus* y *P. levipes*. Como comparación con trabajos anteriores, esta especie se ha colectado sobre *P. levipes*, *P. difficilis* y *Peromyscus* sp. en sitios de la FVT (Tipton y Mendez 1968, Acosta 2003, Acosta y Fernández 2007). *Jellisonia (J.) hayesi hayesi* ha sido registrada en Tlaxcala sobre nueve especies de *Peromyscus*, además de *Baiomys taylori analogous*, *R. megalotis zacatecae*, *M. mexicanus* y *L. irroratus* (Ayala-Barajas y cols. 1988, Acosta 2003, Acosta y cols. 2008). *Jellisonia (J.) hayesi*, *J. (J.) breviloba breviloba* y *J. (J.) breviloba barrerai* han sido registradas para el estado de Tlaxcala, pero no para el PNLM (Acosta y cols. 2008). La última se conocía inicialmente como *Jellisonia (J.) hayesi breviloba*. De acuerdo con esta revisión reportamos nuevos registros de *J. (J.) hayesi* sobre *P. leucopus*, *N. alstoni*, *P. melanotis* y *R. fulvescens*.

Orchopeas neotomae se encontró sólo sobre *N. mexicana*. Esto coincide con descripciones previas donde se ha descrito a esta especie de manera común sobre ratas del género *Neotoma*, sciúridos y ocasionalmente sobre *P. maniculatus* (Hubbard 1943, Traub y Hoff 1951, Haas y cols. 1973, Campos y cols. 1985, Haas y cols. 2004, Acosta y Fernández 2007). Este es nuevo registro de *O. neotomae* para el PNLM y para el estado de Tlaxcala.

Se colectó *Pleochaetis mundus* Jordan y Rothschild, 1922 sobre un amplio rango de hospederos (nueve; Tabla 6). Esta especie polixena se ha encontrado sobre 22 cricétidos, un heterómido, dos sciúridos, una tuza y un murciélago (Ayala-Barajas y cols. 1988, Acosta 2003;

Acosta y Fernández 2007; Acosta y cols. 2008) en localidades de Tlaxcala (Calpulalpan, Tlaxco y Sanctórum; Acosta y cols. 2008). Se proponen nuevos registros de *P. mundus* sobre *P. leucopus*, *N. alstoni* y *R. fulvescens*.

Pleochaetis paramundus se encontró principalmente sobre *N. alstoni* y otros taxa de hospederos donde se había reportado previamente (*P. maniculatus*, *P. melanotis* y *P. difficilis*). Esta especie de sifonáptero se ha registrado en Tlaxcala, sobre *N. alstoni* y otros 14 especies de hospederos (en su mayoría *Peromyscus*) (Ayala-Barajas y cols. 1988, Acosta 2003, Acosta y Fernández 2007, Acosta y cols. 2008). En concordancia con nuestros resultados, esta pulga se ha colectado mayormente sobre *N. alstoni* (Ayala-Barajas y cols. 1988, Acosta y cols. 2008). Aquí reportamos un nuevo registro de *P. paramundus* sobre *R. fulvescens*.

Plusaetis aztecus fue la más abundante en nuestro trabajo en particular sobre *R. sumichrasti*, *R. fulvescens* y *M. mexicanus*. También, se encontró sobre la mayoría de hospederos con excepción de *H. irroratus*. Este taxa aparece como *P. apollinaris aztecus* en la literatura donde se ha registrado sobre roedores de la familia Cricetidae (principalmente sobre *P. melanotis* y *P. difficilis*) y sobre especies de musarañas (Barrera 1968, Tipton y Mendez 1968, Ayala-Barajas y cols. 1988, Acosta y cols. 2008). Reportamos nuevos registros de *P. aztecus* sobre *P. gratus*, *P. leucopus*, *N. alstoni*, *R. fulvescens*, *P. levipes*, *R. sumichrasti*, *R. megalotis* y *N. mexicana*.

Plusaetis dolens se obtuvo sobre *N. mexicana*, *P. melanotis*, *P. gratus*, *P. difficilis* y *N. alstoni*. Esta especie de pulga se ha registrado sobre varios grupos taxonómicos de hospederos donde se incluyen a los cricétidos, sciúridos, quirópteros, marsupiales y carnívoros (45 especies en total) (Smit 1958, Tipton y Mendez 1961, Ayala-Barajas y cols. 1988, Acosta 2003, Acosta y Fernández 2007, Acosta y cols. 2008). Nosotros reportamos un nuevo registro de *P. dolens* sobre *P. melanotis*.

Plusaetis mathesoni Traub, 1950 se colectó predominantemente sobre *P. difficilis*, *P. leucopus*, *P. melanotis*, *P. gratus*, *R. fulvescens*, *P. maniculatus* y *N. alstoni*. La revisión de literatura indica que se registró sobre 24 especies de hospederos (la mayoría cricétidos) (Acosta y Fernández 2007, Acosta y cols. 2008). Aquí proponemos nuevos registros de *P. mathesoni* sobre *P. leucopus* y *R. fulvescens*.

Plusaetis parus se obtuvo sobre *P. levipes*, *P. leucopus*, *P. difficilis*, *R. fulvescens*, *P. melanotis*, *P. maniculatus* y *N. alstoni*. Esta especie de pulga se había colectado previamente sobre

20 especies de cricétidos, un heterómido y una mustela (Acosta 2003, Ayala-Barajas y cols. 1988). Reportamos nuevos registros de esta especie sobre *P. leucopus*, *P. melanotis*, *R. fulvescens* y *N. alstoni*.

Plusaetis sybinus se colectó principalmente sobre *P. melanotis*, *P. maniculatus*, *P. gratus*, *P. difficilis*, *P. leucopus* y en menor proporción sobre *N. alstoni* y *R. fulvescens*. Como antecedente, *P. sibynus* se ha colectado principalmente sobre *Peromyscus* en particular *P. melanotis* y *P. difficilis* (Tipton y Mendez 1968, Haas y cols. 2004, Acosta y cols. 2008), por lo que nuestro resultado refuerza la evidencia de la estrecha relación entre *P. sibynus* y las especies del género *Peromyscus*. Reportamos registros nuevos de esta especie sobre *P. leucopus* y *R. fulvescens*.

De la familia Ctenophthalmidae, *Ctenophthalmus tecpin* se encontró principalmente sobre *M. mexicanus* y sobre *H. irroratus* (especie donde *C. tecpin* fue más abundante), además de *P. maniculatus*, *P. difficilis*, *P. gratus* y *N. alstoni*. En concordancia se ha descrito que esta especie de pulga y en general pulgas de la familia Ctenophthalmidae parasitan principalmente roedores microtininos (Hopkins y Rothschild 1966). De hecho, se sabe que *C. tecpin* tiene a *M. mexicanus* como su principal hospedero, aunque también se ha colectado sobre 17 cricétidos y un marsupial (Acosta 2003, Acosta y Fernández 2007, Acosta y cols. 2008). Nuestros resultados también coinciden con lo reportado para La Malinche y México (Acosta y Fernández 2005, 2007). Reportamos nuevos registros de *C. tecpin* sobre *H. irroratus* y *P. maniculatus*.

En general los ejemplares de *Strepsylla* fueron menos abundantes y se encontraron de manera predominante sobre *N. alstoni* y *P. difficilis*. *Strepsylla taluna* se encontró principalmente sobre *N. alstoni*, *P. difficilis* y *R. fulvescens*. De manera parecida, esta especie de pulga se ha reportado en la literatura sobre *N. alstoni*, otros 10 cricétidos y accidentalmente sobre *Romerolagus diazi* Ferrari-Pérez, 1893 en los estados del centro de México (Ayala-Barajas y cols. 1988, Acosta 2003, Acosta y Fernández 2007, Acosta y cols. 2008). De acuerdo con esto parece ser que *N. alstoni* podría ser el hospedero principal de *S. taluna*. Reportamos aquí un nuevo registro de *S. taluna* sobre *R. fulvescens*.

En este trabajo se encontró *Strepsylla tezontli* sobre *P. difficilis*, *P. melanotis* y *N. alstoni*. Esta especie de sifonáptero se ha encontrado sobre *Peromyscus* sp., *P. melanotis*, *M. mexicanus*,

y *N. alstoni* (Acosta 2011). Este es un nuevo registro para *S. tezontli* sobre *P. difficilis* y para el estado de Tlaxcala.

Strepsylla villai se colectó sobre *P. melanotis*, *P. gratus*, *P. difficilis*, *P. maniculatus* y *N. alstoni*. Los antecedentes indican que *N. alstoni* es el hospedero principal de *S. villai* y que se ha colectado sobre otros 13 cricétidos (Ayala-Barajas y cols. 1988, Acosta y Fernández 2007, Acosta 2011).

Strepsylla sp. fue encontrada sobre *P. difficilis*, *M. mexicanus*, *P. maniculatus*, *P. levipes*, *P. gratus*, *P. melanotis*, *N. alstoni* y *R. fulvescens*. Este grupo se ha registrado sobre siete especies de cricétidos (Ayala-Barajas y cols. 1988). Aquí reportamos nuevos registros de *Strepsylla* sp. sobre *P. difficilis*, *M. mexicanus*, *P. levipes*, *P. gratus*, y *R. fulvescens*.

Las pulgas de la familia Hystrichopsillidae fueron raras en el muestreo. Encontramos *Atyphloceras tancitari* sobre *P. difficilis*, *P. melanotis* y *N. alstoni* y *Corrodopsylla curvata lira* sólo sobre *Sorex* spp. En la literatura, *A. tancitari* se ha colectado sobre 14 especies de hospederos, entre ellas las especies antes mencionadas y en un nido de *Microtus* sp., (Ayala-Barajas y cols. 1988, Acosta 2003, Acosta y Fernández 2007, Acosta y cols. 2008). Este es un nuevo registro de *A. tancitari* para el estado de Tlaxcala. *Corrodopsylla curvata lira* se ha registrado de forma consistente sobre *Sorex saussurei* y *Sorex* sp. (Hopkins y Rothschild 1966, Acosta y Fernández 2007). Este es un nuevo registro para *C. curvata lira* en el estado de Tlaxcala.

Nuestros resultados muestran que la riqueza de especies de sifonápteros es diferente entre especies de hospederos. Por esto, la identidad de la especie hospedera puede influir sobre la riqueza de sifonápteros. La riqueza observada de sifonápteros difiere entre especies de hospederos desde una hasta 14 especies de sifonápteros. Esta observación se repite comúnmente en comunidades de sifonápteros en otras latitudes como Sudáfrica (van der Mescht y Mathee 2017), la Gran Cuenca en Estados Unidos y México (Brinkerhoff y cols. 2008) y a lo largo de la región Paleártica (van der Mescht y cols. 2018). En el presente trabajo seis especies de micromamíferos hospedaron entre 9 y 14 especies de sifonápteros, donde *P. difficilis* y *N. alstoni* tuvieron la mayor riqueza. Esto contrasta con el reporte previo para el PNLM donde *N. alstoni* y *R. chrysopsis* mostraban la mayor riqueza de sifonápteros para ese muestreo en particular (Acosta y Fernández 2005). En otros trabajos, ratones como *M. mexicanus*, *P. maniculatus*, y *P. melanotis* también hospedaron entre 11 y 13 especies de pulgas en los alrededores del Popocatepetl (Barrera 1968).

Peromyscus melanotis fue parasitado hasta por 15 especies de pulgas en una sola localidad (Cerro Potosí, Nuevo León; Tipton y Mendez 1968). De manera similar con nuestros resultados se ha observado que *P. difficilis* y *N. alstoni* muestran elevada riqueza de pulgas en los ensambles de roedores. *Peromyscus difficilis* fue parasitado por siete especies en los alrededores del Popocatepetl, nueve en la Cuenca Oriental (Barrera 1968, Acosta y Fernández 2015), y 10 en el Cerro Potosí (Tipton and Mendez 1968), mientras que *N. alstoni* mostró la riqueza más alta (6 especies) en el trabajo previo en el PNLM (Acosta and Fernández 2005). Esto concuerda con los registros de colecciones de sifonápteros en Utah donde los hospederos del tamaño de *Peromyscus* mostraron la mayor riqueza de pulgas (Bossard 2006). En el otro extremo hospederos como *R. sumichrasti*, *N. mexicana*, *R. megalotis* y *Sorex* sp. hospedaron pocas especies de pulgas (1-3). Esto ya había sido descrito en *Sorex* sp. en otros trabajos (French 1982, Ayala-Barajas y cols. 1988, Laakkonen y cols. 2002, Acosta y cols. 2008) y en otro reporte para *N. mexicana* y *R. megalotis* en el Popocatepetl y alrededores (Barrera 1968). Debe notarse que no obstante la baja abundancia de estas especies, su presencia es fundamental porque contribuyen a la riqueza local de especies de mamíferos y parásitos y pueden influir en la estructura de las comunidades y su abundancia (Linardi y Krasnov 2013). De esta manera nuestros resultados resaltan la importancia de la identidad de los hospederos para explicar la riqueza de sifonápteros. Así que especies de micromamíferos como *P. difficilis*, *N. alstoni* y *P. melanotis* podrían ser especies clave que influyan en la dinámica de la comunidad de sifonápteros en esta región.

Influencia de la identidad de hospederos sobre parámetros de infección de sifonápteros

La prevalencia (P) y abundancia media (AM) de los sifonápteros variaron entre las especies de micromamíferos estudiadas en el PNLM. Las P y AM de este trabajo (P general 42.7% [rango 24% - 66.7%] AM general 0.9 [rango 0.3 – 2.6]) son semejantes a los valores de roedores miomorfos de otros bosques templados, tales como Chuchupate California (P general 46.3% [rango 24% - 100%], AM general 1.7 [rango 0.6 – 2.7], Davis y cols. 2002). Aunque el intervalo de P de California parece mayor al nuestro, si excluimos a *M. californicus*, que tuvo los P y AM más altos (como en nuestros resultados) el intervalo se observa más parecido al nuestro (24% a 54%). Asimismo, los resultados de P y AM fueron parecidos a los de roedores miomorfos de dos trabajos en el Parque Nacional de las Montañas Rocosas en Colorado (P de 39% a 48.7% y AM

de 1.1 a 2.1 [sólo para *P. maniculatus*], Eads y Campos 1983; y un AM general de 0.6 y un rango de 0.3 - 1.3, Maher y Timm 2014). Debe notarse que algunas características del sitio de estudio de estos trabajos en Colorado, como altitud y tipo de vegetación, son similares a las del PNLM. No obstante, en otro sitio, los parámetros generales de infección fueron mayores a los nuestros en una plantación de pinos en Dichato en la parte sur de Chile (P general de 67.4% y AM de 2.7, Bazán-León y cols. 2013). Debe mencionarse que esta área plantada con pinos está rodeada del chaparral chileno y por tanto los PIP resultan más similares a los de regiones más áridas (Friggens y Beier 2010). También, en los alrededores del Popocatepetl la AM mostró valores mayores a los nuestros (AM general de 4 [rango 1.2 – 6.6], Barrera 1968), considerando incluso que la vegetación es muy similar al PNLM. En contraste, los parámetros de infección de la Cuenca Oriental de México y del Cerro Potosí (intervalos de P 70% a 100% y AM de 0.27 a 13.5, Tipton y Mendez 1968, Acosta y Fernández, 2015) se alejan de los nuestros. Aquí consideramos que el hábitat de Cerro Potosí es consistente con un bioma de desierto porque sus alrededores están compuestos de vegetación xérica. Al respecto, se sabe que los PIP más altos se encuentran en biomas de desiertos, esto debido a que menos hospederos-hábitats se encuentran disponibles para las pulgas (Friggens y Beier 2010).

Las especies de hospederos con PIP altos no necesariamente son parasitados por una riqueza alta de sifonápteros. En el presente estudio, *M. mexicanus*, *Sorex* sp. y *N. mexicana* mostraron PIP altos pero una riqueza baja de especies de sifonápteros. Elevadas P y AM para *N. mexicana* y *Sorex* sp. recayeron en sus especies de pulgas monoxenas (*O. neotomae* y *C. curvata lira* respectivamente). Usualmente, ambos sifonápteros muestran abundancias bajas en sus ensambles (*C. curvata lira*, Laakkonen y cols. 2002; *O. neotomae*, Haas y cols. 2004). Por el contrario *M. mexicanus* mostró una P alta similar a los hallazgos de Cerro Potosí (Tipton y Mendez 1968) y en las cercanías del Popocatepetl (Barrera 1968), pero albergó una baja riqueza de sifonápteros. Parece que este roedor muestra patrones altos y consistentes de infección de pulgas en los distintos sitios de estudio (Barrera 1968, Tipton y Mendez 1968). Los resultados de *M. mexicanus* concuerdan con los encontrados en otras especies de topillos, tal como *M. californicus*, donde la baja riqueza de pulgas contrasta con valores altos de P y AM (Davis y cols. 2002). Aún así, en el presente trabajo observamos hospederos tanto con PIP altos como riqueza alta de sifonápteros, tales como *P. melanotis*, *P. difficilis*, *P. maniculatus* y *P. gratus*. Los

individuos de *P. difficilis* y *P. maniculatus* también tuvieron los PIP más altos en la Cuenca Oriental y en Cerro Potosí (Acosta y Fernández 2015, Tipton y Mendez 1968), mientras que *P. melanotis* tuvo la AM más alta en las cercanías del Popocatepetl, mayor incluso que *P. difficilis* y *N. alstoni* (Barrera 1968). Por consiguiente, estos resultados muestran que las distintas especies de hospederos contribuyen de diferente manera a la prevalencia y abundancia media de sifonápteros. Esto parece ser una característica ligada a la identidad de cada hospedero y se puede observar en las diferentes comunidades que conforman.

Microtus mexicanus y *P. melanotis* tuvieron la P y AM más altas que el resto de hospederos. Al respecto, algunas propuestas han considerado tomar en cuenta los diferentes factores que podrían explicar la agregación intraespecífica de pulgas sobre los hospederos; entre ellas están la masa corporal y la complejidad de la madriguera (Krasnov y cols. 2006a). La abundancia de pulgas depende de la estructura de la madriguera del hospedero y de sus características corporales ya que generalmente las etapas larvarias de las pulgas se desarrollan en el primer ambiente y las adultas en el segundo (Krasnov 2008). Tanto *M. mexicanus* como *P. melanotis* son de tamaño medio comparados con el resto de hospederos micromamíferos. Debido a esto, la influencia de este factor podría ser de menor importancia sobre los PIP en este trabajo. Por un lado, se conoce que *M. mexicanus* mantiene robustos hábitos sociales y que construye complejas galerías subterráneas (Camacho 1940), lo que sugiere una tasa alta de contacto entre individuos y una mayor disponibilidad de sitios de crianza para pulgas en la madriguera, factores que podrían incrementar los PIP. Por otro lado, *P. melanotis* construye madrigueras simples de un túnel con una entrada vertical (Hall y Dalquest 1963), lo que sugiere que la complejidad de la madriguera podría no ser relevante en los PIP de este hospedero. Una explicación alterna podría considerar la alta abundancia relativa de *P. melanotis* en este trabajo, de tal forma que una tasa alta de contacto entre individuos podría incrementar la transmisión de pulgas en una forma dependiente de la densidad, tal como ocurre en topillos, ratas domésticas y otros micromamíferos (Haukisalmi y Henttonen 1990, Stanko y cols. 2002, Abu-Madi y cols. 2005, Young y cols. 2015). La P relativamente alta en *P. difficilis* en el PNLM concuerda con trabajos previos en Cerro Potosí y la Cuenca Oriental (Tipton y Mendez 1968, Acosta y Fernández 2015) y podría relacionarse con la alta densidad de esta especie en algunos sitios del PNLM. Con todo, los PIP altos como consecuencia de la densidad de hospederos no explica los bajos PIP para el ratón endémico *N.*

alstoni, el ratón más grande y abundante en el PNLM. Al respecto se ha observado que en esta especie ambos padres proveen conducta de acicalamiento hacia las crías (Luis y cols. 2000). Podría ser que tal conducta persista en la adultez y como consecuencia, reduzca la infección parasitaria. Otros estudios acerca de la respuesta inmune hacia las pulgas en *N. alstoni* y otras especies de hospederos podrían aportar información al respecto.

Alternativamente, las características de los sifonápteros también podrían ofrecer una explicación sobre la abundancia de pulgas en cada hospedero porque la fecundidad de las pulgas depende de la especie de hospedero explotada (Krasnov 2008). En el presente trabajo hallamos dos especies de sifonápteros que mostraron una asociación particular con sus hospederos. Estas especies fueron *C. tecpin* sobre *M. mexicanus* y *P. sibynus* sobre *P. melanotis* con mayores PIP sobre ellos comparados al resto de hospederos. Así, esto podría explicar porqué estas pulgas contribuyen con alrededor del 80% y 48% a los PIP generales de *M. mexicanus* y *P. melanotis* respectivamente. Este resultado apoya la noción que la identidad de la especie de pulgas también influye en los PIP. De hecho, se sabe que el 46% de la variación en las muestras de 48 regiones diferentes es explicada por la especie de sifonáptero (Krasnov y cols. 2006b).

En suma, este trabajo muestra que la identidad de la especie de hospedero está asociada con los PIP. Diferentes especies de hospederos podrían ser clave para algunas especies de sifonápteros en particular, así que la presencia de hospederos y sus respectivas especies de pulgas contribuyen a enriquecer y modificar la estructura de comunidad en bosques templados. Este es el caso de *P. melanotis*, *P. difficilis* y *M. mexicanus*, donde los dos primeros mostraron riqueza y abundancia de sifonápteros sobresalientes, mientras que el último influyó positivamente sobre los PIP con una baja riqueza de sifonápteros. Posiblemente estas tres especies de hospederos podrían ser clave en los PIP en el PNLM. Esta hipótesis debe ser probada con análisis de redes de interacción para determinar la centralidad de estas especies en la red.

Otros factores necesitan abordarse para esclarecer qué determina los PIP, tales como la identidad de la especie de sifonáptero, que tiene una mayor influencia sobre su propia abundancia que la especie de hospedero o el sitio de muestreo (Krasnov y cols. 2006b). También, observamos que algunas especies de sifonápteros mostraron mayor abundancia sobre ciertas especies hospederas, como las pulgas *P. sibynus* sobre *P. melanotis*, *C. tecpin* sobre *M. mexicanus* y *P. paramundus* sobre *N. alstoni*. La mayoría de las asociaciones hospedero-pulga en el presente

trabajo son similares a los hallazgos en las cercanías del Popocatepetl, lo que sugiere un patrón de preferencia o especialización por hospederos en la FVT (Barrera 1968).

Relaciones entre riqueza de hospederos y sifonápteros

La nula relación entre hospederos y sifonápteros en lo concerniente a la riqueza y diversidad apoyan lo reportado previamente para la Región Neártica, donde no se encontró dicha relación (Krasnov y cols. 2007). Nuestros resultados contrastan con otros estudios. Por ejemplo, mediante un meta-análisis en zonas biogeográficas a nivel global (incluida la Neártica) se encontró una relación significativa entre riqueza de hospederos y de sifonápteros (Krasnov y cols. 2004a).

Se considera que las explicaciones sobre la existencia de la relación positiva entre riqueza de parásitos y de hospederos responden, por una parte, al aspecto ecológico. Esto es, la diversidad de los recursos (diferentes especies de hospederos) propicia la diversificación de los explotadores (pulgas) de dichos recursos (Rosenzweig 1992). Se ha propuesto también que el aspecto evolutivo podría propiciar una relación entre la diversidad de hospederos y la de sifonápteros de una forma llamada “de abajo hacia arriba” o “bottom-up”. Este fenómeno se observa cuando la diversidad en los niveles tróficos bajos determina la diversidad en los niveles altos (Krasnov y cols. 2007). Cuando hay mayor diversidad de recursos tróficos bajos se favorece un incremento en la diversidad de consumidores en niveles tróficos altos. El patrón “de abajo hacia arriba” entre la riqueza de hospederos y la riqueza de sifonápteros se encontró en la Región Paleártica pero no en la Región Neártica (Krasnov y cols. 2007). En otro trabajo se halló dicho fenómeno en la Región Paleártica y en la Región Neártica (Krasnov y cols. 2012).

Por su parte, la ausencia de la relación entre riqueza de parásitos y de hospederos podría deberse a que las especies de sifonápteros encontradas en el presente estudio fueron principalmente de la familia Ceratophyllidae. Esta familia de pulcídos es relativamente joven, ya que su historia evolutiva difiere con respecto a la de sus hospederos a diferencia de lo que se ha encontrado en la Región Paleártica. Debido a esto, se ha propuesto la probabilidad de una menor diversificación entre hospederos y sifonápteros en la Región Neártica (Krasnov 2008, Whiting y cols. 2008). Esto podría indicar una menor especificidad en los hospederos de esta última Región. Además, la presencia de las especies de sifonápteros más monoxenas podría asociarse con sitios

con mayor disimilitud ambiental como se ha descrito, dicho análisis no se llevó a cabo en el presente trabajo pero podría considerarse para un estudio posterior (Krasnov y cols. 2010).

Relaciones entre abundancia de hospederos y sifonápteros

La prevalencia y la abundancia media de sifonápteros se relacionaron negativamente con la abundancia de hospederos (aunque en el caso de la prevalencia fue cercano a la significancia; Fig. 4C y D). Si bien estos resultados discrepan de los modelos teóricos que predicen que a mayor abundancia del recurso habrá mayor abundancia del consumidor, es decir, a mayor abundancia o densidad de hospederos habrá mayor abundancia de parásitos (Anderson y May 1978, May y Anderson 1978, Wilson 2001). En cambio, nuestros resultados coinciden con otros estudios, donde no hay dicha relación entre parásitos y hospederos (Stanko y cols. 2002, 2006). En estos trabajos, las relaciones entre densidad de hospederos y sifonápteros fueron negativas o ausentes, por lo que se sugiere que los hospederos podrían imponer un límite a la abundancia de pulgas. Esto es, podría haber cambios denso-dependientes en conductas del hospedero como mayor acicalamiento, territorialidad o menor agregación espacial (Schwan 1986, Sorci y cols. 1997, Stanko y cols. 2002). Asimismo, podría ocurrir que los hospederos activen respuestas inmunes cuando los ectoparásitos exceden un umbral de infección (Stanko y cols. 2006). Hay que considerar que en los últimos cuatro trabajos citados, se incluyeron análisis de una especie particular de pulga sobre una especie de hospedero. De manera que, en el presente estudio se analizó de forma particular a dos especies de sifonápteros que se destacaron por su abundancia sobre dos especies de roedores abundantes a su vez. En el presente trabajo encontramos que las relaciones entre densidad de hospederos y prevalencia o abundancia media fueron diferentes entre las especies involucradas, donde en una hubo una relación positiva (*P. sibynus* sobre *P. melanotis*) mientras que en la otra (*P. aztecus* sobre *R. fulvescens*) fue nula. Dichos resultados sugieren que cada especie de hospedero podría responder de forma diferente a los parásitos y por lo tanto influir sobre la relación entre sus abundancias y los parámetros de infestación de parásitos.

La falta de relación entre la densidad de *R. fulvescens* y *P. aztecus* coincide parcialmente con los hallazgos de los trabajos de Stanko y cols. (2002, 2006). Si bien no es posible establecer que la abundancia de *P. aztecus* sobre *R. fulvescens* alcance un umbral en la infección, de cualquier manera esto sugiere que habría una regulación de la infección por sifonápteros cuando

la densidad de *R. fulvescens* incrementa. En cambio, en el caso de *P. melanotis* y *P. sibynus* la relación positiva encontrada entre sus abundancias coincide con los modelos epidemiológicos para hospederos y parásitos en general (Anderson y May 1978, May y Anderson 1978). Este hallazgo sugiere que cuando *P. melanotis* se encuentra en densidades altas, es posible que no active mecanismos de defensa contra *P. sibynus*, como el acicalamiento o la respuesta inmune. Es difícil determinar en campo si esto podría contribuir a un incremento en la mortalidad de *P. melanotis*. Para probar esta posibilidad podrían llevarse a cabo experimentos consistentes en incrementar el número de pulgas sobre ratones en condiciones de laboratorio. Ahora bien, los hospederos se pueden categorizar como principales o auxiliares. Esta clasificación se basa en la abundancia que alcance la especie de parásito sobre cada especie de hospedero (Krasnov y cols. 2004d, Poulin 2005). Basados en esta concepción elegimos dos especies de hospederos y dos especies de sifonápteros. No obstante, se ha observado que la abundancia y prevalencia de una especie de pulgas podría estar ligada a la abundancia de una especie de hospedero distinta a aquella donde la pulga alcance su mayor abundancia. Por ejemplo, la abundancia y prevalencia de *Amalareaus penicilliger* en Eslovaquia dependió sólo de la abundancia de *Microtus subterraneus*, mientras que alcanzó su mayor abundancia sobre *Clethrionomys glareolus* (Stanko y cols. 2006). También, se ha observado que la variación poblacional de pulgas como *Doratopsylla dasyncnema* está ligada a la dinámica poblacional de dos o tres especies de hospederos al mismo tiempo (Stanko y cols. 2006). De aquí que podría plantearse la búsqueda de las especies de hospederos “clave” o principales para cada especie y en general para las especies de pulgas en el PNLM.

Relaciones entre composiciones de ensambles de hospederos y sifonápteros

Las matrices de similitud de la abundancia de individuos de cada especie de hospedero y sifonáptero por sitio de captura resultaron correlacionadas de acuerdo con la prueba de Mantel (Fig. 8). Esto significa que la conformación de los ensambles de hospederos en los sitios se relacionó directamente con la conformación de ensambles de sifonápteros, aunque es una relación baja. Como comparación, se han encontrado relaciones entre distancias geográficas y distancias genéticas entre hospederos y sifonápteros. Por ejemplo, los [índices de fijación](#) –o distancias

genéticas- entre roedores subterráneos (*Eospalax baileyi*) y la pulga (*Neopsylla paranoma*) se correlacionaron positivamente, aunque de manera muy baja (Lin y cols. 2014).

La baja especificidad observada entre las especies de pulgas y sus hospederos en el PNLM podría explicar la correlación obtenida en este trabajo. Esto es, la mayoría de especies de pulgas podría encontrarse sobre cualquier especie de micromamífero en sus respectivos ensambles. Esta afirmación se sustenta en que las familias de pulgas encontradas (en particular Ceratophyllidae) son típicas de cricétidos sobre los que fueron colectadas (Acosta-Gutiérrez 2014). Se debe considerar que debido a su transmisión horizontal, las pulgas podrían dispersarse entre poblaciones de micromamíferos y encontrarse menor variación genética entre pulgas que entre hospederos como en los trabajos previos (Gómez-Díaz y cols. 2007, Jones y Britten 2010 y Lin y cols. 2014). De cualquier manera aún falta determinar otros factores que podrían explicar las variaciones en las conformaciones de los ensambles de sifonápteros. Entre ellos deberían considerarse variables bióticas como conductas de acicalamiento y mecanismos inmunes de los hospederos contra las pulgas y variable abióticas como la estacionalidad, las características de las madrigueras, el microclima y el tipo de vegetación en los sitios.

Interacciones entre especies de hospederos y sifonápteros

En los análisis de clusters se calculó la similitud entre especies de hospederos de acuerdo con el número de individuos de las especies de sifonápteros que los parasitaron (Fig. 9). De la misma manera la similitud entre especies de sifonápteros se obtuvo de acuerdo con el número de individuos de las especies de hospederos donde fueron encontradas. Para los hospederos observamos que los grupos se conformaron de acuerdo con su filogenia. En un grupo se encontraron cinco especies del género *Peromyscus* junto con *N. alstoni* y en otro las tres especies del género *Reithrodontomys* (Fig. 9). Esto concuerda con la idea de que el “ambiente taxonómico” favorece la transmisión horizontal de pulgas (Krasnov y cols. 2004c). En específico porque las especies de parásitos pueden intercambiarse entre hospederos del mismo género, debido a la similitud de respuestas fisiológicas e inmunológicas de las especies de hospederos (Mouillot y cols. 2006). Esta similitud filogenética de hospederos facilitaría el reparto de las diferentes especies de sifonápteros entre ellos.

Los análisis de redes complejas podrían apoyar en la determinación de las estrategias de especialización entre sifonápteros y hospederos micromamíferos. Además probar el efecto de los factores relacionados a los hospederos tales como sexo, edad, condición reproductiva, conducta social, estado inmunológico individual y los factores relacionados al hábitat del hospedero podría permitir identificar el papel de otros factores relacionados a los hospederos sobre la abundancia de sifonápteros. El hallazgo de un compartimento indica que ambos grupos de organismos se encuentran altamente conectados, lo que corrobora el determinarlos como ensamblajes. El nivel de asimetría de este trabajo fue muy similar a otro análisis con mamíferos y pulgas (Vázquez y cols. 2007). Si bien la mayoría de las redes de interacción muestran asimetría, se ha propuesto que esto podría deberse a la abundancia de algunas especies. Las especies con abundantes individuos podrían influir vigorosamente a sus contrapartes de interacción, mientras que en las especies raras ocurriría a la inversa (Vázquez y cols. 2005, 2007). Nuestros resultados corroboran esta hipótesis al mostrar cómo las especies (de hospederos y sifonápteros) con mayor abundancia de individuos interactúan con las especies raras, mientras que se observan menos interacciones entre especies raras de ambos grupos (Fig. 11). El tipo de asimetría de esta red indica que los hospederos podrían tener mayor influencia sobre los sifonápteros que a la inversa. Esta afirmación se apoya en los índices de generalidad y vulnerabilidad, donde el primero resultó mayor al segundo. Este tipo de relación es común en sistemas tróficos presa-depredador o recurso-consumidor (Canard y cols. 2014). De manera semejante, esto apoya la propuesta de que los procesos de “abajo hacia arriba” (de recursos hacia consumidores) son más fuertes que los procesos de “arriba hacia abajo” (de los consumidores hacia los recursos; Vázquez y cols. 2007). La robustez a la extinción alta es una característica de las redes de interacciones entre parásitos y hospederos. Esto significa que ante la extinción de especies de un nivel de la red, las especies del otro nivel se mantendrán sin cambios mayores. En este aspecto nuestros resultados se asemejan a lo reportado para redes de mamíferos y ectoparásitos y contrastan con otras redes más frágiles como las de plantas-polinizadores o dispersores de semillas (Mello y cols. 2011, Pocock y cols. 2012). Esta red de interacción entre micromamíferos y sifonápteros muestra una resiliencia alta.

Esta red de interacción bipartita fue claramente anidada. El anidamiento se observa porque las pulgas “especialistas” en esta red (*S. tezontli*, *P. dolens*, *A. tancitari*, *S. taluna*) interactuaron con los hospederos con mayor riqueza de pulgas o “generalistas” (*N. alstoni*, *P. melanotis*, *R.*

fulvescens, *P. difficilis*; Figs. 10 y 11). De modo inverso, los hospederos con baja riqueza de pulgas “especialistas” (*R. megalotis*, *N. mexicana*, *R. sumichrasti*, *P. levipes*, *P. leucopus*) interaccionaron con las especies de pulgas más “generalistas” (*P. aztecus*, *J. breviloba*, *P. mundus*, *C. tecpin*; Figs. 10 y 11). Este patrón de anidamiento se ha observado generalmente en redes de interacciones antagonistas (Vázquez y cols. 2005, Graham y cols. 2009). Incluso, se ha observado una correlación positiva entre anidamiento y la riqueza de especies en redes de hospederos y ectoparásitos (Graham y cols. 2009). Esto es, a mayor riqueza de especies habrá un factor de anidamiento mayor. Nuestros resultados corroboran esta correlación, incluso observamos un factor de anidamiento mayor NODF (Almeida-Neto y cols. 2008) que en otras redes de hospederos y ectoparásitos –incluidas pulgas- donde los NODF se encuentran debajo de 57.5 comparado con 68 en este trabajo (Graham y cols. 2009 y sus referencias). La proporción de interacciones realizadas en la red o conectividad fue muy similar respecto a otros trabajos con mamíferos y pulgas (30 a 40% en Mouillot y cols. 2008 y 10% en Canard y cols. 2014). Este nivel de conectividad se observa en otras redes antagonistas como las de helmintos y roedores (16 a 60% en Pilosof y cols. 2015). De acuerdo con la revisión de literatura, las redes de interacción donde se incluyen a los parásitos muestran índices de conectividad más elevados comparados con otras como las redes de interacciones tróficas o mutualistas (Dunne y cols. 2002; Eklöf y cols. 2013, Walker y cols. 2017). Esto concuerda con la propuesta de que los parásitos podrían ser promotores de la estabilidad del ecosistema debido a que sus interacciones incrementan la conectividad y el anidamiento de las redes (Lafferty y cols. 2006).

Conclusiones

Este trabajo muestra la riqueza alta de sifonápteros y micromamíferos en un bosque templado de la Faja Volcánica Transmexicana. Esta riqueza y el tipo de fauna encontrada de ambos grupos son típicas de esta región montañosa del centro de México. El muestreo bimestral por dos años permitió encontrar ocho especies de sifonápteros no registradas para el Parque Nacional La Malinche, y dentro de ellas, cuatro para el estado de Tlaxcala.

a). La identidad de la especie de hospedero influyó sobre los parámetros de infección de sifonápteros. De esta forma, corroboramos que la abundancia parasitaria es una característica de la especie de hospedero. También el género de hospedero influye sobre la proporción de individuos infectados.

b). La riqueza de especies de hospederos y de especies de sifonápteros no se encontraron relacionadas en el bosque templado del PNLM.

c). La relación entre abundancia de hospederos y abundancia de sifonápteros depende de cada relación entre especies particulares de hospedero-parásito.

d). Las composiciones de ensambles de hospederos y sifonápteros se encontraron relacionadas positivamente. Encontramos una red de interacciones bipartita con alta conectividad y robustez a las extinciones, propia de una red antagonista de hospederos-parásitos.

e). De modo general, los resultados descriptivos de caracterización, de clústers, red de interacción y la influencia de la identidad de la especie de hospedero mostraron que las especies de micromamíferos *M. mexicanus*, *P. melanotis* y *P. difficilis* fueron las más influyentes sobre la infección de sifonápteros.

Perspectivas

1. La caracterización de la vegetación y condiciones ambientales de los sitios de captura. Esto permitiría relacionar algunas de sus propiedades con la presencia y abundancia de especies de hospederos y sifonápteros. El análisis de estas variables, junto con la identidad de las especies de hospederos, ayudaría a determinar qué variables determinan la riqueza y abundancia de sifonápteros y por ende la composición de sus ensambles.
2. El uso de otros análisis como la determinación del nivel de agregación y el promedio de apiñamiento de las asociaciones de sifonápteros-hospederos más destacadas. Esto

proveerá información sobre los mecanismos de regulación de la infección de sifonápteros por parte de las especies de hospederos.

3. La extensión de la colecta de sifonápteros sobre otros grupos de mamíferos del PNLM. Esto permitiría determinar niveles de especificidad, distribución y dispersión de sifonápteros entre grupos de mamíferos.
4. El análisis de las relaciones entre prevalencia y abundancia media de las especies de sifonápteros de mayor relevancia y la densidad de sus especies de hospederos. Esto permitirá determinar especies de hospederos principales o clave sobre la dinámica poblacional de estas especies de sifonápteros.
5. La extensión del análisis de redes de interacción para identificar la centralidad en la red micromamíferos-sifonápteros. Esto apoyará en la determinación de las especies clave en la infección parasitaria en ambos grupos de organismos.
6. La búsqueda y monitoreo de enfermedades zoonóticas en pulgas y micromamíferos. Esta propuesta constituiría una línea de interés para la salud pública debido al elevado contacto entre fauna silvestre, doméstica y seres humanos en esta zona.

Referencias

- Abu-Madi MA, Behnke JM, Mikhail M, Lewis JW y Al-Kaabi ML. 2005. Parasite populations in the brown rat *Rattus norvegicus* from Doha, Qatar between years : the effect of host age, sex and density. *Journal of Helminthology*, 79: 105–111.
- Acosta-Gutiérrez 2014. Biodiversidad de Siphonaptera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 345-352.
- Acosta R. 2003. New records of rodent fleas from Queretaro, Mexico (Siphonaptera). *Zootaxa*, 369: 1–15.
- Acosta R. 2010. Five new mexican species of the flea genus *Strepsylla* Traub, 1950 (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Neopsyllinae: Phalacrocyllini) with a phylogenetic analysis. *Journal of Parasitology*, 96: 285–298.
- Acosta R. 2011. Distributional data and taxonomic notes on the flea *Strepsylla* (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Neopsyllinae: Phalacrocyllini). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 8: 1154–1162.
- Acosta R y Fernández J. 2005. Pulgas Insecta: Siphonaptera Fauna de pulgas asociada a mamíferos. En: Biodiversidad del Parque Nacional Malinche. Sánchez, Windfield, y Fernández (Eds.) Editorial independiente, 157-174.
- Acosta R y Fernández JA. 2007. Fauna de pulgas y sus huéspedes. En Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. I. Luna, J. Morrone & D. Espinosa (Eds.) UNAM, México, D.F. (pp. 357–370).
- Acosta R, Fernández JA, Llorente J y Jiménez MC. 2008. Catálogo de pulgas (Insecta: Siphonaptera). Catálogo 1 Vol. 2. Serie Catálogos del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera. Las Prensas de Ciencias, México D.F.
- Acosta R y Fernández JA. 2015. Flea diversity and prevalence on arid-adapted rodents in the Oriental Basin, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86: 981–988.
- Acosta R y Morrone J. 2003. Clave ilustrada para la identificación de los taxones supraespecíficos de Siphonaptera de México. *Acta Zoológica Mexicana*, Nueva Serie 89: 39–53.
- Almeida-Neto M, Guimarães PRJ, Loyola RD y Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117: 1227–1239.

- Álvarez-Castañeda ST, Álvarez T y González-Ruiz N. 2015. Keys for identifying Mexican Mammals in the field and in the laboratory. México. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Anderson RM y May RM. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology*, 47: 219-247.
- Arneberg P, Skorping A, Read AF y Read F. 1997. Is population density a species character? Comparative analyses of the nematode of mammals parasites *Oikos*, 80: 289–300.
- Arneberg P, Skorping A, Grenfell B y Read AF. 1998. Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265: 1283–1289.
- Ayala-Barajas R, Morales JC, Wilson N, Llorente JE y Ponce HE. 1988. Catálogo de las pulgas (Insecta: Siphonaptera) en el Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 1: Colección Alfredo Barrera. Serie de Catálogos del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Catálogo 1.
- Barrera A. 1954. Notas sobre sifonápteros. Nuevas localidades de especies conocidas y nuevas para México y diagnosis de *Pleochaetis apollinaris aztecus* subsp. Nov. *Ciencia*, 14: 137-139.
- Barrera A. 1955. Una nueva especie de sifonáptero mexicano: *Pleochaetis ponsi* nov. sp. (Ceratophyllidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 1: 1-7.
- Barrera A. 1968. Distribución cliserial de los Siphonaptera del volcán Popocatepetl, su interpretación biogeográfica. Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoológica 39: 35–100.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67: 1-48.
- Bautista-Hernández CE, Monks S y Pulido-Flores G. 2013. Los parásitos y el estudio de su biodiversidad: un enfoque sobre los estimadores de la riqueza de especies. *Estudios Científicos en el estado de Hidalgo y Zonas Aledañas*, 2: 13–17.
- Bazán-León EA, Lareschi M, Sánchez J, Soto-Nilo G, Lazzoni I, Venegas CI, Poblete Y y Vásquez RA. 2013. Fleas associated with non-flying small mammal communities from

- northern and central Chile: With new host and locality records. *Medical and Veterinary Entomology*, 27: 450–459.
- Bertherat E. 2016. Weekly epidemiological record. Plague around the world 2010-2015. World Health Organization 91: 89-104.
- Bitam I, Dittmar K, Parola P, Whiting MF y Raoult D. 2010. Fleas and flea-borne diseases. *International Journal of Infectious Diseases*, 14: e667–e676.
- Bossard RL. 2006. Mammal and flea relationships in the great basin desert: from H. J. Egoscue's collections. *Journal of Parasitology*, 92: 260-266.
- Brinkerhoff JR, Ray C, Thiagarajan B, Collinge SK, Cully JF, Holmes B y Gage KL. 2008. Prairie dog presence affects occurrence patterns of disease vectors on small mammals. *Ecography*, 31: 654–662.
- Brown JH y Heske EJ. 1990. Temporal changes in a Chihuahuan desert rodent community. *Oikos*, 59: 290–302.
- Bursten SN, Kimsey RB y Owings DH. 1997. Ranging of male *Oropsylla montana* fleas via male California ground squirrel (*Spermophilus beecheyi*) juveniles. *The Journal of Parasitology*, 83: 804-809.
- Bush A, Lafferty K, Lotz J y Shostak A. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis y cols. revisited. *Journal of Parasitology*, 83: 575–583.
- Calisher CH, Mills JN, Sweeney WP, Root JJ, Reeder SA, Jentes ES, Wagoner K y Beaty BJ. 2005. Population Dynamics of a Diverse Rodent Assemblage in Mixed Grass-Shrub Habitat, Southeastern Colorado, 1995–2000. *Journal of Wildlife Diseases*, 41: 12–28.
- Camacho V. 1940. Los meteoritos del Valle de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 1: 109-118.
- Campos EG, Maupin GO, Barnes AM y Eads RB. 1985. Seasonal occurrence of fleas (Siphonaptera) on rodents in a foothills habitat in Larimer County, Colorado, USA. *Journal of Medical Entomology*, 22: 266-270.
- Canard EF, Mouquet N, Mouillot D, Stanko M, Miklisova D y Gravel D. 2014. Empirical Evaluation of Neutral Interactions in Host-Parasite Networks. *The American Naturalist*, 183: 468–479.

- de Carvalho RW, Serra-Freire NM, Linardi PM, de Almeida AB y da Costa, JN. 2001. Small rodents fleas from the bubonic plague focus located in the Serra dos Orgãos Mountain Range, State of Rio de Janeiro, Brazil. *Memorias Do Instituto Oswaldo Cruz*, 96: 603–609.
- Castro-Campillo A, Salame-Méndez A, Vergara-Huerta J, Castillo A y Ramírez-Pulido J. 2008. Fluctuaciones de micromamíferos terrestres en bosques templados aledaños a la Ciudad de México. En: Avances en el estudio de los mamíferos de México II. Lorenzo C, Espinoza E y Ortega J (eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. San Cristóbal de las Casas, Chiapas. pp.691 Libro
- Ceballos G y Oliva G. 2005. Los mamíferos silvestres de México (Ceballos G. y Oliva G. coord.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. Pp. 986. Hong Kong Toppan Printing Co. 2005.
- Chávez JC. 2005. *Neotomodon alstoni* (Merriam, 1898). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G y Oliva G (eds.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. Hong Kong Toppan Printing Co. pp. 986 Libro
- Chávez JC y Ceballos G. 2005. *Peromyscus difficilis* (J.A. Allen, 1891). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G y Oliva G (eds.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. Hong Kong Toppan Printing Co. pp. 986 Libro
- Clarke KR, Gorley RN. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Colwell RK. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.1.0. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Combes C. 1996. Parasites, biodiversity and ecosystem stability. *Biodiversity and Conservation*, 5: 953-962.
- Cooke BD. 1983. Changes in the age-structure and size of populations of wild rabbits in South Australia, following the introduction of european rabbit fleas, *Spilopsyllus cuniculi* (Dale), as vectors of myxomatosis. *Wildlife Research*, 10: 105–120.
- Cornely JE y Baker RJ. 1986. *Neotoma mexicana*. *Mammalian Species*, 262: 1-7.
- Crawley MJ. 2007. The R book. West Sussex, UK: John Wiley & Sons Ltd.

- Davis WB y Follansbee LA. 1945. The Mexican Volcano Mouse, *Neotomodon*. *Journal of Mammalogy*, 26: 401-411.
- Davis RM, Smith RT, Madon MB y Sitko-Cleugh E. 2002. Flea, rodent, and plague ecology at Chuchupate Campground, Ventura County, California. *Journal of Vector Ecology: Journal of the Society for Vector Ecology*, 27: 107–127.
- Dormann CF, Gruber B y Fruend J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news*, 8: 8-11.
- Dowler RC y Genoways HH. 1978. *Liomys irroratus*. *Mammalian Species*, 82: 1-6.
- Dunne JA, Williams RJ y Martinez ND. 2002. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99: 12917–12922.
- Eads RB y Campos EG. 1983. Deer mouse, *Peromyscus maniculatus*, and associated rodent fleas (Siphonaptera) in the arctic-alpine life zone of Rocky Mountain National Park, Colorado. *Great Basin Naturalist*, 43: 168–174.
- Eads DA y Hoogland JL. 2017. Precipitation, climate change, and parasitism of Prairie dogs by fleas that transmit Plague. *Journal of Parasitology*, 103: 309-319.
- Eklöf A, Jacob U, Kopp J, Bosch J, Castro-Urgal R, Chacoff NP, Dalsgaard B, de Sassi C, Galetti M, Guimarães PR, Lomáscolo SB, Martín González, AM, Pizo MA, Rader R, Rodrigo A, Tylianakis JM, Vázquez DP y Allesina S. 2013. The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters*, 16: 577–583.
- Ernest M, Brown JH y Parmenter RR. 2000. Rodents, plants, and precipitation: spatial and temporal dynamics of consumers and resources. *Oikos*, 88: 470-482.
- Escalante T, Rodríguez-Tapia G y Morrone JJ. 2004. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 327–339.
- Escalante T, Rodríguez-Tapia G, Szumik C, Morrone JJ y Rivas M. 2010. Delimitation of the Nearctic region according to mammalian distributional patterns. *Journal of Mammalogy*, 91: 1381–1388.
- Espinosa LA y Chávez C. 2005. *Liomys irroratus* (Gray, 1868). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G y Oliva G (eds.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. Hong Kong Toppan Printing Co. pp. 986

- Fa JE, López-Paniagua J, Romero FJ, Gómez JL y López JC. 1990. Influence of habitat characteristics on small mammals in a Mexican high-altitude grassland. *Journal of Zoology London*, 221: 275–292.
- Fahrig L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34: 487–515.
- Falcón-Ordaz J, Acosta R, Fernández JA y Lira-Guerrero G. 2012. Helmintos y sifonápteros parásitos de cinco especies de roedores en localidades de la Cuenca Oriental, en el centro de México. *Acta Zoológica Mexicana*, Nueva Serie 28: 287–304.
- Fernández JA, García-Campusano F y Hafner MS. 2010. *Peromyscus difficilis* (Rodentia: Cricetidae). *Mammalian Species*, 42: 220–229.
- Fournier DA, Skaug HJ, Ancheta J, Ianelli J, Magnusson A, Maunder M, Nielsen A y Sibert J. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optimization Methods and Software*, 27: 233–249.
- Friggens MM y Beier P. 2010. Anthropogenic disturbance and the risk of flea-borne disease transmission. *Oecologia*, 164: 809–820.
- French TW. 1982. Ectoparasites of the southeastern shrew *Sorex longirostris* and the masked shrew *S. cinereus* in Vigo County, Indiana USA. *Journal of Medical Entomology*, 19: 628–630.
- Golvan YJ et Rioux JA. 1963. La peste, facteur de regulation des populations de merions au Kurdistan iranien. *La Terre et la Vie*, 1: 3–34.
- Gómez-Díaz E, González-Solís J, Peinado MA y Page RDM. 2007. Lack of host-dependent genetic structure in ectoparasites of *Calonectris* shearwaters. *Molecular Ecology*, 16: 5204–5215.
- Graham SP, Hassan HK, Burkett-Cadena ND, Guyer C y Unnasch TR. 2009. Nestedness of ectoparasite-vertebrate host networks. *PLoS ONE*, 4: 1–8.
- Haas GE, Martin RP, Swickard M y Miller BE. 1973. Siphonaptera-Mammal Relationships in Northcentral New Mexico. *Journal of Medical Entomology*, 10: 281–289.
- Haas GE, Wilson N y Mcallister CT. 2004. Fleas (Siphonaptera: Ceratophyllidae, Ctenophthalmidae) from rodents in five southwestern states. *Western North American Naturalist*, 64, 514–517.

- Hall ER. 1981. The Mammals of North America. Vol. II. Caldwell, New Jersey. John Wiley & Sons, Inc.
- Hall ER y Dalquest W. 1963. Mammals of Veracruz, *University of Kansas Publications Museum of Natural History*, 14: 165–362
- Hastriter MW. 2004. Revision of the genus *Jellisonia* Traub 1944 (Siphonaptera: Ceratophyllidae). *Annals of the Carnegie Museum*. Brigham Young University
- Haukisalmi V y Henttonen H. 1990. The impact of climatic factors and host density on the long-term population dynamics of vole helminths. *Oecologia*, 83: 309-315.
- Hawlana H, Abramsky Z y Krasnov BR. 2006. Ectoparasites and age-dependent survival in a desert rodent. *Oecologia*, 148: 30–39.
- Heroldová M, Bryja J, Zejda J y Tkadlec E. 2007. Structure and diversity of small mammal communities in agriculture landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 120: 206–210.
- Hopkins GH y Rothschild M. 1962. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas in the British Museum. Volume III Hystrichopsyllidae. The Trustees of the British Museum. University Press, Cambridge 560 pp.
- Hopkins GH y Rothschild M. 1966. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History) IV. Hystrichopsyllidae, Ctenophthalmidae, Dinopsyllinae, Doratopsyllinae and Listropsyllinae. British Museum (N.H.). London
- Hubbard CA. 1943. The fleas of California. *Pacific University Bulletin* 39, 1-12.
- Jones PH y Britten HB. 2010. The absence of concordant population genetic structure in the black-tailed prairie dog and the flea, *Oropsylla hirsuta*, with implications for the spread of *Yersinia pestis*. *Molecular Ecology*, 19: 2038-2049.
- Khokhlova IS, Serobyán V, Degen A y Krasnov BR. 2011. Discrimination of host sex by a haematophagous ectoparasite. *Animal Behaviour*, 81: 275-281.
- Kollars TM, Durden LA y Oliver JH. 1997. Fleas and lice parasitizing mammals in Missouri. *Journal of Vector Ecology*, 22: 125–132.

- Krasnov BR. 2008. Functional and Evolutionary Ecology of Fleas: a Model for ecological Parasitology (ed Krasnov, BR). Cambridge University Press. Pp 593.
- Krasnov BR, Khokhlova IS, Fielden LJ y Burdelova NV. 2001. Effect of air temperature and humidity on the survival of pre-imaginal stages of two flea species (Siphonaptera: Pulicidae). *Journal of Medical Entomology*, 38: 629–637.
- Krasnov B, Khokhlova IS y Shenbrot GI. 2002. The effect of host density on ectoparasite distribution: an example of a rodent parasitized by fleas. *Ecology*, 83: 164–175.
- Krasnov BR, Shenbrot GI, Khokhlova IS y Degen A. 2004a. Relationship between host diversity and parasite diversity: flea assemblages on small mammals. *Journal of Biogeography*, 31: 1857–1866.
- Krasnov BR, Poulin R, Shenbrot GI, Mouillot D y Khokhlova IS. 2004b. Ectoparasitic “Jacks-of-all-trades”: relationship between abundance and host specificity in fleas (Siphonaptera) parasitic on small mammals. *The American Naturalist*, 164: 506–516.
- Krasnov BR, Shenbrot GI, Khokhlova IS y Degen A. 2004c. Flea species richness and parameters of host body, host geography and host “milieu.” *Journal of Animal Ecology*, 73: 1121–1128.
- Krasnov BR, Shenbrot GI, Khokhlova IS y Poulin R. 2004d. Relationships between parasite abundance and the taxonomic distance among a parasite’s host species: an example with fleas parasitic on small mammals. *International Journal for Parasitology*, 34: 1289–1297.
- Krasnov BR, Shenbrot GI, Mouillot D, Khokhlova IS y Poulin R. 2005a. Spatial variation in species diversity and composition of flea assemblages in small mammalian hosts: Geographical distance or faunal similarity? *Journal of Biogeography*, 32: 633–644.
- Krasnov BR, Mouillot D, Shenbrot GI, Khokhlova IS y Poulin R. 2005b. Abundance patterns and coexistence processes in communities of fleas parasitic on small mammals. *Ecography*, 28: 453–464.
- Krasnov BR, Stanko M, Khokhlova IS, Mošanský L, Shenbrot GI, Hawlena H y Morand S. 2006a. Aggregation and species coexistence in fleas parasitic on small mammals. *Ecography*, 29: 159–168.
- Krasnov BR, Shenbrot GI, Khokhlova IS y Poulin R. 2006b. Is abundance a species attribute? An example with haematophagous ectoparasites. *Oecologia*, 150: 132–140.

- Krasnov BR, Shenbrot GI, Khokhlova IS y Poulin R. 2007. Geographical variation in the “bottom-up” control of diversity: Fleas and their small mammalian hosts. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 179–186.
- Krasnov BR, Mouillot D, Shenbrot GI, Khokhlova IS, Vinarski MV, Korallo-Vinarskaya NP y Poulin R. 2010. Similarity in ectoparasite faunas of Palaearctic rodents as a function of host phylogenetic, geographic, or environmental distances: which matters the most? *International Journal for Parasitology*, 40: 807–817.
- Krasnov BR, Mouillot D, Khokhlova IS, Shenbrot GI y Poulin R. 2012. Compositional and phylogenetic dissimilarity of host communities drives dissimilarity of ectoparasite assemblages: Geographical variation and scale-dependence. *Parasitology*, 139: 338–347.
- Kuris AM, Hechinger RF, Shaw JC, Whitney KL, Aguirre-Macedo L, Boch CA, Dobson AP, Dunham EJ, Fredensborg BL, Huspeni TC, Lorda J, Mababa L, Mancini FT, Mora AB, Pickering M, Talhouk NL, Torchin ME y Lafferty KD. 2008. Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature*, 454: 515–518.
- Laakkonen J, Henttonen H, Hastriter MW, Niemimaa J y Jarell GH. 2002. Hemoparasites and fleas of shrews and rodents from Alaska. *Acta Parasitologica*, 47: 255-257.
- Lafferty KD, Dobson AP y Kuris AM. 2006. Parasites dominate food web links. *PNAS*, 103: 11211–11216.
- Lehman T. 1992. Ectoparasite impacts on *Gerbillus andersoni allenbyi* under natural conditions. *Parasitology*, 104: 479-488.
- Lin G, Zhao F, Chen H, Deng X, Su J y Zhang T. 2014. Comparative phylogeography of the plateau zokor (*Eospalax baileyi*) and its host-associated flea (*Neopsylla paranoma*) in the Qinghai-Tibet Plateau. *BMC Evolutionary Biology*, 14: 1–9.
- Linardi PM y Krasnov BR. 2013. Patterns of diversity and abundance of fleas and mites in the Neotropics: Host-related, parasite-related and environment-related factors. *Medical and Veterinary Entomology*, 27: 49–58.
- López-Domínguez JC y Acosta R. 2005. Descripción del Parque Nacional Malinche. En Sánchez C, Windfield J.C. y Fernández J.A. (eds) Biodiversidad del Parque Nacional Malinche, Editorial independiente, 101-137.

- Luis J, Carmona A, Delgado J, Cervantes FA y Cárdenas R. 2000. Parental behavior of the volcano mouse, *Neotomodon alstoni* (Rodentia: Muridae), in captivity. *Journal of Mammalogy*, 81: 600-605.
- Maher SP y Timm RM. 2014. Patterns of host and flea communities along an elevational gradient in Colorado. *Canadian Journal of Zoology*, 442: 1–36.
- Marcogliese DJ. 2004. Parasites: Small Players with Crucial Roles in the Ecological Theater. *EcoHealth*, 1: 151–164.
- Martínez-Coronel M, Ramírez-Pulido J y Álvarez T. 1991. Variación intrapoblacional e interpoblacional de *Peromyscus melanotis* (Rodentia: Muridae) en el eje volcánico transversal, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 47: 1–51.
- May RM y Anderson RM. 1978. Regulation and stability of host–parasite population interactions. II. Destabilizing processes. *Journal of Animal Ecology*, 47: 455–461.
- Medvedev SG. 1997. Host-parasite relations of fleas (Siphonaptera): II. *Entomological Review*, 7: 511-521.
- Medvedev SG. 2006. Classification of flea families (Siphonaptera): I. Family Hystrichopsyllidae (First Part). *Entomological Review*, 86: 460-477.
- Mello MAR, Marquitti FMD, Guimarães PR, Kalko EKV, Jordano P y de Aguiar MAM. 2011. The missing part of seed dispersal networks: Structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS ONE*, 6: e17395.
- van der Mescht L y Matthee S. 2017. Host range and distribution of small mammal fleas in South Africa, with a focus on species of medical and veterinary importance. *Medical and Veterinary Entomology*, 31: 402–413.
- van der Mescht L, Warburton EM, Khokhlova IS, Stanko M, Vinarski MV, Korralo-Vinarskaya NP y Krasnov BR. 2018. Biogeography of parasite abundance: latitudinal gradient and distance decay of similarity in the abundance of fleas and mites, parasitic on small mammals in the Palearctic, at three spatial scales. *International Journal for Parasitology*, 48: 857-866.
- McCay TS, Laerm J, Menzel MA y Ford WM. 1998. Methods used to survey shrews (Insectivora: Soricidae) and the importance of forest-floor structure. *Brimleyana*, 25: 110–119.
- McCay TS y Storm GL. 1997. Masked shrew (*Sorex cinereus*) abundance, diet and prey selection in an irrigated forest. *American Midland Naturalist*, 138: 268–275.

- Morales JC y Llorente J. 1986. Estado actual del conocimiento de los Siphonaptera de México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoológica* 2: 497–554.
- Morand S, Goüy de Bellocq J, Stanko M y Miklisová D. 2004. Is sex-biased ectoparasitism related to sexual size dimorphism in small mammals of Central Europe? *Parasitology*, 129: 505-510.
- Morrone JJ, Acosta R y Gutiérrez A. 2000. Cladistics, biogeography, and host relationships of the flea subgenus *Ctenophthalmus* (*Alloctenus*), with the description of a new Mexican species (Siphonaptera: Ctenophthalmidae). *Journal of New York Entomological Society*, 108: 1-12.
- Morrone JJ y Gutiérrez A. 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican Transition Zone? *Journal of Biogeography*, 32: 1315–1325.
- Mouillot D, Krasnov BR, Shenbrot GI, Gaston KJ y Poulin R. 2006. Conservatism of host specificity in parasites. *Ecography*, 29:596–602.
- Mouillot D, Krasnov BR, Shenbrot GI y Poulin R. 2008. Connectance and parasite diet breadth in flea-mammal webs. *Ecography*, 31: 16–20.
- Murray KF. 1957. An ecological appraisal of host-ectoparasite relationships in a zone of epizootic plague in central California. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 6: 1068–1086.
- Neuhaus P. 2003. Parasite removal and its impact on litter size and body condition in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Proceedings of The Royal Society of London*, 270: S213–S215.
- Ostfeld RS y Keesing F. 2000. The function of biodiversity in the ecology of vector-borne zoonotic diseases. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 2061–2078.
- Ostfeld RS, Keesing F y LoGiudice K. 2006. Community ecology meets epidemiology: the case of Lyme disease. En: *Disease Ecology: Community Structure and Pathogen Dynamics* (eds Collinge, S. & Ray, C.). Oxford University Press, Oxford.
- Perry RD y Fetherston JD. 1997. *Yersinia pestis*-etiologic agent of plague. *Clinical microbiology reviews*, 10: 35–66.
- Pilosof S, Morand S, Krasnov BR y Nunn CL. 2015. Potential parasite transmission in multi-host networks based on parasite sharing. *PLoS ONE*, 10: 1–19.

- Pocock MJO, Evans DM y Memmott J. 2012. The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 335: 973–977.
- Poulin, R. 2005. Relative infection levels and taxonomic distances among the host species used by a parasite: insights into parasite specialization. *Parasitology*, 130: 109–115.
- Pucu E, Lareschi M y Gardner SL. 2014. Bolivian ectoparasites: A survey of the fleas of *Ctenomys* (Rodentia: Ctenomyidae). *Comparative Parasitology*, 81: 114–118.
- R Development Core Team 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Pulido J, Quijano P, Aguilera U y Castro-Campillo A. 2005b. *Reithrodontomys sumichrasti* (Saussure, 1861). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G y Oliva G (eds.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. Hong Kong Toppan Printing Co. pp. 986 [Libro](#)
- Ramírez-Pulido J, Sánchez A, Aguilera U y Castro-Campillo A. 2005a. *Peromyscus maniculatus* (Wagner, 1845). En: Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G y Oliva G (eds.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. Hong Kong Toppan Printing Co. pp. 986 [Libro](#)
- Ribble DO y Stanley S. 1998. Home Ranges and Social Organization of Syntopic *Peromyscus boylii* and *P. truei*. *Journal of Mammalogy*, 79: 932-941.
- Richner H, Oppliger A y Christe P. 1993. Effect of an ectoparasite on reproduction in great tits. *Journal of Animal Ecology*, 62: 703–710.
- Rodríguez-Martínez L, Vázquez J, Aguilar F y Morales M. 2015. Diversidad de Mamíferos del Estado de Tlaxcala. En: Contribución al conocimiento de la Biodiversidad en Tlaxcala. Lara, C., Serrano-Meneses, M. Rodríguez M, L. y Vázquez, J. (eds.). pp. 69-144. Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Rojas-Martínez A, Aguilar-López M, Sánchez-Hernández C y Noguera-Cobos O. 2012. Uso del espacio y dinámica poblacional del ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni*) en el Cerro del Ajusco, Distrito Federal, México. En: Estudios sobre la biología de roedores silvestres mexicanos. Cervantes F. y Ballesteros-Barrera C. (eds.) Creativa Impresores S.A. de C.V. Ciudad de México. pp. 211 [Libro](#)

- Rosenzweig ML. 1992. Species diversity gradients: We know more and less than we thought. *Journal of Mammalogy*, 73: 715–730.
- Ruiz-Soberanes JA y Gómez-Álvarez G. 2010. Estudio mastofaunístico del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala, México. *Therya*, 1: 97–110.
- Rychlik L. 2000. Habitat preferences of four sympatric species of shrews. *Acta Theriologica*, 45: 173-190.
- Sanchez J y Lareschi M. 2018. Diversity, distribution and parasitism rates of fleas (Insecta: Siphonaptera) on sigmodontine rodents (Cricetidae) from Argentinian Patagonia. *Bulletin of Entomological Research*, (April): 1–12.
- Sánchez-Cordero V y Canela-Rojo M. 1991. Estudio poblacional de roedores en un bosque de pino del Eje Neovolcánico Transversal Mexicano. *Anales Del Instituto de Biología. Serie Zoología*, 62, 319–340.
- Sánchez-Cordero V, Peterson AT, Martínez-Meyer E y Flores R. 2005. Distribución de roedores reservorios del virus causante del síndrome pulmonar por hantavirus y regiones de posible riesgo en México. *Acta Zoológica Mexicana*, 21: 79-91.
- Schwan TG. 1986. Seasonal abundance of fleas (Siphonaptera) on grassland rodents in Lake Nakuru National Park, Kenya, and potential for plague transmission. *Bulletin of Entomological Research*, 76: 633–648.
- Sikes RS and the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2016. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy*, 97: 663–688.
- Singh JP y Bouguila N. 2017. Proportional data clustering using K-means algorithm: A comparison of different distances. *Proceedings of the IEEE International Conference on Industrial Technology*, 1048–1052.
- Skaug H, Fournier D, Bolker B, Magnusson A y Nielsen A. 2014. Generalized Linear Mixed Models using AD Model Builder. R package version 0.8.0.
- Smit FGAM. 1957. Handbook for the identification of British insects (Siphonaptera), Vol. 1, Part 16. Royal Entomological Society of London, London, U.K., 94 p.
- Smit FGAM. 1958. Siphonaptera from El Salvador. *Senckenbergiana biologica*, 39: 201-208.

- Sorci G, Defraipont M y Clobert J. 1997. Host density and ectoparasite avoidance in the common lizard (*Lacerta vivipara*). *Oecologia*, 11: 183–188.
- Stanko M, Miklisová D, Goüy de Bellocq J y Morand S. 2002. Mammal density and patterns of ectoparasite species richness and abundance. *Oecologia*, 131: 289–295.
- Stanko M, Krasnov BR y Morand S. 2006. Relationship between host abundance and parasite distribution: Inferring regulating mechanisms from census data. *Journal of Animal Ecology*, 75: 575–583.
- Storm JJ y Ritzi CM. 2008. Ectoparasites of small mammals in Western Iowa. *Northeastern Naturalist*, 15: 283–292.
- Talavera LA. 2006. Distribución de los roedores del volcán Malinche, Tlaxcala. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. Pp. 56.
- Telfer S, Bown KJ, Sekules R, Begon M, Hayden T y Birtles R. 2005. Disruption of a host-parasite system following the introduction of an exotic host species. *Parasitology*, 130: 661–668.
- Tipton VJ y Mendez E. 1961. New species of fleas (Siphonaptera) from Panama. *Annals of Entomological Society of America*, 54: 255-273.
- Tipton VJ y Mendez E. 1968. New species of fleas (Siphonaptera) from Cerro Potosí, México, with notes on ecology and host parasite relationships. *Pacific Insects*, 10: 177-214.
- Tompkins DM, Dunn AM, Smith MJ y Telfer S. 2011. Wildlife diseases: from individuals to ecosystems. *The Journal of Animal Ecology*, 80: 19–38.
- Traub R. 1950. Siphonaptera from Central America and Mexico. A morphological study of the aedeagus with descriptions of new genera and species. *Fieldiana: Zoology Memoirs*. Schmidt, K., P. and Ross, L., A. (Eds.) Vol. 1, Pp 127. Chicago Natural History Museum.
- Traub R. 1985. Coevolution of fleas and mammals. *In* Coevolution of parasitic arthropods and mammals, Kim, K. C. (ed.). Wiley-Inter-Science, New York. p. 295-437.
- Traub R y Hoff CC. 1951. Records and descriptions of fleas from New Mexico (Siphonaptera). *American Museum Novitates*, 1530: 1-23.
- Traub R, Rothschild M y Haddow J. 1983. The Ceratophyllidae. Robert Traub & Miriam Rothschild. Publ. (British Museum), London.

- Vázquez DP, Melián CJ, Williams NM, Blüthgen N, Krasnov BR y Poulin R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, 116: 1120–1127.
- Vázquez DP, Poulin R, Krasnov BS, Shenbrot GI. 2005. Species abundance and distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology*, 74: 946–955.
- Villers L y López J. 2004. Comportamiento del fuego y evaluación del riesgo por incendios en las áreas forestales de México: un estudio en el volcán La Malinche. En: Incendios forestales en México: Métodos de evaluación. Villers, L., López, J. (Eds.) Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 57-74.
- Walker JG, Plein M, Morgan ER y Vesik PA. 2017. Uncertain links in host-parasite networks: Lessons for parasite transmission in a multi-host system. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372: 20160095.
- Whiting MF, Whiting AS, Hastriter MW y Dittmar K. 2008. Molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera): Origins and host associations. *Cladistics*, 24: 1–31.
- Wilson K, Bjørnstad ON, Dobson AP y cols. 2001. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. En *The Ecology of Wildlife Diseases*, ed. P.J. Hudson, A. Rizzoli, B.T. Grenfell, H. Heesterbeek & A.P. Dobson. Oxford, UK: Oxford University Press, pp. 6-44.
- Windsor DA. 1998. Most of the species on Earth are parasites. *International Journal for Parasitology*, 28: 1939–1941.
- Young HS, Dirzo R, McCauley DJ, Agwanda B, Cattaneo L, Dittmar K, Eckerlin RP, Fleischer RC, Helgen LE, Hintz AA, Montinieri J, Zhao S y Helgen KM. 2015. Drivers of intensity and prevalence of flea parasitism on small mammals in East African savanna ecosystems. *Journal of Parasitology*, 101: 327–335.

Glosario

Anidamiento –*Redes de interacción*– Ocurre cuando las especies especialistas tienden a interactuar con subgrupos propios de especies que interactúan con especies más generalistas (Bascompte y cols. 2003, Jordano y cols. 2006).

Asimetría –*Redes de interacción*– Desajuste promedio entre el efecto de una especie focal sobre su compañero de interacción y el efecto recíproco del compañero de interacción sobre la especie focal (Vázquez y cols. 2007).

Conectividad (ing. Connectance) –*Redes de interacción*– Proporción de interacciones realizadas en la red (Bersier y cols. 2002).

Distancias de Manhattan. La distancia entre dos puntos medida a lo largo de ejes y de ángulos rectos. (<https://xlinux.nist.gov/dads/HTML/manhattanDistance.html>)

Ensamble. Grupo de especies relacionadas taxonómicamente de un hábitat o área geográfica específica (Moreira y cols. 2012).

Faja Volcánica Transmexicana. Unidad biogeográfica definida como: Un conjunto de cordilleras de volcanes alineados sobre una franja que cruza el territorio mexicano de oeste a este, desde Cabo Corrientes, Nayarit hasta la sierra Chinconquiaco, Veracruz. Se localiza principalmente entre los 19 y 21° de latitud norte y entre los 1 500 y 3 000 m de altitud (Ferrusquía-Villafranca, 2007). Es reconocida como centro de diversificación, endemismo y transición biogeográfica (Gámez y cols. 2012).

Generalidad –*Redes de interacción*– Promedio de presas por consumidor (Bersier y cols. 2002).

Índice de fijación. La diferencia en la frecuencia de alelos entre dos poblaciones. El valor de la distancia genética entre dos poblaciones. El rango va de 0 a 1, donde 0 es semejanza completa de material genético y 1 ninguna semejanza.

Monoxena. Parásitos que ocurren en una sola especie de hospedero

Miomorfos. Los miomorfos (Myomorpha) son un suborden de mamíferos roedores que incluye, entre otras especies, los hámsters, los lemmings, los gerbos, los topillos y campañoles, así como los ratones y las ratas (Wikipedia).

Número de compartimentos –*Redes de interacción*– Subgrupos de la red de interacción que no están conectados a otro compartimento.

Oligoxena. Parásitos que ocurren en hospederos de dos o más géneros (Herrin y Tipton 1975)

Polixena. Parásitos con muy baja especificidad por hospederos.

Parantrópicas. Especies dependientes del hombre y que han coevolucionado como consecuencia de dicha dependencia

Riqueza de especies. El número de especies en una comunidad (Ricklefs 1999).

Robustez –Redes de interacción– Se refiere a la resistencia del nivel superior a las extinciones en el nivel inferior y viceversa.

Shannon-Weaver (índice de diversidad). Medida logarítmica de la diversidad de especies ponderada por la abundancia relativa de cada una (Ricklefs 1999).

Vulnerabilidad –Redes de interacción– Promedio de consumidores por presa (Bersier y cols. 2002).

Referencias del glosario

- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ y Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 100: 9383-9387.
- Bersier LF, Banašek-Richter C y Cattin MF. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83: 2394–2407.
- Ferrusquía-Villafranca. 2007. Ensayo sobre la caracterización y significación biológica. *En Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 7-24.
- Herrin C, Selby y Tipton VJ. 1975. "Spinturnicid mites of Venezuela (Acarina: Spinturnicidae), *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* Vol. 20
- Gámez N, Escalante T, Rodríguez G, Linaje M y Morrone JJ. 2012. Caracterización biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana y análisis de los patrones de distribución de su mastofauna. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 258–272.
- Jordano P, Bascompte J y Olesen JM. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. En: Waser, N. M. and Ollerton, J. (eds), *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. Univ. of Chicago Press, pp. 173-199.
- Moreira FMS, Huising EJ y Bignell DE. 2012. Manual de biología de suelos tropicales. México DF: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) e Instituto Nacional de Ecología (INE).
- Ricklefs RE. 1999. *Ecology*. Robert E Ricklefs and Gary L. Miller -4th Edition. W.H. Freeman and Company. USA.

<https://es.wikipedia.org/wiki/Myomorpha>

Anexos

Anexo 1. Técnica de aclaramiento y montaje de sifonápteros (Smit 1957).

1. Se hace una pequeña incisión en el costado derecho a la altura del abdomen del espécimen y se coloca en KOH o NaOH al 10% durante 24 a 48 horas, para llevar a cabo el aclaramiento y limpieza interna.
2. Inmediatamente después se lava con agua corriente durante 15 minutos.
3. Se deja en ácido acético glacial al 10% durante 10 minutos.
4. Se coloca en un vidrio o godete con alcohol isopropílico durante 5-10 minutos.
5. Se introduce en una solución 1:1 de alcohol isopropílico-esencia de clavo de 15-20 minutos.
6. Se coloca en esencia de clavo durante 10 a 15 minutos para dar maleabilidad a los escleritos y terminar de aclarar las estructuras.
7. Se realiza el montaje en un portaobjetos con una gota de bálsamo de Canadá.

Parasitology

cambridge.org/par

Research Article

Cite this article: Aguilar Montiel F, Estrada-Torres A, Acosta R, Rubio-Godoy M, Vázquez J (2019). Host species influence on flea (Siphonaptera) infection parameters of terrestrial micromammals in a temperate forest of Mexico. *Parasitology* **146**, 670–677. <https://doi.org/10.1017/S0031182018001981>

Received: 15 June 2018

Revised: 7 September 2018

Accepted: 29 October 2018

First published online: 29 November 2018

Key words:

Ceratophyllidae; Ctenophthalmidae; ectoparasite; Hystrichopsyllidae; mouse; *Peromyscus*; *Plusaetis*

Author for correspondence:

Jorge Vázquez, E-mail: jorge.vazquezp@uabx.mx; Arturo Estrada-Torres, E-mail: arturo.estrada.t@uabx.mx

Host species influence on flea (Siphonaptera) infection parameters of terrestrial micromammals in a temperate forest of Mexico

Fernando Aguilar Montiel^{1,2}, Arturo Estrada-Torres², Roxana Acosta³, Miguel Rubio-Godoy⁴ and Jorge Vázquez²

¹Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala, Tlaxcala, México; ²Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Km 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla S/N, La Loma Xicohténcatl, C.P. 90070, Tlaxcala, Tlaxcala, México; ³Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510 México, D.F., México and ⁴Instituto de Ecología, A.C., Red de Biología Evolutiva, Ant. Carretera a Coatepec #351, El Haya, Xalapa, 91070 Veracruz, México

Abstract

Studies of abundance and distribution of organisms are fundamental to ecology. The identity of host species is known to be one of the major factors influencing ectoparasitic flea abundance, but explanations are still needed regarding how host taxa influence abundance parameters of different flea species. This study was carried out at La Malinche National Park (LMNP), Tlaxcala, Mexico, where previously 11 flea species had been recorded on 8 host species. Our aims were to list micromammal flea species, to determine flea infection parameters [flea prevalence (FP) and flea mean abundance (FMA)] and to analyse the influence of host species on these parameters. A total of 16 species of fleas were identified from 1178 fleas collected from 14 species of 1274 micromammals captured with Sherman* traps from March 2014 to December 2015 in 18 sites at LMNP. Some host species influence FP and FMA, in particular, *Microtus mexicanus* and *Peromyscus melanotis* showed particularly higher infection values than other host species. *Plusaetis aztecus* and *Plusaetis sibymus* were identified as the most abundant flea species.

<https://doi.org/10.1017/S0031182018001981>

https://www.researchgate.net/publication/329278534_Host_species_influence_on_flea_Siphonaptera_infection_parameters_of_terrestrial_micromammals_in_a_temperate_forest_of_Mexico