

UNIVERSIDAD RICARDO PALMA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA PROFESIONAL DE BIOLOGÍA



**“IMPACTO DE LA TALA EN LA CARGA
ECTOPARASITARIA DE MAMÍFEROS
PEQUEÑOS DE LA CUENCA DEL
TAHUAMANU”**

Emilio Armando Bonifaz Osorio

Tesis para optar el Título Profesional de Licenciado en
Biología

Asesor: Mg. José Luis Mena Álvarez

Lima, Perú

2017

DEDICATORIA

*A todos los que contribuyen a incrementar nuestros
conocimientos de este fragil país de gran
biodiversidad, por ayudar a preservar la
naturaleza para el futuro*

Agradecimientos

Esta tesis fue financiada por la World Wildlife Fund Inc. (WWF) dentro del Proyecto Evaluación del rol de las concesiones forestales con Certificación Forestal (FSC) en la conservación de la biodiversidad.

Gracias al Mg. José Luis Mena por todo el apoyo y oportunidades brindadas, gracias por las valiosas sugerencias y comentarios, gracias por el trabajo realizado en el museo, por las clases de mastozoología y estadística...gracias por ser mi Asesor de Tesis y por ser un buen amigo.

Gracias a todos mis compañeros en el trabajo de campo realizado, a Katherin Bernabé, Deyber Gil, Alejandro Portillo, Adela Aguilar, por su ayuda, sus fotos y por hacerlo un recuerdo grato e inolvidable.

Gracias a todos en el Museo de Historia Natural "Vera Alleman Haeghebaert" por su apoyo, por sus labores y permitirme ser parte de ustedes y los buenos momentos. A Ricardo Morales por su apoyo constante en el laboratorio. Rubén Guzmán gracias por ayudarme con las fotos de ectoparásitos y la edición.

Gracias a Jorge Cárdenas (Wabash College) por la información y las claves para la determinación de los ectoparásitos.

Gracias a Paola Ancajima (Departamento de Entomología, UNMSM) por la ayuda brindada en la utilización de las claves de determinación de los ectoparásitos y por su amistad.

Y por último, pero infaltable, gracias a mi familia, tía Empita, y mi mamá Laida Osorio, un honor poder hacer un proyecto de investigación en tu tierra amada, gracias mamá por el apoyo económico y emocional para mi vida profesional.

A todos los que me apoyaron de alguna y otra forma a lo largo de este trabajo...los quiero a todos!

INDICE

INDICE	4
ÍNDICE DE FIGURAS.....	6
ÍNDICE DE TABLAS	8
I. INTRODUCCIÓN	14
II. OBJETIVOS.....	18
2.1 Objetivo general.....	18
2.2 Objetivos específicos.....	18
III. MARCO TEÓRICO	19
3.1 EL BOSQUE AMAZÓNICO	19
3.1.1 ESTRUCTURA DEL BOSQUE AMAZÓNICO.....	19
3.1.2 DINÁMICA DEL BOSQUE AMAZÓNICO.....	20
3.2 HÁBITAT	21
3.2.1 SELECCIÓN DE HÁBITAT	21
3.3 LOS MAMÍFEROS PEQUEÑOS	22
3.3.1 LOS QUIRÓPTEROS.....	22
3.3.2 LOS MARSUPIALES	22
3.3.3 LOS ROEDORES	23
3.4 TALA SELECTIVA.....	23
3.4.1 EFECTOS EN LOS MAMÍFEROS PEQUEÑOS	24
3.5 ECTOPARASITISMO EN MAMÍFEROS PEQUEÑOS.....	24
IV. ANTECEDENTES	26
4.1 EL IMPACTO DE LA TALA EN LOS BOSQUES	26
4.2. ENSAMBLES ECOLÓGICOS DE LOS MAMÍFEROS PEQUEÑOS	27
4.3. RELACIONES Y DINÁMICA DE ECTOPARÁSITOS	29
V. MATERIALES Y MÉTODOS	32
5.1 HIPÓTESIS.....	32
5.1.1 HIPÓTESIS PRINCIPAL:.....	32
5.1.2 HIPÓTESIS SECUNDARIAS:.....	33
5.2 LUGAR DE INVESTIGACIÓN	34

5.3	DISEÑO DE MUESTREO	37
5.3.1	Roedores y Marsupiales	38
5.3.2	Quirópteros	39
5.3.3	Estructura del Microhábitat.....	40
5.4	PROCESAMIENTO DE MUESTRAS	41
5.5.	ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	44
5.5.1.	Supuestos en abundancia de mamíferos pequeños y estructura de la vegetación.....	44
5.5.2.	Riqueza de especies de ectoparásitos	45
5.5.3.	Análisis de las variables.....	47
VI.	RESULTADOS.....	54
6.1	Supuestos en abundancia de mamíferos pequeños y estructura de la vegetación.....	54
6.2	Diversidad de ectoparásitos.....	55
6.3	Análisis de la carga ectoparasitaria	62
6.4	Evaluación de los componentes del Microhábitat	72
VII.	DISCUSIÓN	73
7.1	Diversidad de ectoparásitos.....	73
7.2	Análisis de la carga ectoparasitaria	74
7.3	Evaluación de los componentes del Microhábitat	81
VIII.	CONCLUSIONES.....	84
IX.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	85
X.	ANEXOS	106

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. “Mapa de las Zonas de Estudio”. Se muestran las zonas estudiadas dentro de los bosques de los distritos de Iñapari e Iberia (WGS84 19 M). Elaboración con el software ArcGIS 10.1 (ESRI). Fuente: Unidad de Ciencias (WWF-Perú)	36
Figura 2. “Diseño de muestreo de mamíferos pequeños no voladores para cada sitio de evaluación”. Se muestran las cuatro cuadrículas, cada una separada por 200 m entre sí: cada estación de muestreo (●) contuvo dos trampas Sherman, además las de los extremos (○) tuvieron también una trampa tipo Tomahawk.	38
Figura 3. “Curva de acumulación para los dípteros Streblidae”, empleando el primer número de Hill ($q=0$).	56
Figura 4. “Curva de Coverage de Streblidae empleando el primer número de Hill ($q=0$)”	57
Figura 5. “Curva de completitud de Streblidae empleando los números de Hill ($q=0$)”	57
Figura 6. “Curvas de rarefacción-extrapolación de dípteros Streblidae para bosques talados y no talados empleando el primer número de Hill ($q=0$)”	58
Figura 7. “Curva de acumulación para los ácaros Laelapidae empleando el primer número de Hill ($q=0$)”	60
Figura 8. “Curva de Coverage de ácaros Laelapidae”	61
Figura 9. “Curva de Completeness de ácaros Laelapidae ($q=0$)”	61
Figura 10. “Curvas de interpolación-extrapolación de ácaros Laelapidae para la comparación entre bosques talados y no talados ($q=0$)”	61
Figura 11. Influencia de la tala en el número de dípteros (Streblidae) por quiróptero filostómido de alimentación frugívora.	63
Figura 13. “Influencia de la actividad forestal en relación al número de ácaros por hospedero mamífero pequeño no volador”	65
Figura 14. Influencia filogenética en la cantidad de ácaros por hospedero.	66
Figura 15. “Influencia del tipo de locomoción de los mamíferos pequeños no voladores y la cantidad de ácaros por hospedero”	66
Figura 16. Influencia filogenética en la incidencia de ácaros.	67
Figura 17. “Influencia de la actividad forestal en relación al número de garrapatas por hospedero mamífero pequeño no volador”	69
Figura 18. “Influencia filogenética en el número de garrapatas por hospedero”.	69
Figura 19. “Relación entre el tipo de locomoción de los mamíferos pequeños no voladores y la incidencia de garrapatas”	71

Figura 20. "Relación entre la actividad forestal y la incidencia de garrapatas en mamíferos pequeños no voladores"	71
Figura 8.7.1. "Algunos marsupiales capturados en la cuenca del río Tahuamanu". A y B: <i>Marmosops impavidus</i> ; C: <i>Monodelphis emiliae</i> ; D: <i>Metachirus nudicaudatus</i> (Fotografía: Katherin Bernabé).	115
Figura 8.7.2. "Trabajo de campo". A: Trochas carrozables usadas para el acceso a los sitios de evaluación; B: Procesamiento de muestras en campo (Fotografía: Katherin Bernabé).	115
Figura 8.7.3. "Trampas instaladas para captura de mamíferos pequeños terrestres". A: Trampa Tomahawk a nivel de sotobosque; B: Redes de neblina; C: Trampa Sherman a nivel de sotobosque (Fotografía: Katherin Bernabé).	116
Figura 8.7.4. "Algunos murciélagos capturados de las familias Molossidae y Vespertilionidae". A: <i>Molossus molossu</i> (Molossidae); B: <i>Eptesicus</i> sp. (Vespertilionidae). (Fotografía: Katherin Bernabé).	116
Figura 8.7.5. "Algunos murciélagos capturados de la familia Phyllostomidae". A: <i>Vampyrum spectrum</i> ; B: <i>Artibeus obscurus</i> ; C: <i>Gardenrycteris crenulatum</i> ; D: <i>Sturnira lilium</i> (Fotografía: Katherin Bernabé).	117
Figura 8.7.6. "Algunos roedores de la familia Cricetidae capturados". A: <i>Oligoryzomys microtis</i> ; B: <i>Euryoryzomys nitidus</i> (Fotografía: Katherin Bernabé).	117

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. “Sitios de evaluación de mamíferos pequeños y esfuerzo empleado”	37
Tabla 2. Comparación de bosques talados y no talados	54
Tabla 3. “Diversidad estimada de ectoparásitos Streblidae”	55
Tabla 4. “Diversidad estimada de ectoparásitos Laelapidae”	59
Tabla 5. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de abundancia de estréblidos en filostomidos frugívoros”	62
Tabla 6. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de incidencia de dípteros en filostomidos frugívoros”	63
Tabla 7. “Factores explicativos de la variación de la abundancia e incidencia de dípteros en murciélagos filostómidos frugívoros”	64
Tabla 8. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de abundancia de ácaros en mamíferos pequeños terrestres”	64
Tabla 9. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de incidencia de ácaros en mamíferos pequeños terrestres”	67
Tabla 10. Factores explicativos de la variación de la abundancia e incidencia de ácaros entre mamíferos pequeños no voladores	68
Tabla 11. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de abundancia de garrapatas en mamíferos pequeños terrestres”	68
Tabla 12. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de incidencia de garrapatas en mamíferos pequeños terrestres”	70
Tabla 13. “Factores explicativos de la variación de la abundancia e incidencia de garrapatas entre mamíferos pequeños no voladores”	72
Tabla 14. “Modelos lineales generalizados para la evaluación del componente de hábitat en función de la prevalencia de ectoparásitos”	72
ANEXO 10.1. “Ubicación de las parcelas de muestreo de mamíferos pequeños”	106
ANEXO 8.2. “Ectoparásitos de murciélagos de la cuenca del río Tahuamanu y carga ectoparasitaria”	107
ANEXO 8.4. “Presencia de hospederos murciélagos en bosques perturbados y no perturbados por la tala”	112
ANEXO 8.5. “Presencia de hospederos no voladores en bosques perturbados y no perturbados por la tala”	113
ANEXO 8.6. “Estandarización de las variables de microhábitat”	114

RESUMEN

La perturbación de los bosques debido a actividades antropogénicas altera la composición de las comunidades de mamíferos pequeños, afectando además la dinámica de sus ectoparásitos. En este trabajo se evaluó la carga ectoparasitaria de mamíferos pequeños en bosques talados y no talados en la Cuenca del Río Tahuamanu, Madre de Dios, Perú. Se analizó las variables de abundancia, diversidad, incidencia y prevalencia de ectoparásitos en mamíferos pequeños, con el objetivo de conocer cómo son afectadas por el impacto generado por la actividad forestal.

Se capturaron quirópteros, roedores y marsupiales, a los cuales se les determinó y se les extrajo ectoparásitos correspondientes a: estréblidos o moscas de murciélagos (Diptera: Streblidae), ácaros laelápidos (Mesostigmata: Laelapidae), garrapatas (Ixodida: Ixodidae) y pulgas (Siphonaptera). Se colectó datos de cantidad de ectoparásitos por hospedero (intensidad o abundancia), incidencia (presencia/ausencia) de ectoparásitos, características de los hospederos (sexo, peso, tipo de locomoción y grupo taxonómico), y componentes del microhábitat para mamíferos pequeños no voladores.

La diversidad de ectoparásitos fue estimada en base a curvas de interpolación-extrapolación, permitiendo la comparación entre bosques talados y no talados, no hallándose diferencias entre estos respecto a la riqueza de especies de ectoparásitos. En cuanto a la carga ectoparasitaria (intensidad, incidencia y prevalencia de ectoparásitos), se encontró que los mamíferos pequeños de los bosques talados tuvieron mayor cantidad de ectoparásitos por hospedero para los estréblidos, laelápidos y garrapatas. Mientras que en el caso de la incidencia, las características propias de los hospederos (tipo de locomoción y filogenia) fueron las que más influenciaron respecto a la actividad forestal.

Este corresponde al primer registro de ectoparásitos de mamíferos pequeños en esta área de la amazonía, siendo necesario mayores estudios a largo plazo para poder elucidar un claro efecto de la actividad forestal sobre los ectoparásitos de mamíferos pequeños, y una potencial influencia en la dinámica de vectores de enfermedades.

Palabras clave: ectoparásito, quiróptero, marsupial, roedor, tala, perturbación, amazonía.

ABSTRACT

The disturbance of forests by anthropogenic activities alters the composition of communities of small mammals, further affecting their ectoparasites dynamics. In this work, the ectoparasite load of small mammals in logged and unlogged forests in the Tahuamanu River Basin, Madre de Dios, Peru, was evaluated. The variables of abundance, diversity, incidence and prevalence of ectoparasites in small mammals were analyzed, with the objective of knowing how affected by the impact generated by the forest activity.

Bats, rodents and marsupials were captured, and the ectoparasites corresponding to: bat or insect bats (Diptera: Streblidae), larvae mites (Mesostigmata: Laelapidae), ticks (Ixodida: Ixodidae) and Siphonaptera fleas were collected). Data were collected on the amount of ectoparasites by the host, incidence (presence / absence) of ectoparasites, host characteristics (sex, weight, type of locomotion and taxonomic group), and microhabitat components for small mammals Not flying.

The diversity of ectoparasites was estimated based on interpolation-extrapolation curves, not finding any differences between logging and unlogged forests about richness of ectoparasite species. Regarding the ectoparasitic load (intensity, incidence and prevalence of ectoparasites), it was found that the small mammals of the felled forests had more ectoparasites per host for bat flies, mites and ticks. While in the case of the incidence, the characteristics of the hosts (type of locomotive and phylogenetic) were the ones that most influenced the respect to the forest activity.

This is the first register of ectoparasites of small mammals in this area of the Amazon, being necessary a greater studies a long term to be able to elucidate a clear effect of the forestry activity on the ectoparasites of the

small mammals and a potential influence in the vector of diseases dynamics.

Key words: ectoparasite, bat, marsupial, rodent, logging, disturbance, amazon.

I. INTRODUCCIÓN

Los mamíferos pequeños cumplen diversos roles en los bosques. Por ejemplo, los roedores se alimentan principalmente de semillas cumpliendo un papel en el control de la vegetación (Noblecilla & Pacheco, 2012). Así mismo, los marsupiales ejercen control sobre los artrópodos, además de dispersar semillas al consumir frutos. Ambos grupos de mamíferos utilizan microhábitats particulares, como los roedores *Rhipidomys leucodactylus* y *Oecomys bicolor*, los cuales muestran preferencias por hábitats con árboles de tronco grueso, mientras que el marsupial *Marmosops noctivagus* por hábitats con árboles pequeños y herbáceas (Mena & Medellín, 2010). Por otra parte, los murciélagos prestan diferentes servicios ambientales como la dispersión de semillas, la polinización y el control de artrópodos; por ejemplo, las especies de murciélagos filostómidos de los géneros *Sturnira* y *Anoura* presentan hábitos frugívoros y nectarívoros respectivamente, relacionándose los primeros con plantas del género *Piper* sp. y *Cecropia* sp. (Maguiña, et al. 2012), contribuyendo con su distribución en el bosque.

Las especies generalistas de mamíferos pequeños, que utilizan una amplia gama de microhábitats, son favorecidas en ambientes impactados por actividades que fragmentan o transforman el bosque, dada la disminución de la competencia, su alta tasa de reproducción, dieta variada y una oferta de alimento oportuna, lo cual favorece un incremento de sus poblaciones (D'Andrea, et al. 1999; Avenant, 2011). Esto sucede por ejemplo con el roedor cricétido *Oligoryzomys* sp. (Rivas-Rodríguez, et al. 2010), el marsupial *Didelphis marsupialis* y con los murciélagos de las subfamilias Stenodermatinae y Carollinae (Mena, 2010).

Los cambios generados por las perturbaciones en los bosques tropicales que afectan a las comunidades de mamíferos pequeños también afectan

la dinámica de sus ectoparásitos (Friggens & Beier, 2010; Pilosof, *et al.* 2012). Sin embargo, esto no ha sido bien estudiado y solo se registran las relaciones de ectoparásito-hospedero y su distribución. Las especies de ectoparásitos que guardan relación con mamíferos pequeños pueden verse afectadas o favorecidas por los impactos ambientales dependiendo del tipo de huésped, sobre todo en especies oportunistas que tienden a incrementar sus poblaciones, lo cual podría contribuir al beneficio de los ectoparásitos al aumentar el riesgo de contagio horizontal. Menos se conoce aún sobre cómo la tala selectiva podría afectar a las poblaciones de mamíferos pequeños y a sus ectoparásitos.

Muchos de los ectoparásitos de mamíferos pequeños como las garrapatas (Acari: Ixodida) y pulgas (Insecta: Siphonaptera) guardan relación con la transmisión de enfermedades (Madinah, *et al.* 2014), sirviendo de vectores de microorganismos patógenos como la *Borrelia*, *Rickettsia*, *Yersinia*, etc. Por lo que entender cómo los impactos ambientales afectan a las poblaciones de los mamíferos pequeños y a sus ectoparásitos resulta de gran importancia para la salud humana, pudiendo ser tomado en cuenta incluso en el manejo forestal.

Para este trabajo el área de estudio correspondió a la cuenca del río Tahuamanu, Madre de Dios. De las especies de mamíferos mayores reportadas en el área (Kroll, 2015), cinco especies aparecen en la lista de la UICN, tres como Casi Amenazadas: *Alouatta seniculus*, *Panthera onca* y *Puma concolor*, y dos como Vulnerables: *Ateles chamek* y *Tapirus terrestres*. Además, once especies figuran en los apéndices del CITES, en el apéndice I: *Priodontes maximus*, *Panthera onca*, *Puma concolor* y *Leopardus pardalis*, y en el apéndice II: *Saguinus fuscicollis*, *Aotus vociferans*, *Alouatta seniculus*, *Ateles chamek*, *Tapirus terrestres*, *Pecari tajacu* y *Tayassu pecari*.

En los inventarios forestales de los bosques con bambú de Tahuamanu (Kroll, 2015) se registran como especies vulnerables por la UICN a: *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertholletia excelsa*,

apareciendo las dos primeras en los apéndices II y III de la CITES. Además la legislación peruana categoriza como casi amenazadas a: *Clarisia racemosa* y *Ceiba pentandra*, y como vulnerables a: *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata*, *Copaifera reticulata*, *Mezilaurus itauba*, *Manilkara bidentata*, *Tabebuia serratifolia*, *Amburana cearensis*.

Por otro lado, las poáceas bambusiformes abundan en esta parte de la Amazonía, teniéndose presente reportes de especies en la Cuenca del Río Los Amigos y del Río Madre de Dios, que son también encontradas en la cuenca del río Tahuamanu, como: *Guadua angustifolia* (Marona), *Guadua weberbaueri* (Paca negra), *Guadua sarcocarpa* (Paca gruesa), *Elytostachys*, *Merostachys*, *Lasiacis* (Paquilla), *Ichnanthus breviscrobis* (Carrizo), *Olyra* y *Gynerium sagittatum* (Caña brava) (Olivier, 2008)

Las especies principales de árboles maderables de uso comercial que se han reportado para los bosques de bambú de los distritos de Iñapari e Iberia son: *Apuleia liocarpa* (Ana caspi), *Hymenaea oblongifolia* (Azucar Huayo), *Swietenia macrophylla* (Caoba), *Calycophyllum spruceanum* (Capirona), *Cedrella odorata* (Cedro), *Amburana cearensis* (Ishpingo), *Ceiba insignis* (Lupuna), *Nectandra sp.* (Moena), *Ficus sp.* (Ojé), *Dipterix odorata* (Shihuahuaco), *Cedrelinga cateniformis* (Tornillo), *Hura crepitans* (Catahua), *Brosimum alicastrum* (Manchinga), *Styrax officinalis* (Estoraque) y *Spondias mombin* (Ubos o Mango ciruelo) (Marrero, 2014; Kroll, 2015).

En la presente investigación se evaluaron los ectoparásitos de mamíferos pequeños del bosque amazónico de la cuenca del Tahuamanu, el cual pertenece al sistema ecológico “Bosque con bambú del suroeste de la Amazonía” (Josse, *et al.* 2007), tanto en áreas taladas como no taladas, con el objetivo de determinar cómo la tala selectiva afectaría a la carga ectoparasitaria. Esto contribuirá tanto al conocimiento acerca de la diversidad de mamíferos pequeños y sus ectoparásitos en esta área del país así como a apoyar criterios para mejores medidas silvícolas acordes

con la salud y prevención del aumento de ectoparasitismo y por ende, enfermedades zoonóticas,

II. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Conocer el rol del impacto generado por la tala de árboles en la carga ectoparasitaria en mamíferos pequeños en la cuenca baja del río Tahuamanu, Perú.

2.2 Objetivos específicos

- Determinar la diversidad de ectoparásitos en mamíferos pequeños en bosques con tala y sin tala.
- Evaluar la prevalencia de ectoparásitos según grupos taxonómicos de mamíferos pequeños.
- Evaluar la relación entre la carga parasitaria y el tipo de locomoción del hospedero.
- Determinar la relación entre la carga parasitaria y la estructura del bosque.

III. MARCO TEÓRICO

3.1 EL BOSQUE AMAZÓNICO

La Amazonía es una región ubicada en América del Sur que comprende la cuenca del río Amazonas, la cual tiene una extensión de 6.3 millones Km² y en la cual se desarrollan los bosques amazónicos. Estos se caracterizan por poseer una alta biodiversidad de flora y fauna, así como de hábitats y climas variados, incluyendo gran cantidad de endemismos, sobre todo al margen de la cordillera de Los Andes por la diversidad de pisos altitudinales (Mostacedo *et al*, 2006).

3.1.1 ESTRUCTURA DEL BOSQUE AMAZÓNICO

Dentro del bosque tropical la vegetación brinda diversos gradientes que permiten la diversificación y estratificación de los organismos. La estructura del bosque está compuesta por árboles leñosos que crecen hasta diferentes alturas, lianas, plantas epífitas, helechos, palmeras, herbáceas y plantas arbustivas, permitiendo la heterogeneidad de hábitats (Medianero *et al*, 2003).

Según el grado de iluminación, altitud y composición florística, el bosque se divide en diferentes estratos verticales: emergente, dosel, subdosel y sotobosque (Hernández *et al*, 2006). El dosel se compone de todas las copas de los árboles a 30 m de altura aproximadamente, sobresaliendo por encima las copas de los árboles emergentes. Es en el dosel donde ocurre la mayor actividad fotosintética, dado que recibe directamente la luz solar, por lo que se concentra la mayor cantidad de hojas, flores y frutos (López & Hernández, 2010). La luz se disipa hacia estratos inferiores del subdosel, representado por los fustes de los árboles, en donde se acumula materia orgánica y crecen plantas epífitas, hasta llegar al estrato

más bajo, el sotobosque, representado por plantas ralas plantas arbóreas y herbáceas debido a la escasez lumínica, siendo despejado y transitable para el traslado de los animales por el suelo (Araujo-Murakami *et al*, 2009).

3.1.2 DINÁMICA DEL BOSQUE AMAZÓNICO

Como consecuencia de la caída de ramas y árboles enteros, sea por factores naturales como los vientos y tormentas o antropogénicos como la extracción selectiva de madera, se generan claros (Clark, 1990), estos constituyen espacios sin dosel arbóreo en los que la radiación solar penetra en mayor cantidad (Patriona *et al*, 2003).

Esto permite que plantas de alta demanda lumínica (heliofitas) y rápido crecimiento se establezcan en el claro, estas especies de plantas se denominan “pioneras” (Patriona *et al*, 2003). Entre estas especies, la mayoría de semillas de tamaño pequeño, se encuentran: *Croton matourensis*, *Cecropia sciadophylla*, *Pourouma bicolor*, *Oenocarpus bataua*, etc. (Stevenson & Rodriguez, 2007).

Una vez se cierran los claros debido al crecimiento de las especies pioneras, las semillas de árboles de crecimiento lento, con leño y tolerantes a ambientes de sombra (esciofitas) comienzan a crecer (Stevenson & Rodriguez, 2007). Estas especies de árboles de gran tamaño pertenecientes en su mayoría a las familias Meliaceae, Lauraceae, Fabaceae, Euphobiaceae, Melastomataceae y Cluseaceae son dispersadas principalmente por aves y mamíferos, y al elevarse sobre el claro vuelven a constituir el dosel arbóreo, ocasionando el declive de las pioneras (Patriona *et al*, 2003).

La dinámica del bosque amazónico genera una gran variedad de hábitats dado la diferente composición florística en los diversos estadios de la sucesión (Medianero *et al*, 2003).

3.2 HÁBITAT

El hábitat es definido como los recursos y las condiciones presentes en un área determinada que permiten la supervivencia y reproducción de un organismo. Puede ser utilizado con diversos propósitos: protección contra depredadores, nidación, resguardo, forrajeo, reproducción y descanso (Finlayson, *et al.* 2008).

3.2.1 SELECCIÓN DE HÁBITAT

La preferencia de algunos recursos respecto a otros por parte de los organismos es el resultado de la selección del hábitat, este comportamiento es muy difundido entre las especies de mamíferos pequeños (Díaz de Pascual, 1993).

Dado que los recursos no están uniformemente distribuidos en el espacio, las áreas habitables para una determinada especie deben maximizar su sobrevivencia y reproducción (Díaz de Pascual, 1993). Los microhábitats seleccionados por los mamíferos pequeños, a diferencia de las grandes extensiones requeridas por los grandes mamíferos, se componen de áreas de poco tamaño pero que contienen varios factores que permiten el establecimiento de estas especies (Díaz de Pascual, 1993).

Entre los componentes de los microhábitats la estructura del bosque como las ramas o troncos caídos, las lianas, la hojarasca y la densidad del sotobosque permite que varias especies puedan establecer sus refugios (Morrison *et al.*, 2012), mientras que la disponibilidad de artrópodos, frutos y presencia de depredadores son factores bióticos que explican la presencia o ausencia de determinadas especies de mamíferos pequeños (Naxara *et al.*, 2009).

3.3 LOS MAMÍFEROS PEQUEÑOS

En el bosque los mamíferos pequeños están representados por mamíferos de menos de 1 Kg de masa corporal (Avenant, 2011), estos son principalmente quirópteros, marsupiales y roedores.

3.3.1 LOS QUIRÓPTEROS

Los quirópteros o murciélagos son un grupo de mamíferos voladores del orden Chiroptera, correspondiendo a uno de los grupos más diversos de mamíferos, existiendo en Perú al menos 165 especies (Pacheco *et al*, 2009). En el bosque amazónico los murciélagos cumplen diversos roles ecosistémicos, entre los principales está la dispersión de semillas y el control de insectos (Maguiña, *et al*. 2012).

La mayoría de quirópteros en el bosque amazónico construye tiendas en hojas de árboles y palmeras, o utilizan espacios como huecos de árboles o nidos de termitas (Díaz & Linares, 2012). La selección del hábitat por parte de los quirópteros para el establecimiento sus refugios está influenciada tanto por factores intrínsecos (preferencias por necesidades metabólicas o por sitios descubiertos o cerrados, economía energética en relación al tamaño, organización social, selección sexual) como extrínsecos (forma del refugio, abundancia y disponibilidad de los sitios, riesgo de depredación, entre otros) (Díaz & Linares, 2012).

3.3.2 LOS MARSUPIALES

Los marsupiales del orden Didelphimorphia corresponden a al menos 40 especies en Perú (Pacheco *et al*, 2009). Desempeñan en la selva amazónica distintos roles: predadores de roedores y aves, carroñeros e inclusive polinizadores y dispersores de semillas y esporas (Cantor *et al*, 2010; Casella, 2011).

La influencia de factores como la disposición de invertebrados, frutas y presas está indirectamente ligada al uso de componentes de la estructura vegetal por parte de los marsupiales, estando además la preferencia por lugares con mayor densidad de vegetación relacionada a los hábitos arbóreos de la mayoría de este grupo de mamíferos (Prevedello *et al*, 2010).

3.3.3 LOS ROEDORES

El orden Rodentia (roedores) corresponde a un grupo muy diversificado de mamíferos placentarios, en el Perú existen al menos 162 especies (Pacheco *et al*, 2009). En el bosque amazónico los roedores cumplen los roles de control de vegetación (al roer las semillas), dispersión de semillas (consumo de frutos), y control de artrópodos (Stoner *et al*, 2007).

Los roedores pequeños seleccionan microhábitats para la construcción de sus madrigueras considerando factores del entorno como la presencia de escombros de madera, la profundidad de la hojarasca, la densidad de la vegetación, la disposición de alimento y presencia de depredadores (Rivas-Rodríguez, *et al*. 2010; Avenant, 2011).

3.4 TALA SELECTIVA

La tala selectiva es la extracción de únicamente las especies de árboles maderables comerciales del bosque (Jiménez & Mantilla, 2008). Este tipo de tala surgió como alternativa para evitar la deforestación de la selva amazónica (Jiménez & Mantilla, 2008).

3.4.1 EFECTOS EN LOS MAMÍFEROS PEQUEÑOS

Dado que la tala selectiva genera claros y altera en cierta forma la estructura de la vegetación, se ha encontrado que si bien no hay una marcada afectación a la diversidad de mamíferos pequeños, sí existen evidencias de alteraciones en sus abundancias (Jiménez & Mantilla, 2008).

Los murciélagos frugívoros tienden a aumentar el tamaño de sus poblaciones en bosques con sucesión secundaria, mientras que los murciélagos carnívoros, denominados “animalívoros” tienden a disminuir (Jiménez & Mantilla, 2008; Mena, 2010).

La disminución de árboles grandes de madera de alta densidad en casos de tala selectiva intensa afecta el papel de los bosques como sumideros de carbono y repercute en las cadenas tróficas, sobre todo en las aves y mamíferos dispersores de semillas (Restrepo *et al*, 2016).

3.5 ECTOPARASITISMO EN MAMÍFEROS PEQUEÑOS

Los ectoparásitos son organismos que se benefician a expensas de otro y viven en el exterior de este, que en el caso de los mamíferos pequeños son principalmente insectos de los órdenes Diptera (Streblidae y Nycteribiidae), Siphonaptera y Hemiptera (Autino *et al*, 1999), así como ácaros de las familia Laelapidae e Ixodidae (Gettinger *et al*, 2011).

La exposición al entorno del hospedero hace a los ectoparásitos más susceptibles a cambios ambientales y poblacionales, dado que dependen del contacto social entre hospederos para poder propagarse (Stanko *et al*, 2002; Pilosof, *et al*. 2012).

Los ectoparásitos con ciclo de vida directo, como los ácaros de la familia Laelapidae y dípteros de la familia Streblidae, se caracterizan por

parasitar un solo hospedero durante su vida, transmisiéndose necesariamente por contacto social (Dick & Patterson, 2007), por lo que tienden a ser más susceptibles por cambios poblacionales que las garrapatas (Acari: Ixodidae) y pulgas (Insecta: Siphonaptera), las cuales presentan ciclo de vida indirecto, es decir, infectan a distintos hospederos según su estadio (Young *et al*, 2015).

IV. ANTECEDENTES

4.1 EL IMPACTO DE LA TALA EN LOS BOSQUES

La extracción de especies forestales en los bosques tropicales causa cambios en la estructura y función de estos ecosistemas mediante la formación de claros y la fragmentación por la apertura de trochas (Cayuela, 2006). Los espacios generados se tienden a cerrar rápidamente con especies “pioneras” de rápido crecimiento y alta demanda lumínica (Philipson *et al*, 2014), alterando la composición vegetal temporalmente hasta la reconstitución del dosel y posterior sucesión de árboles de crecimiento lento, dinámica que varía según el tipo de bosque y el relieve (Restrepo *et al*, 2016).

En el caso de bosques del sudoeste amazónico se ha determinado cómo el reclutamiento de bambú (*Guadua* spp.) impide la regeneración de los árboles de crecimiento lento, reduciéndose el volumen de madera forestal y viéndose comprometido el manejo forestal a largo plazo (Rockwell *et al*, 2014). Por otra parte, evaluaciones en bosques dominados por la fabácea *Prioria copaifera* (“cativales”) señalan que, contrariamente a otros tipos de bosque, *P. copaifera* puede volver a repoblar lugares talados a pesar de la seria perturbación del dosel (Valverde-Barrantes & Rocha, 2014).

Se ha encontrado además una relación negativa entre la tala y la tasa de fijación de CO₂ de los bosques, debido a la extracción árboles de maderas muy densas (Laurance *et al*, 2011); Otros estudios destacan la disminución del área basal como responsable de los balances negativos de asimilación de carbono en las parcelas de bosque aprovechadas (Sist *et al*, 2014), así como a la dificultad de regeneración de la biomasa, tardando esta en reconstituirse 16 años luego de la extracción maderera

en bosques amazónicos de Pará, Brasil, bajo condiciones de mínima intervención (West *et al*, 2014).

Si bien con la tala selectiva se intenta mantener los estratos del bosque, se ha evidenciado que influye en la disposición de alimento, sobre todo para las especies frugívoras (Jiménez & Mantilla, 2008), lo cual junto a la fragmentación, e inclusive la caza, perjudicaría a las comunidades de aves y mamíferos dispersores de semillas (Laurance *et al*, 2011; Markl *et al*, 2012).

4.2. ENSAMBLES ECOLÓGICOS DE LOS MAMÍFEROS PEQUEÑOS

Los mamíferos pequeños han demostrado ser útiles como indicadores de perturbaciones antropogénicas y naturales (Converse *et al*, 2006; Wells *et al*, 2007; Cusack *et al*, 2015; Roberts *et al*, 2015), sobre todo por los distintos roles ecosistémicos que cumplen: dispersores de semillas, dispersores de micorrizas, controladores de vegetación, controladores de insectos, polinizadores, entre otros (Solari *et al*, 2002; Maguiña *et al*, 2012; Sahley *et al*, 2015, Sahley *et al*, 2016).

Se ha llegado a identificar asociaciones entre poblaciones de mamíferos pequeños y distintos componentes del hábitat (Stephens & Anderson, 2014). Ensamblajes de roedores en el bosque atlántico del Estado de Rio Grande do Sul han sido evaluados, identificándose relaciones positivas entre *Akodon montensis* con los helechos y troncos caídos (Melo *et al*, 2013), así como la preferencia de *Akodon reigi* por las capas de vegetación y arbustos y de *Oligoryzomys nigripes* por las bromelias terrestres y la cercanía a cuerpos de agua (Sponchiado *et al*. 2012).

Los cambios en la composición vegetal por perturbaciones ocasionan alteraciones en la disponibilidad de los hábitats (Santos & Tellería, 2006). En particular, los efectos de la extracción selectiva de madera en bosques

de Venezuela han sido evaluados respecto a los mamíferos pequeños, encontrando abundancia de murciélagos frugívoros oportunistas, insectívoros de la familia Molossidae en estratos inferiores y disminución de especies arbóreas dependientes del dosel (Ochoa, 2000). En ambientes perturbados en Pozuzo se ha evidenciado asociaciones entre la abundancia de árboles pequeños (DAP=10 a 19 cm) y la presencia del marsupial *Marmosops noctivagus*, y negativas con el roedor semiarbóreo *Oecomys bicolor* (Mena & Medellín, 2010).

También, se ha evidenciado al murciélago frugívoro *Carollia benkeithi*, el cual se alimenta principalmente de frutos de *Piper* sp, prosperar en bosques fragmentados y vegetación secundaria en Pozuzo, Perú, identificándose como especie oportunista (Mena, 2010); otros estudios registran mayor abundancia de murciélagos frugívoros sobre animalívoros en bosques fragmentados de Trinidad, predominando *Carollia perspicillata* (Clarke *et al*, 2005).

Las especies que tienen requerimientos especiales de microhábitats se ven perjudicadas respecto a las generalistas, identificándose esto en evaluaciones realizadas en las praderas de Oklahoma, donde el roedor *Peromyscus maniculatus* colonizó ambientes perturbados por maniobras militares (Leis *et al*, 2008). La selección de microhábitats por mamíferos también se ha estudiado en la selva atlántica de Sao Paulo, Brasil, encontrándose abundancia de los roedores *Delomys sublineatus*, *Euryomyzomys russatus*, y *Thaptomys nigrita* respecto a variables como artrópodos y escombros de madera (Naxara *et al*, 2009). Es por ello que en áreas perturbadas con menos disponibilidad de tipos microhábitats se esperaría un incremento de especies oportunistas.

4.3. RELACIONES Y DINÁMICA DE ECTOPARÁSITOS

Se ha evidenciado que los ectoparásitos de mamíferos pequeños tienden a estar más influenciados por factores externos como las condiciones ambientales y el comportamiento de los hospederos que los endoparásitos (Patterson & Ruckstuhl, 2013; Young et al, 2015). Muchos de estos se han determinado como característicos de determinados grupos, como los dípteros de las familias Streblidae y Nycteribiidae que parasitan principalmente a los quirópteros de las familias Phyllostomidae y Vespertilionidae respectivamente (Autino *et al*, 1999).

La ecología de estos dípteros conocidos como “moscas de murciélagos” ha sido estudiada, determinándose una relación estrecha con los hábitos propios de los hospederos y las condiciones del refugio o dormitorio (Marshall, 1982). Respecto a esto, en la evaluación del ectoparasitismo en una población del murciélago *Carollia perspicillata*, individuos juveniles y con menor peso resultaron estar más infestados como consecuencia de su mayor tiempo de permanencia en el refugio y del contagio por parte de las hembras lactantes (Esbérard *et al*, 2012). En cuanto a las condiciones del entorno, en bosques fragmentados de Acre, Brasil, se ha identificado la influencia favorable de la humedad, la durabilidad del refugio y la proximidad al borde en relación al grado de infestación de dípteros en murciélagos frugívoros (De Araújo Santos *et al*, 2012).

En el caso de los mamíferos pequeños no voladores se ha registrado que son parasitados principalmente por Phthiraptera (piojos), Siphonaptera (pulgas) y Acari (ácaros y garrapatas) (Morand *et al*, 2006, Sponchiado *et al*, 2015). Varios estudios revelan que los ectoparásitos con ciclos de vida permanentes en sus hospederos tienden a ser específicos debido a procesos de co-especiación y co-evolución, mientras que los temporales a ser generalistas (Gettinger *et al*, 2011). Esto se ha registrado entre especies de ácaros de la familia Laelapidae, los cuales tienen ciclos

completos en roedores silvestres (Abba *et al*, 2001; Nava *et al*, 2003; Lareschi & Velasco, 2013), mientras que las garrapatas de la familia Ixodidae se han evidenciado tanto generalistas como especialistas en diferentes taxones de mamíferos, parasitando sus estadios ninfales a marsupiales y roedores silvestres (Díaz *et al*, 2007; Krasnov *et al*, 2007; Dantas-Torres *et al*, 2010).

Algunas de las relaciones ectoparásito-hospederos identificadas en estudios realizados en Brasil, Bolivia y Paraguay revelan asociaciones entre los ácaros *Gigantolaelaps oudemasi* y *Laelaps acuminata* y los roedores *Euryoryzomys*, *Hylaeamys* y *Oecomys* (Gettinger & Owen, 2016), mientras que en la Amazonía Peruana se ha registrado a estadios ninfales de *Ixodes luciae* parasitando a *Oecomys*, *Oligoryzomys*, *Hylaeamys* e indistintamente a los marsupiales *Didelphis marsupialis*, *Metachirus nudicaudatus* (Díaz *et al*, 2007), y además en los bosques de Alto Mayo, Perú, los ácaros *Laelaps boultoni* y *Laelaps neacomysidis* sobre *Neacomys spinosus* y el ácaro *Laelaps paulistanensis* sobre *Oligoryzomys microtis* (Lareschi & Velasco, 2013). Así mismo, se ha evidenciado además que roedores que comparten los mismos microhábitats tienden a tener ectoparásitos similares (Nava *et al*, 2003).

Se ha evaluado factores climáticos frente al ectoparasitismo en roedores de bosques de Sao Paulo, no encontrándose diferencias significativas salvo para la “mosca de la miasis” *Metacuterebra apicalis* (Diptera: Cuterebridae) que aumentó con las lluvias (Bossi *et al*, 2002); así mismo, en la sabana africana, se ha evidenciado como una de las principales variables al peso de los hospederos respecto a la incidencia de pulgas en mamíferos pequeños y levemente un efecto positivo de la época de lluvias (Young *et al*, 2015).

Por otra parte, el ácaro *Androlaelaps* sp. (Mesostigmata: Laelapidae) en colonias de “ratas topo” *Cryptomys hottentotus*, presentó una tendencia a aumentar en la época de verano, mientras que la mayor cantidad de individuos de ratas topo por colonia lo afectó negativamente (Viljoen *et al*.

2011). En casos de ectoparásitos temporales, se ha descrito el ciclo de *Amblyomma dubitatum* siendo dependiente del fotoperiodo y la temperatura, evidenciándose mayor tendencia de adultos en verano, y de larvas y ninfas en invierno (Debárbora *et al*, 2014).

En ambientes con alta densidad de mamíferos pequeños se ha registrado mayor diversidad de pulgas (Siphonaptera), influenciando en la abundancia de las mismas los comportamientos sociales de sus hospederos (Stanko *et al*, 2002). Por otro lado, en roedores de bosques malayos cercanos a centros urbanos, se ha encontrado que el aumento poblacional favorece a un mayor grado de infestación por vectores de enfermedades zoonóticas como *Laelaps nuttalli*, *Amblyomma* sp. e *Ixodes granulatus* (Paramasvaran *et al*, 2009). En ambientes perturbados por la tala selectiva se sugiere que con menor complejidad del bosque y fragmentación por la apertura de trochas carrozables, el aumento de los mamíferos pequeños oportunistas tendría un efecto positivo en la prevalencia de ectoparásitos.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 HIPÓTESIS

Para el presente estudio se plantearon las siguientes hipótesis *a priori*:

5.1.1 HIPÓTESIS PRINCIPAL:

- ***Tala selectiva, estructura del bosque y carga ectoparasitaria***

La tala selectiva en los bosques tropicales genera claros que tienden a ser colonizados con especies “pioneras” de rápido crecimiento y alta demanda lumínica (Philipson *et al*, 2014), lo cual conlleva a cambios en la estructura de la vegetación dando lugar a la sucesión secundaria (Silman, *et al*. 2003), lo cual conlleva a que se pierdan microhábitats y genera oportunidades para que las especies generalistas puedan colonizar los lugares impactados, incrementándose en número (D’Andrea, *et al*. 1999; Avenant, 2011). En este sentido, se esperaría una mayor estructura del bosque (mayor complejidad) en un bosque sin tala respecto a uno con tala.

Se sugiere que en bosques perturbados por la tala, con menor complejidad y mayor disponibilidad de hospederos, los mamíferos pequeños tendrán mayor carga ectoparasitaria.

Hipótesis nula (H_0): En los bosques con tala la carga ectoparasitaria será igual que en bosques sin tala.

Hipótesis alternativa (H_1): En los bosques con tala la carga ectoparasitaria será mayor que en bosques sin tala.

5.1.2 HIPÓTESIS SECUNDARIAS:

- **Diversidad de ectoparásitos**

La diversidad de ectoparásitos aumenta al incrementarse la densidad poblacional de los hospederos (Stanko, *et al.* 2002; Altizer, *et al.* 2003), como ocurre en el caso de los mamíferos pequeños oportunistas en los ambientes perturbados, los cuales en estas condiciones tienden a estar más parasitados (Keesing, *et al.* 2010), sin embargo, al disminuir la diversidad de hospederos en dichos casos, también podría reducirse la de los ectoparásitos especializados por procesos coevolutivos (Gettinger, *et al.* 2005; Smith, *et al.* 2008), proponiéndose que en los bosques talados habrá menor diversidad de ectoparásitos que en los bosques sin tala.

Hipótesis nula (H_0): En los bosques sin tala habrá igual diversidad de ectoparásitos igual que en bosques con tala.

Hipótesis alternativa (H_1): En los bosques con tala habrá menor diversidad de ectoparásitos que en bosques sin tala.

- **Efecto por grupo taxonómico**

El comportamiento social en mamíferos pequeños influye en la carga ectoparasitaria, si bien se han propuesto correlaciones entre el tamaño de las colonias de los hospederos y la prevalencia de parásitos (Altizer, *et al.* 2003; Patterson & Ruckstuhl, 2013), los hábitos de acicalamiento pueden tener gran repercusión en una madriguera de roedores (Stanko, *et al.* 2002; Viljoen, *et al.* 2011) o en un refugio de murciélagos (Araújo Santos, *et al.* 2012), por lo que se especula que en los taxones gregarios la carga parasitaria será menor.

Hipótesis nula (H_0): La carga ectoparasitaria de los mamíferos pequeños sociales será igual que en los que tienen conducta solitaria.

Hipótesis alternativa (H_1): La carga ectoparasitaria de los mamíferos pequeños sociales será menor que en los que tienen conducta solitaria.

- **Locomoción**

El tipo de locomoción de los mamíferos pequeños: terrestres, terrestres-trepadores, trepadores-arbóreos y semiacuáticos (Rivas-Rodríguez, *et al.* 2010) influye en el riesgo de contagio por ectoparásitos del suelo, esto debido al mayor tiempo de contacto con formas infectantes de ectoparásitos como las ninfas de los ácaros y garrapatas (Díaz, *et al.* 2009), por lo que se espera que los mamíferos terrestres tengan mayor carga ectoparasitaria y mayor prevalencia de ectoparásitos que lo trepadores-arbóreos o semi-arbóreos.

Hipótesis nula (H_0): La carga ectoparasitaria de los mamíferos pequeños terrestres será igual que en los trepadores-arbóreos o semi-arbóreos.

Hipótesis alternativa (H_1): La carga ectoparasitaria de los mamíferos pequeños terrestres será mayor que en los trepadores-arbóreos o semi-arbóreos.

5.2 LUGAR DE INVESTIGACIÓN

El estudio se realizó en dos concesiones forestales de la Provincia de Tahuamanu, Departamento de Madre de Dios, Perú.; área ubicada dentro del cuadrante formado por las coordenadas UTM, 8773900 380500 19L; 8737000 417500 19 L; 8711700 407400 19 L; y 8674000 388100 19L, correspondientes a los Distritos de Iñapari e Iberia (Ver Figura 1). El área de estudio corresponde al sistema ecológico “Bosque con bambú del suroeste de la Amazonía” según Josse, *et al* (2007).

Según las estaciones meteorológicas de Iberia e Iñapari (Kroll, 2015) la temperatura media anual fluctúa entre 22°C a 26°C, con muy poca variación durante el año. Los meses más calientes son septiembre y octubre y el más frío es julio, coincidiendo con el mes más seco del año. Sin embargo, los registros de la temperatura máxima absoluta dan valores

de 41°C en Iberia (22-08-1959) y 39°C en Iñapari (31-03-1970). Así mismo, que la temperatura mínima absoluta dan valores de hasta 6°C en Iberia (22-07-1957) y 6.4°C en Iñapari (27-07-1974). La precipitación media anual total en la estación de Iñapari, es de 1837 mm y en la estación de Iberia de 1641 mm. Las lluvias son de menor intensidad en los meses de mayo a septiembre, en los que caen del 20 al 25% del total anual. En el período de octubre a abril cae del 75 al 80% del total anual. La precipitación media en el área es de 1 800 mm anuales aproximadamente. Las lluvias muestran una tendencia a aumentar en sentido de Sureste a Noroeste.

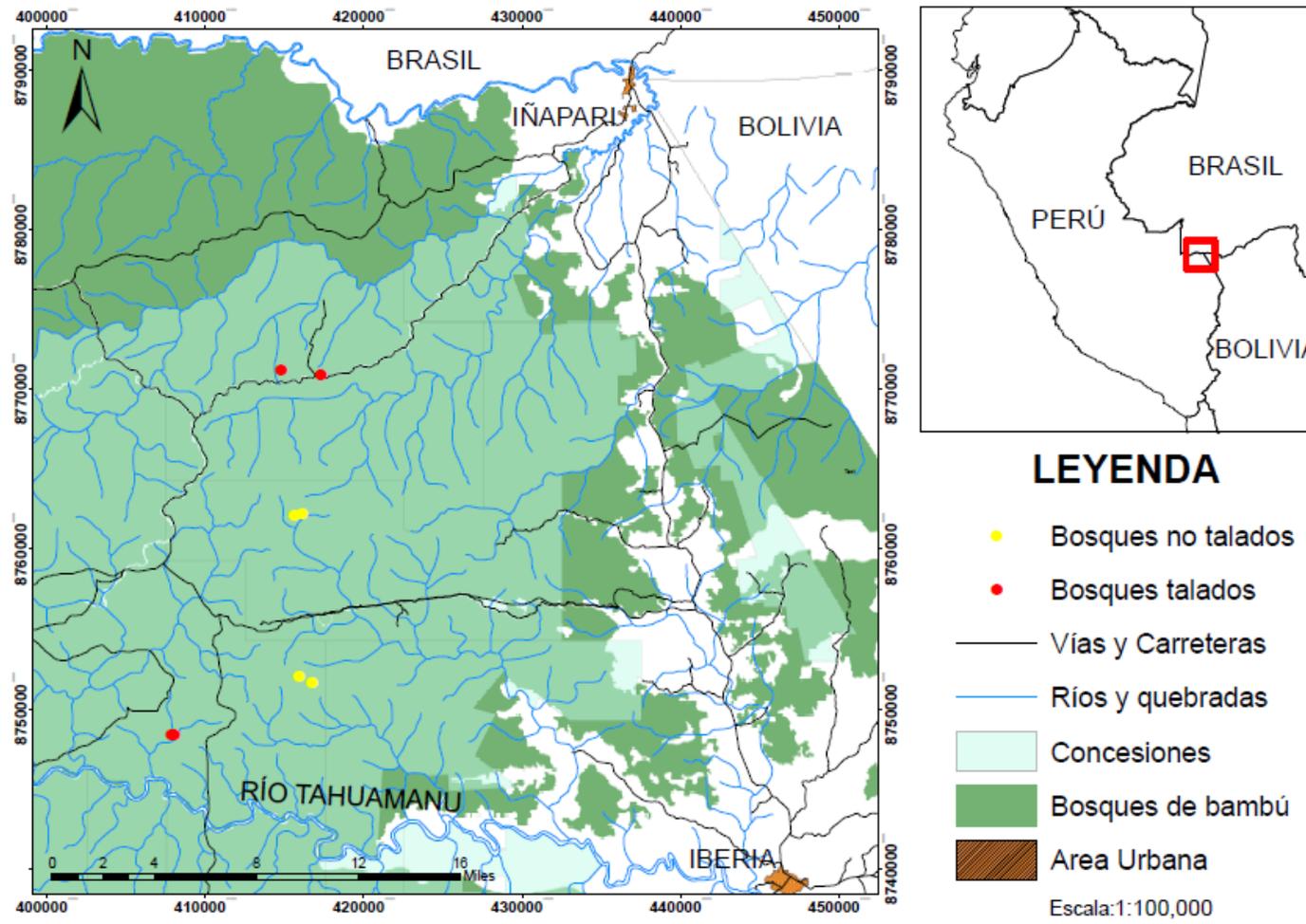


Figura 1. “Mapa de las Zonas de Estudio”. Se muestran las zonas estudiadas dentro de los bosques de los distritos de Iñapari e Iberia (WGS84 19 M). Elaboración con el software ArcGIS 10.1 (ESRI). Fuente: Unidad de Ciencias (WWF-Perú)

5.3 DISEÑO DE MUESTREO

Se realizó un estudio de tipo observacional prospectivo de corte transversal debido a que las variables explicativas no fueron manipuladas. La población de estudio fueron los mamíferos pequeños (roedores, marsupiales y quirópteros) de las concesiones forestales maderables de Tahuamanu, Madre de Dios. La evaluación se realizó durante los meses de Septiembre a Noviembre del 2015.

En total se trabajó con dos concesiones forestales madereras (MADERACRE S.A.C y EMINI S.A.C.), en la concesión “Maderacre” se evaluó las parcelas de corte anual (PCA) 12, 13, y 14, siendo las dos primeras bosques talados (3 a 12 meses desde que se aprovecharon) y estableciéndose un sitio de muestreo en cada una, mientras que en la PCA-14, bosque no talado, se establecieron dos sitios de muestreo independientes. En la concesión “Emini” se evaluó las PCA 13 y 11, bosque talado y sin talar respectivamente, en cada una de las cuales se constituyeron dos sitios muestreos independientes. Cada sitio de muestreo (sitio de evaluación) consistió de 2 transectos de redes y 4 cuadrículas de trampas, correspondiendo a las unidades mínimas de muestreo (Ver Tabla 1).

Tabla 1. “Sitios de evaluación de mamíferos pequeños y esfuerzo empleado”

Concesión	Parcelas	Condición	Transectos con redes	Cuadrículas de trampas	Líneas de Pitfall
MADERACRE	12	Talado	2 (100 RN)	4 (1296 TN)	2 (180 P)
MADERACRE	13	Talado	2 (100 RN)	4 (1296 TN)	2 (180 P)
MADERACRE	14	No Talado	4 (200 RN)	8 (2592TN)	4 (360 P)
EMINI	13	Talado	4 (200 RN)	8 (2592 TN)	4 (360 P)
EMINI	11	No talado	4 (200 RN)	8 (2592 TN)	4 (360 P)

RN: redes noche; TN: trampas-noche. P: trampas pitfall noche

La metodología utilizada en cada sitio de evaluación de mamíferos pequeños se detalla a continuación:

5.3.1 Roedores y Marsupiales

La unidad mínima de muestreo fue una cuadrícula. Cada cuadrícula estuvo constituida por tres líneas de trampas paralelas de 50 m, separadas entre sí por una distancia de 20 m; en cada línea de trapeo se instaló 5 estaciones trampa en intervalos de 10 m (Ver Figura 2). Cada estación-trampa constó de dos trampas Sherman (22.9 cm x 8.9 cm x 7.6 cm), una ubicada a nivel del suelo y otra a una altura entre 1 y 2 m, y tanto la primera como última estación tuvo además una trampa Tomahawk (90 cm x 45 cm x 50 cm). En cada cuadrícula entonces se trabajó con 30 sherman y 6 Tomahawk. Por sitio de evaluación hubo un total de 4 cuadrículas (Ver Figura 2). La separación entre cuadrículas fue de al menos 200 m en cada sitio de evaluación. El diseño de cuadrículas mencionado permitió incluir una amplia muestra del área y consecuentemente más de un rango de hábitat.

Las trampas fueron monitoreadas y cebadas diariamente con una mezcla de mantequilla de maní, avena, pasas y esencia de vainilla, permaneciendo por 9 noches seguidas en cada sitio de evaluación.

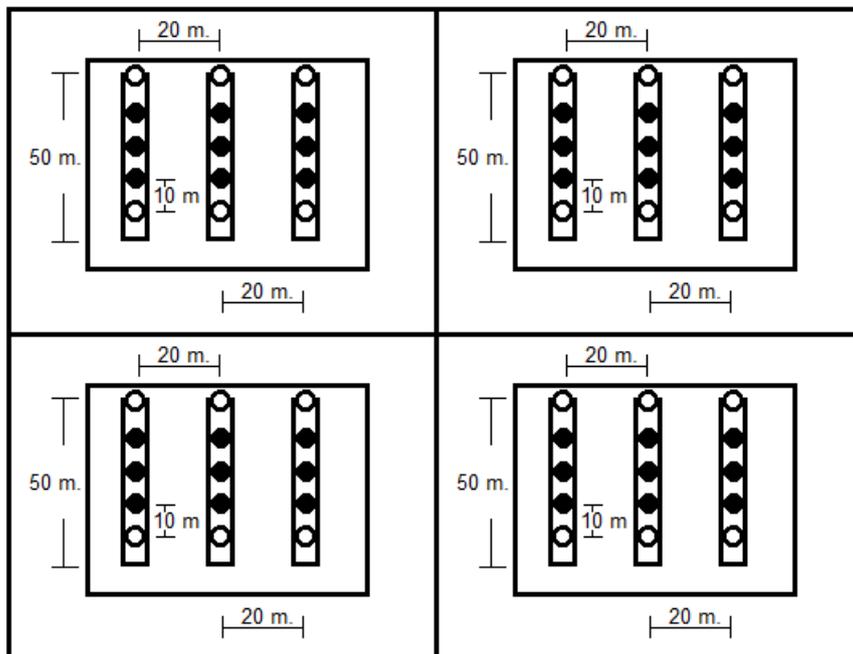


Figura 2. “Diseño de muestreo de mamíferos pequeños no voladores para cada sitio de evaluación”. Se muestran las cuatro cuadrículas, cada una separada por 200 m entre sí: cada estación de muestreo (●) contuvo dos trampas Sherman, además las de los extremos (○) tuvieron también una trampa tipo Tomahawk.

Adicionalmente, en cada sitio se implementaron 2 líneas de trampas pitfall; cada una compuesta por 10 baldes de plástico (20L) sin cebo y distribuidas a lo largo de 100 m en intervalos de 10 m. Las trampas estuvieron conectadas a lo largo de cada transecto con una cerca de 80 cm de alto hecha de una lona plástica sujeta con estacas. El borde inferior de la cerca fue cubierto con vegetación y tierra para prevenir que los animales evitaran la trampa. En total se utilizaron 20 trampas pitfall por cada sitio de evaluación, las cuales fueron monitoreadas por 9 noches seguidas.

El esfuerzo acumulado para cada sitio de muestreo correspondió a 1080 trampas Sherman/noche, 216 trampas Tomahawk/noche y 180 trampas Pitfall/noche (Ver Tabla 2). La eficiencia de este protocolo ha sido comprobado en la captura de mamíferos pequeños neotropicales (Pardini y Umetsu, 2006).

Cada individuo capturado fue trasladado en una bolsa de tela al campamento, en donde fue identificado (lo cual es mencionado más adelante en el presente capítulo), se le tomaron los datos (fecha, lugar de captura, medición y pesado) con la ayuda de una libreta, un marcador, una regla de metal de 50 cm y pesolas de 100 y 300 g, y se le colectó ectoparásitos (mencionado más adelante), evitando manipularlo demasiado para no causarle estrés y liberándolo en el sitio de captura.

5.3.2 Quirópteros

La unidad de evaluación fue un transecto de 100 m, el cual estuvo constituido por 10 redes de neblina de 6 x 2.6 m separadas por una distancia de 10 m entre sí e instaladas a una altura de 1 a 3 m (a nivel de sotobosque). Las redes fueron activadas desde las 6:00 p.m. hasta las 12 a.m., revisándose por intervalos de 30 minutos. Por sitio de evaluación se instalaron 2 transectos de redes, distanciados por 1 km y permaneciendo activos durante 5 noches seguidas.

El esfuerzo acumulado para cada sitio de evaluación fue de 100 redes/noche (Ver Tabla 3). Los días de muestreo fueron establecidos de acuerdo al

calendario lunar, evitando muestrear en luna llena debido a la fobia lunar de los animales (Santos-Moreno *et al*, 2010).

Cada ejemplar capturado fue rápidamente liberado de la red e introducido en una bolsa de tela para proceder a su determinación, pesado y medición (las claves de identificación se mencionan más adelante en el presente capítulo). No demorándose mucho tiempo en la manipulación (incluyendo identificación y colecta de ectoparásitos) de cada individuo para evitar causarle estrés.

5.3.3 Estructura del Microhábitat

En cada una de las estaciones de muestreo se caracterizó la estructura del microhábitat, para lo cual en un radio de 5 m desde cada estación-trampa se establecieron cuatro líneas de muestreo de hábitat dispuestas a 45°, 135°, 225°, y 315° relativos al transecto y se tomaron las siguientes variables (Morrison *et al*, 2012):

- Apertura o densidad del sotobosque (SB): Esta variable fue medida a 5 m desde la estación a lo largo de cada una de las líneas de muestreo de hábitat. Para ello se usó una varilla en posición vertical de 2.5 m de largo con segmentos marcados de 10 cm, registrándose el número de segmentos no obstruidos por la vegetación vistos desde la estación (Malcolm & Ray, 2000). Si los 25 segmentos se encontraban descubiertos se consideraba como 100% de apertura, calculándose en base a ello el porcentaje de apertura para las cuatro líneas de muestreo y promediándose para obtener el porcentaje de apertura de sotobosque para la estación.
- Cobertura del dosel (CD): Esta variable fue cuantificada con un densiómetro esférico convexo (con factor de corrección de 1.04) a 5 m desde la estación a lo largo de las cuatro líneas de muestreo de hábitat y en la misma estación, calculándose el porcentaje de cobertura del dosel promedio para la estación (Naxara *et al*. 2009).

- Profundidad de hojarasca (PH): Esta variable se midió en cada una de las cuatro líneas de muestreo, a 5 m de la estación de muestreo, con ayuda de una regla metálica. Las cuatro medidas de profundidad de la hojarasca se promediaron, calculándose una profundidad media para cada estación.
- Sotobosque (DS): Se contó el número de plantas menores a 1 m de alto, cuyas hojas cayeron directamente en cada una de las líneas de muestreo del hábitat, siendo la suma total la cantidad de plantas del sotobosque para la estación medida y representando el promedio para cada línea de trampeo.
- Área basal (AB): Se registró para todos los árboles y lianas mayores a 5 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP), dentro de un radio de 5 m de la estación de trampeo. Para ello se midió con ayuda de una cinta métrica corregida el DAP, reemplazándose en la fórmula de área basal (Área basal = $\pi * (DAP/2)^2$), obteniendo el acumulado para cada estación.
- Número de palmeras (Pal) y bambú (Paca): Se cuantificó el número de palmeras y tallos de bambú a lo largo de cada línea de muestreo, no repitiendo las que cruzaron más de una línea. Así obteniéndose la abundancia acumulada de palmeras y tallos de bambú para cada estación.
- Troncos caídos (TC): Cuidadosamente se buscó y cuantificó la disponibilidad de troncos caídos en los 5 m. de radio de cada estación de muestreo.

5.4 PROCESAMIENTO DE MUESTRAS

Todos los individuos capturados fueron identificados hasta donde fue posible usando las siguientes claves de campo: “Guía de campo de los Mamíferos del Ecuador” (Tirira, 2007), “Guia dos Roedores do Brasil” (Bonvicino *et al*, 2008), “Mammals of South America, volumen 1” (Gardner, 2008), “Clave de

identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica” (Díaz *et al*, 2011) y “Mammals of South America, volumen 2 (Patton *et al*, 2015). Adicionalmente, se colectó muestras de tejidos y algunos especímenes “voucher” para certificar la determinación de las especies en el laboratorio del Departamento de Zoología de Vertebrados del Museo de Historia Natural Vera Alleman H, solo en el caso de las especies que fueron difíciles de determinar en el campo. La liberación de los individuos identificados se realizó en el mismo punto de captura. La manipulación de individuos fue de forma rápida y sin anestesia, siguiendo las bases de la Sociedad Americana de Mastozoólogos (Sikes, *et al*. 2011). Los especímenes voucher fueron depositados en la colección de mamíferos del Museo de Historia Natural “Vera Alleman Haeghebaert” de la Universidad Ricardo Palma.

La colecta de los ectoparásitos de los mamíferos pequeños se realizó primero con una búsqueda intensa mediante cepillados en todo el cuerpo del hospedero; para la extracción total de los ectoparásitos se utilizaron pinzas planas de punta fina y punta roma embebidas previamente con alcohol al 70%, y se almacenaron en crioviales de 2 ml con alcohol al 70% (Autino, *et al*. 1999; Bossi, *et al*. 2002), etiquetándose correctamente con los datos de campo (especie de hospedero, código, fecha, lugar de colecta).

La identificación de los ectoparásitos se realizó en el Departamento de Zoología del Museo de Historia Natural “Vera Alleman Haeghebaert” (Universidad Ricardo Palma), mediante el análisis de caracteres morfológicos externos utilizando un microscopio trinocular NIKON[®] E200 (serie: 237576) y un microscopio-estereoscopio Leica[®] EZ4 (TS1232W26). Para los ectoparásitos de murciélagos se utilizaron las siguientes claves, registros y descripciones: “Catálogo de los Streblidae (Diptera: Puppipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. I” (Guerrero, 1993), “Catálogo de los Streblidae (Diptera: Puppipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. II” (Guerrero, 1994), Catálogo de los Streblidae (Diptera: Puppipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. IV” (Guerrero, 1994), “Catálogo de los Streblidae (Diptera: Puppipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. III” (Guerrero, 1995), “Streblidae (Diptera: Puppipara) parásitos de los

mucielagos de Pakitza, Parque Nacional Manu (Perú)” (Guerrero, 1996), Catálogo de los Streblidae (Diptera: Puppipara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del nuevo mundo. VII. Lista de especies, hospedadores y países” (Guerrero, 1997), “Insectos ectoparásitos de murciélagos de las yungas de la Argentina” (Autino *et al*, 1999) y “Ectoparasitic insects (Diptera: Streblidae and Siphonaptera: Ischnopsyllidae) of bats from Iquitos and surrounding areas (Loreto, Peru)” (Autino *et al*, 2011).

Para los ectoparásitos de roedores y marsupiales se utilizaron las siguientes claves, guías y registros: “New species of *Gigantolaelaps* (Acarina: Laelapidae) from Venezuela” (Furman, 1971), “Laelapid mites (Laelapidae: Laelapinae) of Venezuela” (Furman, 1972), “The ticks of Venezuela (Acarina: Ixodoidea) with a key to species of *Amblyomma* in the western hemisphere” (Jones *et al*, 1972), “Fleas of Venezuela” (Tipton & Machado-Allison, 1973), “Three new species of *Laelaps* (Acari: Laelapidae) associated with small mammals in Central Brazil” (Gettinger, 1992), “*Hechtiella lopesi* sp. n. from Sao Paulo State, Brazil (Siphonaptera, Rhopalopsyllidae)” (Guimarães & Linardi, 1993), “Systematic Review of Genera and Subgenera of Rhopalopsyllinae (Siphonaptera: Rhopalopsyllidae) by Phenetic and Cladistic methods” (Linardi & Guimarães, 1993), “Siphonaptera (Insecta) en roedores silvestres del Cusco” (Maihuay *et al*, 1994), “Clave ilustrada para la identificación de los taxones supraespecíficos de siphonaptera de México” (Acosta & Morrone, 2003), “Laelapine mites (Acari: Laelapidae) associated with small mammals from Amazonas, Brazil, including a new species from marsupials” (Gettinger *et al*, 2005), ““*Polygenis (Polygenis) platensis* (Jordan & Rothschild) (Siphonaptera: Rhopalopsyllidae, Rhopalopsyllinae), a New Record in Brazil” (Linardi *et al*, 2005), “Bolivian ectoparasites: A new species of Laelapine mite (Acari: Parasitiformes, Laelapidae) from the rodent *Neacomys spinosus*” (Gettinger & Gardner, 2005), “Insect/Mammal associations: Effects of Cuterebrid bot fly parasites on their hosts” (Slansky, 2007), “Nymphs of the genus *Amblyomma* (Acari: Ixodidae) of Brazil: descriptions, redescriptions and identification key” (Martins *et al*, 2010), “Ticks Infesting Wildlife Species in Northeastern Brazil with New Host and Locality Records” (Dantas-Torres *et al*, 2010), “Ticks (Acari: Ixodidae) associated with small terrestrial mammals in the state of Minas Gerais,

southeastern Brazil” (Saraiva *et al*, 2012), “Laelapinae Mites (Acari: Parasitiformes: Laelapidae) Parasitic of Sigmodontine Rodents from Northern Peru, with the Description of a New Species from *Akodon aerosus* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae)” (Lareschi & Velazco, 2013), “Identification guide to larval stages of ticks of medical importance in the USA” (Coley, 2015).

Todos los especímenes de ectoparásitos colectados fueron depositados en la colección de entomología del Museo de Historia Natural “Vera Alleman Haeghebaert” (Universidad Ricardo Palma) con sus datos respectivos.

Los especímenes de mamíferos pequeños colectados como “vouchers” correspondieron a especies de la categoría “Preocupación menor” (LC) de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), y no se encontraron en ningún apéndice de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES). Tanto para los mamíferos pequeños para los ectoparásitos se obtuvo el permiso de colecta correspondiente otorgado por el Servicio Nacional Forestal y de Fauna Silvestre (SERFOR) mediante la Resolución de Dirección General N° 247-2015-SERFOR/DGGSPFFS.

5.5. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

5.5.1. Supuestos en abundancia de mamíferos pequeños y estructura de la vegetación

Los supuestos de cambios poblacionales de mamíferos pequeños y de composición vegetal como producto de la actividad forestal fueron evaluados por medio de una prueba no paramétrica de U de Mann-Whitney. Tanto para los bosques talados como no talados se utilizaron los datos de cada sitio de muestreo, siendo cuatro en total para ambos casos.

Para ello se estableció como hipótesis nula (H_0) la semejanza entre bosques talados y no talados respecto a las abundancias relativas de mamíferos pequeños y a las variables de microhábitat.

5.5.2. Riqueza de especies de ectoparásitos

El cálculo del número efectivo de especies de ectoparásitos en el área evaluada en base a la incidencia de cada especie, así como la interpolación (rarefacción) y la extrapolación para la comparación entre bosques talados y no talados, fue realizado mediante el uso de los números de diversidad de Hill ($q=0$) siguiendo las recomendaciones establecidas en Chao *et al* (2014).

La construcción de las curvas de acumulación de especies se realizó en base a los datos obtenidos para los diferentes taxones de hospederos y ectoparásitos, analizándose de forma independiente la incidencia de las familias Streblidae sobre quirópteros de la familia Phyllostomidae, y de Laelapidae e Ixodidae sobre roedores y marsupiales.

Se utilizó el paquete estadístico iNEXT v.1.0 (Hsieh *et al*, 2013) en el programa R v.3.3.1 (R Core Team, 2013) para el procesamiento de los datos, empleando las siguientes ecuaciones para las estimaciones:

Para cada orden q , el número efectivo de especies en base a incidencia (${}^q\Delta$) es definido como:

$${}^q\Delta = \left(\sum_{i=1}^S \left[\frac{\pi_i}{\sum_{j=1}^S \pi_j} \right]^q \right)^{1/(1-q)} ; q \geq 0, q \neq 1 \quad (1)$$

Donde “S” es la riqueza de especies del ensamblaje y “ π_i ” es la probabilidad de incidencia de la i -ésima especie ($i=1, 2, 3, \dots, S$).

El uso de los tres primeros números de Hill ($q=0, 1, 2$) permite estimar la diversidad de especies ($q=0$, “Riqueza”), las especies “típicas” ($q=1$, “Diversidad de Shannon”), y las especies “dominantes” ($q=2$, “Diversidad de Simpson”), y expresarlas en un número de especies. Dado que el propósito de este estudio se centra en la diversidad de especies de ectoparásitos en los lugares de monitoreo, se optó por utilizar solamente el orden $q=0$, es decir, el primer número de Hill (orden $q=0$), el cual es entendido como la diversidad total de especies o la riqueza de especies (${}^0\Delta(t)$).

Para datos basados en incidencia, la diversidad total de especies se calcula como:

$${}^0\Delta(t) = S - E[Q_0(t)] = \sum_{k=1}^t E[Q_k(t)]; t > 0, q=0 \quad (2)$$

Donde ${}^0\Delta(t)$ es el número efectivo de especies para una muestra de “ t ” unidades de muestreo. Q_k denota el número de especies detectadas en exactamente k unidades de muestreo, Q_0 es el número de especies entre las S especies presentes en el ensamblaje no detectadas en la muestra de “ t ” unidades de muestreo. $E[Q_0(t)]$ es el número esperado de especies no detectadas en una muestra de “ t ” unidades de muestreo.

Para la interpolación, es decir estimar la diversidad de especies para una muestra hipotética con menos unidades de muestreo ($t < T$), se utiliza:

$${}^0\hat{\Delta}(t) = S_{obs} - \sum_{Y_i \geq 1} \frac{\binom{T-Y_i}{t}}{\binom{T}{t}}; t < T, q=0 \quad (3)$$

Donde T es la cantidad de unidades de muestreo en la muestra de referencia, mayor a la “ t ”, mientras que Y_i es la frecuencia basada en la incidencia de la i -ésima-especie.

Para la extrapolación, la estimación de la diversidad para una muestra hipotética de más unidades de muestreo ($T+t^*$), se utiliza:

$${}^0\hat{\Delta}(T + t^*) = S_{obs} + \hat{Q}_0 \left[1 - \left(1 - \frac{Q_1}{T\hat{Q}_0 + Q_1} \right)^{t^*} \right]; t^* < T, q=0 \quad (4)$$

Donde t^* es la cantidad agregada de unidades de muestreo a la muestra de referencia de T unidades de muestreo.

Para determinar la representatividad de la riqueza observada a en relación a la riqueza total estimada se construyó curvas de completitud (“completeness”), las cuales se basan en la cobertura (“Coverage”), el cual es definido como el total de las abundancias relativas de las especies observadas, o equivalentemente, la proporción del número total de individuos en un ensamblaje de especies representado en una muestra (Chao *et al*, 2014). Para su estimación y la

construcción de las curvas de completitud se usaron los siguientes estimadores:

Coverage para incidencia ($C_{sample}(t)$):

$$C_{sample}(t) = 1 - \frac{\sum_{i=1}^S \pi_i (1 - \pi_i)^t}{\sum_{i=1}^S \pi_i}; t > 0 \quad (5)$$

Donde π_i es la probabilidad de incidencia de la i -ésima especie, S es la riqueza de especies del ensamblaje y t es la cantidad de unidades de muestreo de la muestra de referencia.

Para el caso de interpolación se utiliza:

$$\hat{C}_{sample}(t) = 1 - \sum_{Y_i \geq 1} \frac{Y_i}{U} \frac{\binom{T-Y_i}{t}}{\binom{T-1}{t}}; t < T \quad (6)$$

Y_i es la frecuencia basada en la incidencia de la i -ésima-especie para la muestra de referencia de T unidades de muestreo; U es representado por el número de incidencias en la muestra de referencia.

Para el caso de extrapolación ($T + t^*$) se utiliza:

$$\hat{C}_{sample}(T + t^*) = 1 - \frac{Q_1}{U} \left[\frac{(T-1)Q_1}{(T-1)Q_1 + 2Q_2} \right]^{t^*+1}; t^* < T \quad (7)$$

Q_1 denota el número de especies detectadas en exactamente una sola unidad de muestreo, mientras que Q_2 es el número de especies detectadas en exactamente dos unidad de muestreo.

5.5.3. Análisis de las variables

Para el procesamiento estadístico de las variables se organizaron los datos en base a las variables explicativas: filogenia de los hospederos muestreados, de las especies de ectoparásitos, las variables medidas de composición de microhábitat y variables intrínsecas de los hospederos (sexo, comportamiento social y tipo de locomoción).

La carga ectoparasitaria fue estudiada en sus aspectos de prevalencia (número de individuos parasitados respecto al total), incidencia (presencia de ectoparásitos por individuo) y cantidad (intensidad de infestación) de ectoparásitos (García-De la Peña *et al*, 2010). Para enlazar las diferentes variables explicativas en una función que las correlacione con la incidencia y abundancia de ectoparásitos (variables respuesta), se optó por utilizar los modelos lineales generalizados o “GLM” (por sus siglas en inglés).

La ventaja de los GLM es que permiten utilizar datos cuyos residuales presentan distribuciones no normales (no paramétricas), como en el caso de conteos (Poisson) o datos de presencia/ausencia (binomial), sin la necesidad de realizar una transformación de la variable respuesta y sin asumir que la varianza es constante o que los errores sigan una distribución normal. Para la construcción del GLM se realiza una generalización flexible de una regresión lineal ordinaria (Nelder & Baker, 1972), partiendo de la ecuación lineal:

$$y = a + bx \quad (8)$$

Donde “x” es la variable independiente o explicativa, “y” es la variable respuesta o dependiente, “a” es el intercepto y “b” la pendiente.

La expresión lineal general de la ecuación (8) es la siguiente:

$$Y = B_0 + B_1X_1 + \dots + B_kX_k + e \quad (9)$$

Siendo para este caso “Y” la variable dependiente, $X_1, X_2, X_3, \dots, X_k$ son las variables independientes (predictoras de “Y”), “e” es el error aleatorio, y los parámetros: B_1, B_2, \dots, B_k .

En el caso del modelo lineal generalizado se tiene la variable dependiente generada por una función de distribución exponencial y cuya media (μ) depende de las variables independientes, unidas por una función de enlace (McCulloch, 2000):

$$E(Y) = \mu = g^{-1}(X\beta) \quad (10)$$

$E(Y)$ es el valor esperado de la variable respuesta Y ; $X\beta$ es el predictor lineal y g^{-1} es la función de enlace. Si bien “ X ” es representada por las variables explicativas, para la estimación de los parámetros (β), se usó los datos recolectados y métodos de máxima parsimonia, siendo aplicables también métodos de máxima cuasi-verosimilitud o técnicas de inferencia bayesiana (McCulloch, 2000).

En el estudio realizado se evaluó Y_1 : número de ectoparásitos por hospederos (abundancia) y Y_2 : incidencia de los ectoparásitos (presencia/ausencia); según los métodos utilizados para la capturas de los hospederos, solo se describió las variables de hábitat para los mamíferos pequeños terrestres, por lo que para los quirópteros de la familia Phyllostomidae las variables explicativas (X_1, X_2, \dots, X_n) que se analizaron fueron: sexo del hospedero, peso del hospedero y la tala, estimándose los parámetros de los predictores de mayor peso en el modelo ($\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n$).

Para los mamíferos pequeños terrestres, se evaluó por separado los roedores y los marsupiales, en relación a la abundancia e incidencia de ácaros Laelapidae, garrapatas Ixodidae y sifonápteros, analizándose las siguientes variables explicativas (X_1, X_2, \dots, X_n): sexo del hospedero, peso del hospedero, tala, hábitat (apertura del sotobosque, profundidad de la hojarasca, cubierta de dosel, sotobosque, área basal, número de palmeras, número de bambú y troncos caídos), carácter social del hospedero y tipo de locomoción del hospedero; estimándose los parámetros de los predictores de mayor peso en el modelo ($\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n$).

Los modelos lineales generalizados obtenidos tuvieron las estructuras:

$$Y_1 \sim \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_n X_n \quad (11)$$

Donde Y_1 es la variable respuesta representada por el número de ectoparásitos por hospedero, basada en conteos (Distribución de Poisson) y siendo $Y_1 = g(\mu)$, donde “ g ” es la función de enlace “Log”, $X\beta = \ln(\mu)$.

$$Y_2 \sim \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_n X_n \quad (12)$$

Además se definió Y_2 como la variable respuesta representada por la incidencia de los ectoparásitos, presencia/ausencia (Distribución binomial) y siendo $Y_2 = g(\mu)$, donde “g” es la función de enlace “Logit”, $X\beta = \ln(\mu/(1-\mu))$.

Previamente la realización de los modelos, las variables explicativas fueron seleccionadas aplicando la prueba de multicolinealidad, esto con el propósito de detectar variables correlacionadas (Graham, 2003). Esta prueba se basa en los factores de inflación de varianza generalizados (GVIF), que miden en qué medida la varianza de los coeficientes de regresión estimados ha sido inflada, en comparación con un contexto en el que las variables predictoras no estén correlacionadas.

El problema con la multicolinealidad en los modelos es que puede aumentar la varianza de los coeficientes de la regresión, lo cual los hace inestables y difíciles de interpretar (Graham, 2003). Valores de GVIF = 1 indica ausencia de correlación, valores entre 1 y 5 ($1 < \text{GVIF} < 5$) indican que hay correlación moderada, y mayores valores ($\text{GVIF} > 5$) indican alta correlación. Por otra parte, se consideró un ajuste de los GVIF para la dimensión del elipsoide de confianza: $\text{GVIF}^{1/(2 \cdot df)}$, donde “df” son los grados de libertad. Las variables explicativas que contribuyeron a la inflación de la varianza fueron descartadas para la realización de los modelos.

En los modelos obtenidos para el número de ectoparásitos (abundancia), debido a que se trató de datos de conteo se usó la función de enlace “Log” para una distribución de Poisson.

Debido a que los conteos de ectoparásitos están relacionados con el peso del hospedero, se optó por utilizar el peso como una variable “offset”, manteniendo la forma de la función logarítmica y trabajándose junto a las variables explicativas:

A partir de la estructura del modelo usando la función Log (Poisson):

$$\log \frac{\mu_x}{w_x} \sim \beta_0 + \beta_1 x \quad (13)$$

Donde “ μ_x ” es la variable respuesta de conteo de ectoparásitos en razón de “ w_x ”, el cual es el peso del hospedero, y “ $\beta_0 + \beta_1 x$ ” son los parámetros del intercepto y de la variable explicativa “ x ”. Se utiliza realiza la siguiente modificación:

$$\log \mu_x \sim \log w_x + \beta_0 + \beta_1 x \quad (14)$$

Pasando a ser “ $\log (w_x)$ ” una variable *offset*, en este caso el peso del hospedero. Permitiendo así ver el efecto de las variables explicativas con respecto al número de ectoparásitos y evitar sesgos debido al efecto del peso

En cuanto a los modelos utilizados para la incidencia, dado que los datos son ausencia/presencia de ectoparásitos por hospedero se utilizó la función “Logit”, correspondiendo a la distribución binomial de los datos, es decir, una variación solo en dos valores {0,1}. Para este caso la variable “peso” fue utilizada como otra variable explicativa, logaritmizada para la simplificación de su tratamiento.

En el tratamiento de las variables para las moscas de los murciélagos, se seleccionó a los hospederos de la familia Phyllostomidae para evitar cometer algún sesgo filogenético a nivel de familia; si bien esto contribuyó a homogeneizar las unidades de muestreo para datos basados en incidencia, también fue necesario emplear solamente los filostómidos con dieta principalmente frugívora, dado que hubo una abundancia de dicho gremio sobre los animalívoros (Ver Anexo 8.4).

Como variables explicativas solo se consideraron el sexo de los murciélagos filostómidos frugívoros y la tala, esto debido a que no se realizó caracterización del hábitat para murciélagos. Las variables respuestas para los modelos correspondieron al número de ectoparásitos (Streblidae) por hospedero y a la presencia/ausencia de los ectoparásitos en los hospederos (incidencia).

En cuanto a la influencia del microhábitat en la carga ectoparasitaria, se utilizó la caracterización de las 32 cuadrículas de muestreo para mamíferos pequeños no voladores, considerando las variables medidas para cada estación-trampa (estación de monitoreo) a 5 m de radio: Área basal, sotobosque (número promedio de plantas del nivel sotobosque), profundidad de hojarasca, número

de árboles (DAP \geq 5.0 cm.), densidad de paca (bambú), apertura de sotobosque, número de palmeras y número de troncos caídos. La apertura del dosel no se consideró debido a la obstrucción generada por el bambú (*Guadua spp*), lo cual imposibilitó la medición de dicha variable.

Para el tratamiento de las variables medidas se usó el promedio ponderado por sitio de estudio para las ocho variables, los cuales fueron estandarizados con la media aritmética (X) y desviación estándar (σ) de cada una de las variables de microhábitat ($n=8$, número de sitios de estudio); esto se realizó mediante el uso de la ecuación: $Z = (X-\mu)/\sigma$, siendo “Z” la variable estandarizada con media 0 y desviación estándar 1. Las variables estandarizadas obtenidas fueron previamente analizadas mediante la prueba de colinealidad, no encontrándose ninguna variable correlacionada.

Los modelos construidos se construyeron en función de la prevalencia de ácaros (Laelapidae) y garrapatas (Ixodidae) calculada para cada uno de los ocho bloques, separándose los huéspedes roedores de los marsupiales. Dichas variables respuesta de prevalencia de ectoparásitos se calculó como: número de roedores infestados con ácaros/ número total de roedores, número de marsupiales infestados con ácaros/ número total de marsupiales, número de roedores infestados con garrapatas/ número total de roedores, y número de marsupiales infestados con garrapatas/ número total de marsupiales, obteniéndose en total 4 modelos, usando para cada uno de ellos la función Logit, debido a la distribución binomial de las prevalencias ($0 \leq Y(x) \leq 1$).

Una vez elaborados los modelos, se usó el criterio de información de Akaike (AIC) para medir la calidad relativa de cada modelo estadístico en base al número de parámetros y a la máxima verosimilitud (Bozdogan, 1987):

$$AIC = 2k - 2 \ln(L) \quad (15)$$

Donde “k” es el número de parámetros del modelo (incluyendo el intercepto), y “L” es el valor máximo de la función de verosimilitud para el modelo estimado. Si el tamaño muestral “n” respecto a “k” es menor a 40 ($n/k < 40$), entonces se utiliza una corrección: $AIC_c = AIC + (2k.(k+1))/(n-k-1)$.

El mejor modelo tendrá por lo tanto el valor mínimo en el AIC, considerándose además los valores del delta de Akaike (ΔAIC) y Peso de Akaike (w_i) (Bozdogan, 1987). El delta de Akaike denota las diferencias en una serie de valores AIC, seleccionando el menor valor AIC dentro de un subconjunto de modelos (AIC_{min}) para a continuación calcular incrementos de AIC sobre ese valor ($\Delta AIC_i = AIC_i - AIC_{min}$), así los modelos serán altamente plausibles cuando sus ΔAIC estén en un rango de 0 a 2, disminuyendo la plausibilidad si tienen entre 4 a 7, o no teniéndola si los valores son mayores ($\Delta AIC > 10$) (Bozdogan, 1987).

El peso de Akaike se utilizó para determinar la plausibilidad de los modelos cuando estos son comparados, obteniéndose el peso relativo del i -ésimo modelo (w_i) de un conjunto de modelos seleccionados:

$$w_i = \exp\left(\frac{-0.5 \times \Delta AIC_i}{\sum_i (\exp(-0.5 \times \Delta AIC_i))}\right) \quad (16)$$

Es así que se pudo calcular la plausibilidad de los modelos lineales generalizados obtenidos en base al procesamiento de los datos colectados para las variables mencionadas y además estimar la importancia relativa de cada variable predictora, evaluándose las hipótesis predichas *a priori* para cada caso.

VI. RESULTADOS

6.1 Supuestos en abundancia de mamíferos pequeños y estructura de la vegetación

No se encontraron diferencias significativas entre los bosques talados y no talados en relación a la abundancia de los mamíferos pequeños y a la estructura de la vegetación (Tabla 2).

Esto si bien descarta que los cambios que se puedan observar entre la carga ectoparasitaria y la actividad de tala se deba a alteraciones en las poblaciones de hospederos y de la vegetación, cabe la posibilidad de otros factores que no han sido analizados los ocasionen, pudiendo también deberse al tamaño muestral utilizado para el análisis así como a sesgos en las variables seleccionadas u otros componentes no tomados en cuenta.

Tabla 2. Comparación de bosques talados y no talados

Variable comparada	p (<0.05)
Abundancia de mamíferos pequeños no voladores	0.943
Área basal	0.443
Densidad de Sotobosque	0.557
Troncos caídos	0.243
Profundidad de hojarazca	0.243
Número de árboles	0.557
Densidad de bambú	0.414
Sotobosque	0.343
Palmeras	0.829

Prueba de U de Mann-Whitney ($p < 0.05$)

6.2 Diversidad de ectoparásitos

Quirópteros:

En total se llegó a capturar y analizar 161 individuos de murciélagos (Chiroptera), de los cuales 59 (36.65%) estuvieron parasitados por dípteros (Streblidae y Nycteribiidae) o hemípteros (Polyctenidae). La familia Phyllostomidae fue la más abundante con 147 individuos capturados y analizados (91.30%), de los cuales 52 individuos estuvieron parasitados (35.37%), correspondiendo sus ectoparásitos a dípteros de la familia Streblidae (Ver Anexo 8.2).

Los 142 ectoparásitos colectados en total (de los órdenes Diptera y Hemiptera) correspondieron a 21 especies: 19 de la familia Streblidae, 1 de la familia Nycteribiidae y 1 de la familia Polyctenidae. Esto es reflejado por la baja abundancia de murciélagos de la familia Vespertilionidae, encontrándose solo un individuo de *Basilia* sp. (Diptera: Nycteribiidae) en un individuo de *Myotis riparus* (Chiroptera: Vespertilionidae), mientras que la especie *Hesperoctenes angustatus* (Hemiptera: Polyctenidae) estuvo relacionada a la familia de quirópteros Molossidae.

Debido a su mayor representatividad en las muestras, se optó por usar los datos en base a la incidencia de dípteros de la familia Streblidae sobre murciélagos filostómidos para la estimación de su diversidad en la cuenca del río Tahuamanu, eliminándose así un sesgo filogenético a nivel de familias.

Tabla 3. “Diversidad estimada de ectoparásitos Streblidae”

Diversidad	Observado	Estimado	S.E.	Límite inferior (95%)	Límite superior (95%)
Riqueza de especies (q=0)	19.000	25.083	6.040	20.200	49.844

Observado: En muestra de referencia; S.E.: Error estándar ($\alpha=0.05$), Límites: Intervalo de confianza (95%).

A partir de los datos de la muestra de referencia: número de filostómidos analizados ($T=147$), número total de incidencias ($U=66$), y riqueza observada ($S_{\text{obs}}=19$), el estimador no paramétrico de Chao usando el primer número de Hill ($q=0$) para datos de incidencia calculó una riqueza total de 25 especies de dípteros Streblidae para los filostómidos en el área de estudio (Ver Tabla 3).

Por otra parte, la extrapolación de la muestra de referencia ($n=147$) a una muestra hipotética de 294 murciélagos filostómidos ($n+m$) estima una riqueza de 23 especies de dípteros Streblidae ($q=0$), obteniéndose la curva de interpolación-extrapolación (Ver Figura 3). Además, en base a la muestra de referencia se pudo calcular un coverage (SC) de 0.895, lo que refleja un aceptable conocimiento de la comunidad evaluada (Ver Figuras 4 y 5).

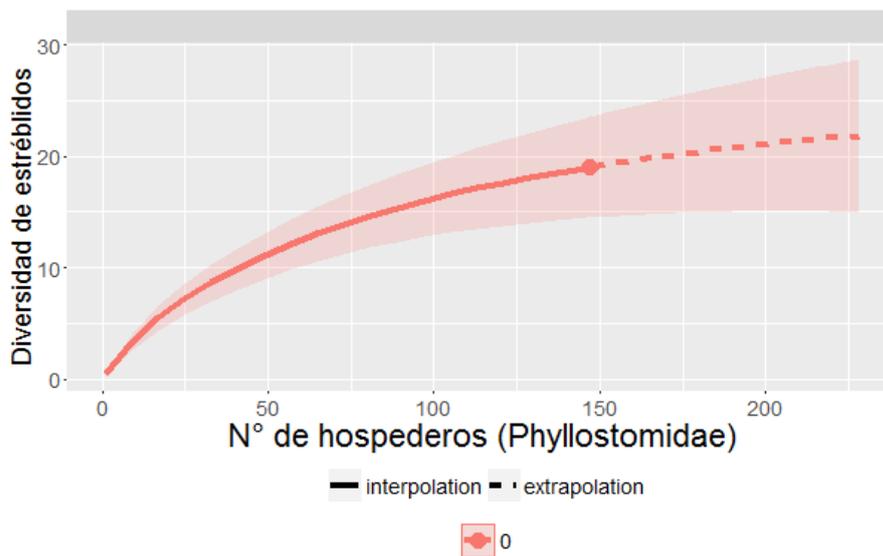


Figura 3. “Curva de acumulación para los dípteros Streblidae”, empleando el primer número de Hill ($q=0$).

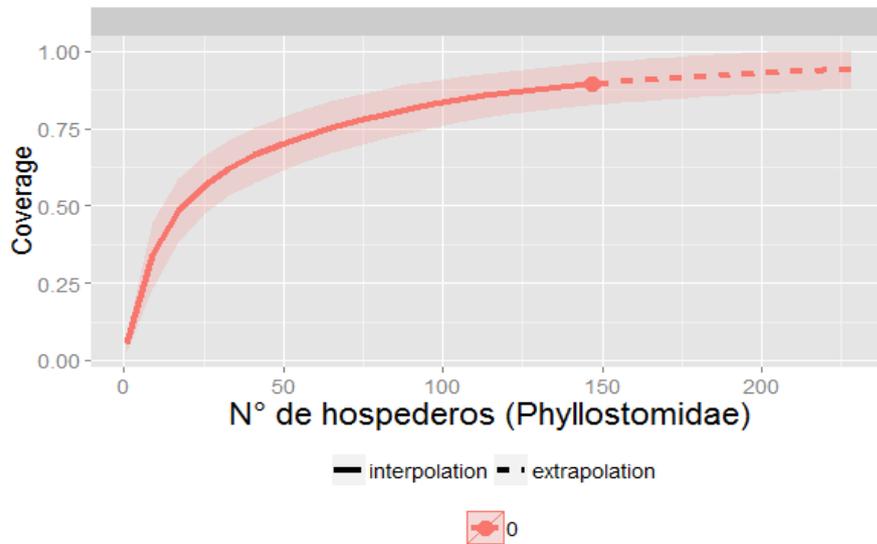


Figura 4. “Curva de Coverage de Streblidae empleando el primer número de Hill (q=0)”

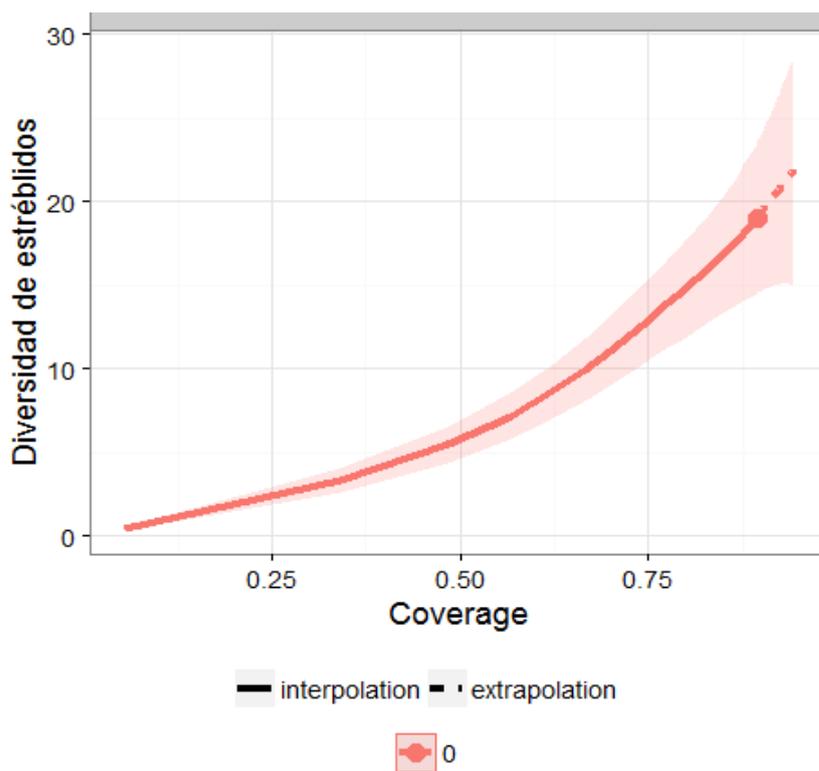


Figura 5. “Curva de completitud de Streblidae empleando los números de Hill (q=0)”

Para la comparación de los lugares con tala y sin tala se obtuvo las curvas de rarefacción-extrapolación respectivas, construyéndose cada una en base al

doble del tamaño de la menor muestra (Chao *et al*, 2014); para el presente caso los individuos filostómidos analizados en lugares con tala y sin tala fueron 56 y 91 respectivamente (unidades de muestreo para ectoparásitos), utilizando por ende para el análisis 112 individuos (Ver Fig. 6). No se llegó a encontrar diferencias respecto a la riqueza de especies, lo cual fue coherente con la similitud de especies observadas en las muestras de los bosques talados y no talados.

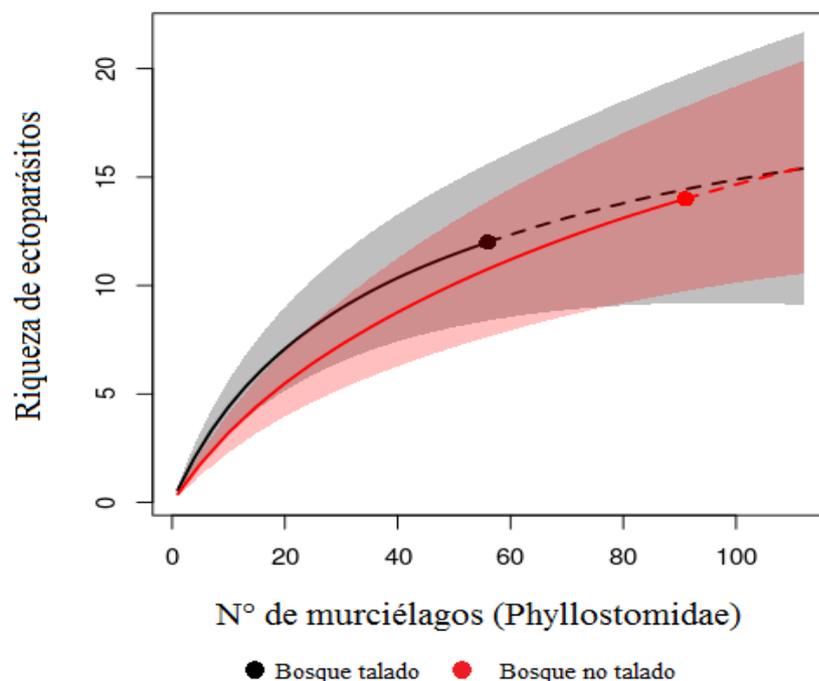


Figura 6. “Curvas de rarefacción-extrapolación de dípteros Streblidae para bosques talados y no talados empleando el primer número de Hill ($q=0$)”

Roedores y Marsupiales:

En el caso de los mamíferos pequeños no voladores, se capturó y analizó a un total de 114 individuos, de los cuales 49 (42.98%) fueron marsupiales (Didelphimorphia) y 65 (57.02%) fueron roedores (Rodentia). Los principales ectoparásitos encontrados en ambos grupos correspondieron a las familias Laelapidae (Acari: Mesosigmata), Ixodidae (Acari: Ixodida) y Rhopansyllidae (Insecta: Siphonaptera).

Del total de marsupiales, el 20.41% estuvo parasitado (10 individuos), correspondiendo 10.20% del total a los infestados con garrapatas (Ixodidae) y 10.20% del total a los infestados con ácaros (Laelapidae). Así mismo, del total de roedores, el 80% estuvieron parasitados (52 individuos), del total de parasitados, 24.62% estaban infestados con garrapatas, el 78.46% estaban infestados con ácaros y el 12.31% infestados con pulgas (Siphonaptera: Rhopansyllidae).

Para la comparación de la riqueza de especies se usó los datos de incidencia de la familia de ácaros Laelapidae sobre hospederos roedores, debido a su representatividad en las muestras. Los hospederos roedores analizados pertenecieron a las familias Cricetidae (63.08%) y Echimyidae (30.92%), en este último caso, los hospederos del género *Proechimys* mostraron relación con los ácaros *Tur* spp., mientras que los cricétidos presentaron mayor diversidad de ácaros (*Gigantolaelaps*, *Laelaps* y *Androlaelaps*).

Se llegó a identificar 10 especies (S.obs) de ácaros Laelapidae para los 41 roedores cricétidos analizados (T=41), de los cuales 82.93% estuvieron infestados (U=34). El cálculo de riqueza de especies usando el estimador de Chao para el primer número de Hill (q=0) indicó una cobertura total de las especies esperadas de ácaros para las especies de cricétidos muestreadas (Ver Tabla 4), lo que explica que la curva en base a los datos de incidencia obtenida alcanzó la asíntota (Ver Figura 7), estimándose un Coverage “SC” igual a 1 (Ver Figuras 8 y 9). Lo que implica que se colectó el total de especies esperadas según el modelo.

Tabla 4. “Diversidad estimada de ectoparásitos Laelapidae”

Diversidad	Observado	Estimado	S.E.	Límite inferior (95%)	Límite superior (95%)
Riqueza de especies (q=0)	10.000	10.000	0.565	10.000	11.656

Observado: En muestra de referencia; S.E.: Error estándar ($\alpha=0.05$), Límites: Intervalo de confianza (95%).

La construcción de curvas de rarefacción-extrapolación se utilizó para la comparación de los bosques talados y no talados en base a los datos de incidencia de los ácaros Laelapidae sobre hospederos roedores de la familia Cricetidae. Las curvas obtenidas para ambos casos se asemejaron debido a la similitud de especies encontradas y la alta incidencia de los ectoparásitos, obteniéndose un Coverage de 0.874 para los bosques talados (SC=0.874) y de 0.917 para los bosques no talados (SC=0.917) (Ver Figura 10).

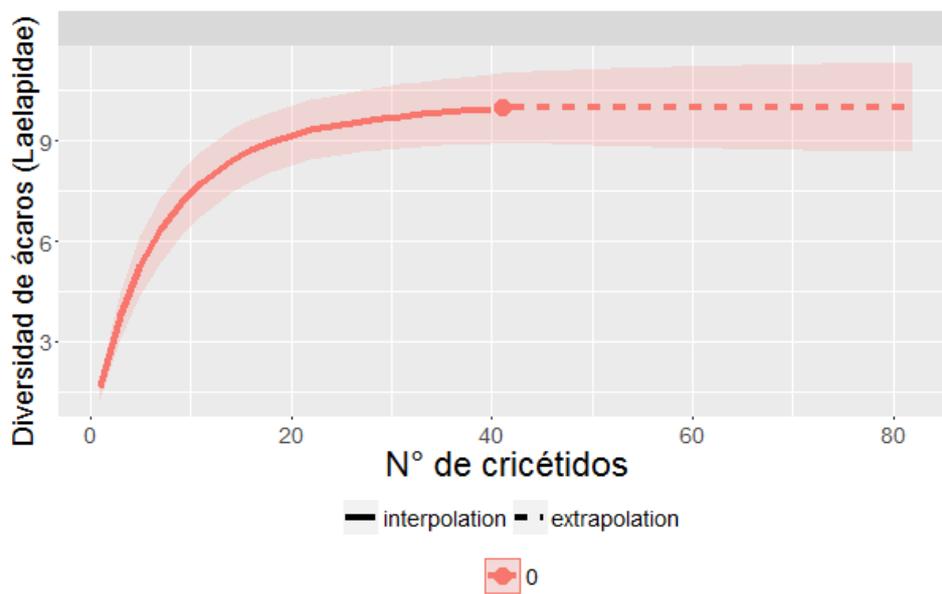


Figura 7. “Curva de acumulación para los ácaros Laelapidae empleando el primer número de Hill (q=0)”

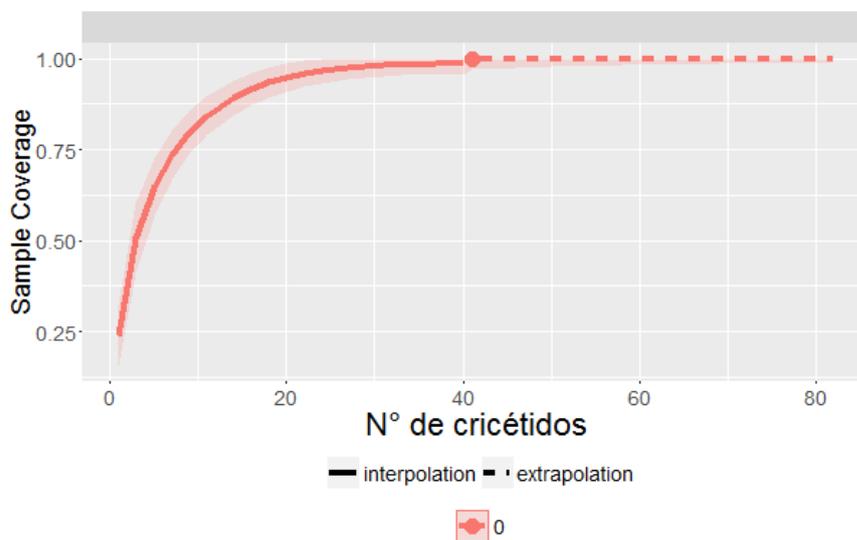


Figura 8. “Curva de Coverage de ácaros Laelapidae”

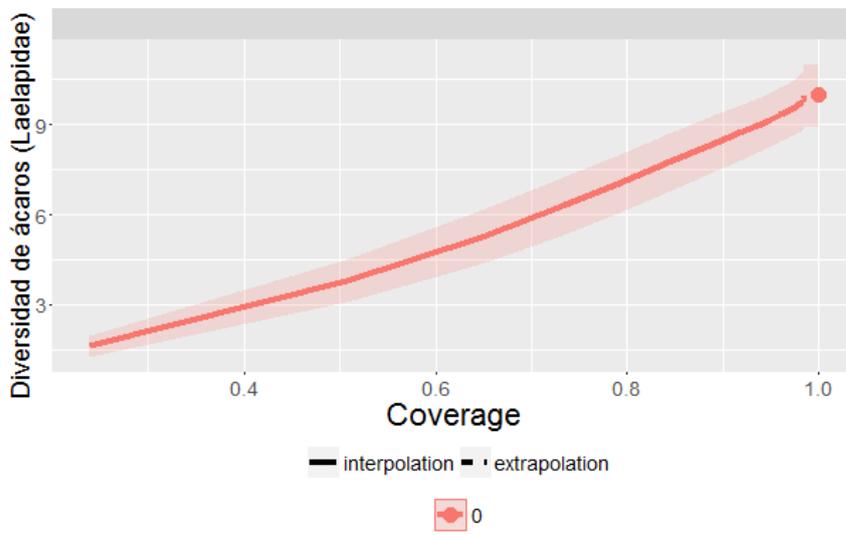


Figura 9. “Curva de Completeness de ácaros Laelapidae (q=0)”

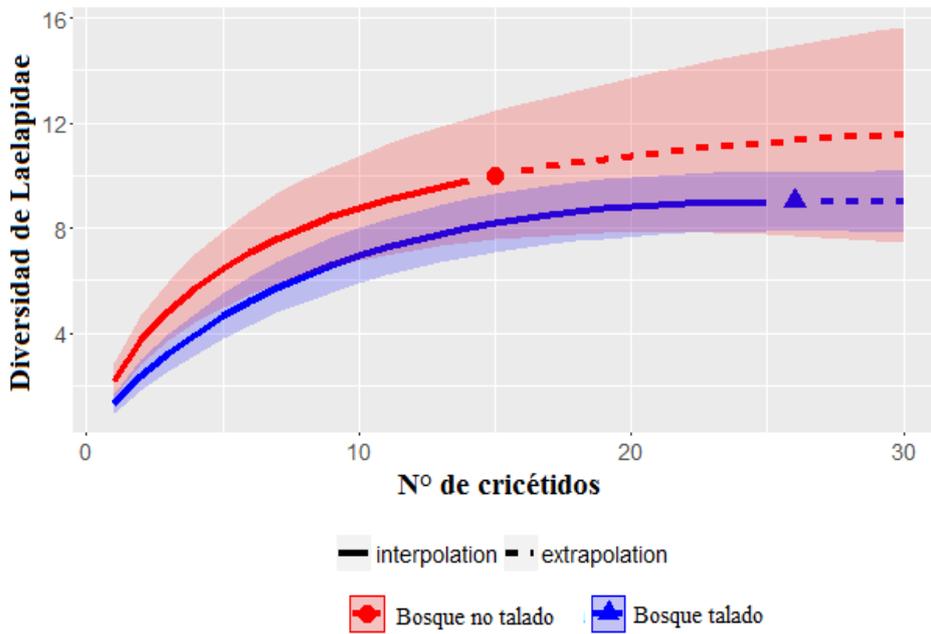


Figura 10. “Curvas de interpolación-extrapolación de ácaros Laelapidae para la comparación entre bosques talados y no talados (q=0)”

6.3 Análisis de la carga ectoparasitaria

De todos los modelos para abundancia de estréblidos en murciélagos filostómidos frugívoros, en base al Criterio de Información de Akaike (AIC), según el ΔAIC y el peso relativo de Akaike, se seleccionó el modelo que consideró la variable tala (Ver Tabla 5). Si bien la adición de las dos variables explicativas fue un modelo factible ($\Delta AIC < 2.0$), se optó por la menor cantidad de parámetros, identificando a la variable “sexo” como poco significativa en el modelo (Ver Tabla 7).

Tabla 5. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de abundancia de estréblidos en filostómidos frugívoros”

Modelo	AIC	AICc	ΔAIC	Weight
abundancia ~ offset(peso) + tala	393.2	393.5	0.0	0.533
abundancia ~ offset(peso)+ tala +sexo	394.0	394.5	1.1	0.315
abundancia ~ offset(peso)+tala*sexo	395.2	396.0	2.5	0.150
abundancia ~ offset(peso) (modelo nulo)	405.8	405.9	12.4	0.001
abundancia ~ offset(peso) + sexo	407.4	407.6	14.2	<0.001

AIC: criterio de información de Akaike, ΔAIC : delta de AIC, y Weight: peso de AIC.

Así, la principal variable en el modelo resultante fue la actividad de tala (Ver Tabla 5), estimándose una influencia positiva de la tala sobre el número de dípteros ectoparásitos de los hospederos filostómidos frugívoros. La corrección del coeficiente para la presencia de actividad de tala (0.7208 ± 0.1874) indicaría que en bosques con tala el número de ectoparásitos (Streblidae) por hospedero aumentaría en un factor de 2.056 (Ver figura 11).

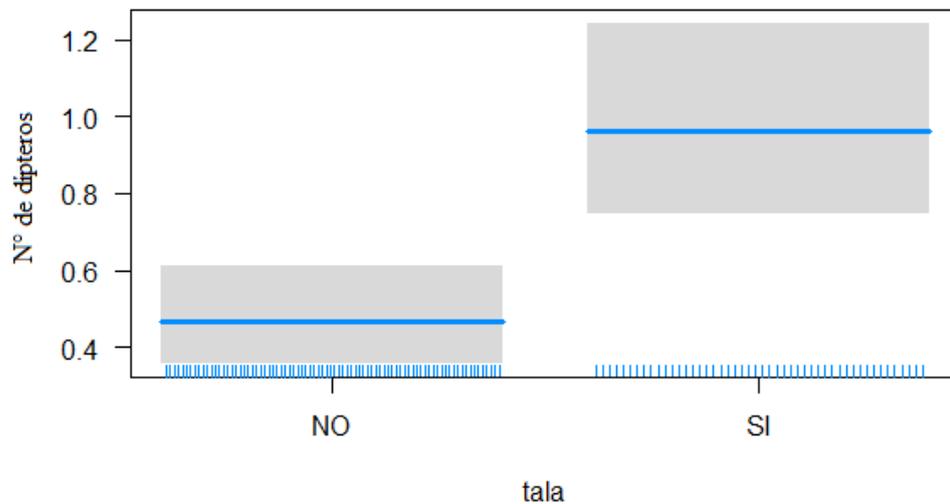


Figura 11. Influencia de la tala en el número de dípteros (Streblidae) por quiróptero filostómido de alimentación frugívora.

No se encontró diferencias significativas en la incidencia de los dípteros Streblidae en filostómidos de dieta frugívora en relación a su origen en sitios con tala y sin tala (Ver Tablas 6 y 7), no observándose tampoco en las muestras diferencias de prevalencia.

Tabla 6. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de incidencia de dípteros en filostomidos frugívoros”

Modelo	AIC	AICc	Δ AIC	Weight
incidencia ~ 1 (modelo nulo)	167.0	167.1	0.0	0.194
incidencia ~ peso	166.9	167.2	0.1	0.187
incidencia ~ peso + sexo	167.6	168.1	1.0	0.120
incidencia ~ sexo	168.1	168.4	1.2	0.104
incidencia ~ tala + peso	168.1	168.5	1.4	0.095
incidencia ~ tala	168.4	168.6	1.5	0.092

AIC: criterio de información de Akaike, Δ AIC: delta de AIC, y Weight: peso de AIC: criterio de información de Akaike, Δ AIC: delta de AIC, y Weight: peso de AIC.

Tabla 7. “Factores explicativos de la variación de la abundancia e incidencia de dípteros en murciélagos filostómidos frugívoros”

	Abundancia		Incidencia	
	Coefficiente ± S.E.	p	Coefficiente ± S.E.	p
(Intercepto)	-3.8048 ± 0.1348	<0.00001	-0.7047 ± 0.1864	0.0010
Peso	-	-	0.0158 ± 0.0096	0.0979
Tala(Sí)	0.7208 ± 0.1874	0.00012	0.4172 ± 0.3937	0.2892
Sexo(M)	0.2063 ± 0.1896	0.277	0.4960 ± 0.3961	0.2104

S.E.: error estándar ($\alpha=0.05$); Tala (Sí): Bosques talados. Valor p <0.05. Sexo (M): individuos machos. Peso es un offset en modelos de abundancia.

Las variables que mejor explicaron la cantidad de laelápidos por hospedero fueron la actividad de tala y la interacción de las variables tipo de locomoción y taxón filogenético (Ver Tabla 8), por otro lado, en el caso de la incidencia de laelápidos en mamíferos pequeños terrestres, el modelo seleccionado correspondió a la tala y a la interacción entre tipo de locomoción y taxón filogenético (Ver Tabla 9).

Tabla 8. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de abundancia de ácaros en mamíferos pequeños terrestres”

Modelo	AIC	AICc	Δ AIC	Weight
abundancia	~			
offset(peso)+tala+locomoción*taxa	2921.1	2922.9	0.0	1
abundancia	~			
offset(peso)+tala+locomoción+taxa	3293.6	3294.8	371.9	<0.001
abundancia ~ offset(peso) + tala*locomoción	3413.6	3414.8	492.0	<0.001
abundancia ~ offset(peso) + tala + locomoción	3414.9	3414.7	492.9	<0.001
abundancia ~ offset(peso) + tala	3817.8	3818.1	895.2	<0.001
abundancia ~ offset(peso) * tala	3817.8	3818.1	895.2	<0.001
abundancia ~ offset(peso) (Modelo Nulo)	3857.1	3857.2	934.3	<0.001

AIC: criterio de información de Akaike, Δ AIC: delta de AIC, y Weight: peso de AIC.

Se estimó que cantidad de ácaros (Laelapidae) por hospedero mamífero pequeño terrestre en lugares talados se incrementaría en un factor de 2.10

(0.7443 ± 0.074) (Ver Tabla 10), correspondiendo a un aumento significativo de aproximadamente el doble de la abundancia que en lugares no talados (Ver Figura 13).

Así mismo, los hospederos roedores parasitados mostraron tener menos cantidad de ácaros por hospedero que los marsupiales parasitados (-1.6215 ± 0.084) (Ver Figura 14), y según el tipo de locomoción, los mamíferos pequeños trepadores tenderían a tener la menor abundancia de ectoparásitos por hospedero (-4.6134 ± 0.247) (Ver Figura 15), sin embargo, el hecho de que los hospederos sean roedores y a la vez tengan hábitos trepadores, tendría un efecto mayor en la cantidad de ácaros por hospedero, incrementándose la abundancia de ácaros en un factor de 170.37 (5.1380 ± 0.282) (Ver Tabla 10).

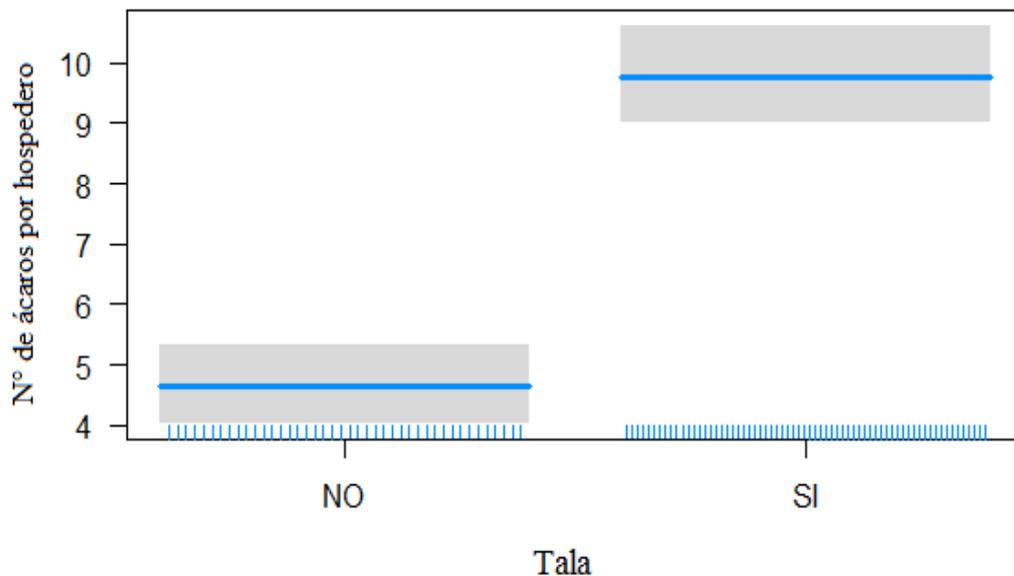


Figura 13. “Influencia de la actividad forestal en relación al número de ácaros por hospedero mamífero pequeño no volador”

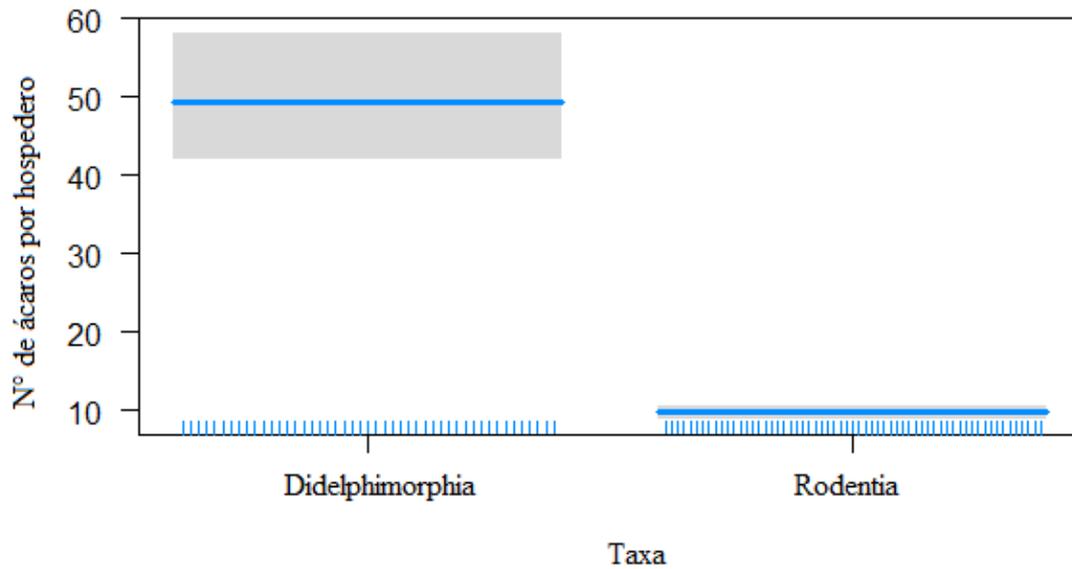


Figura 14. Influencia filogenética en la cantidad de ácaros por hospedero.

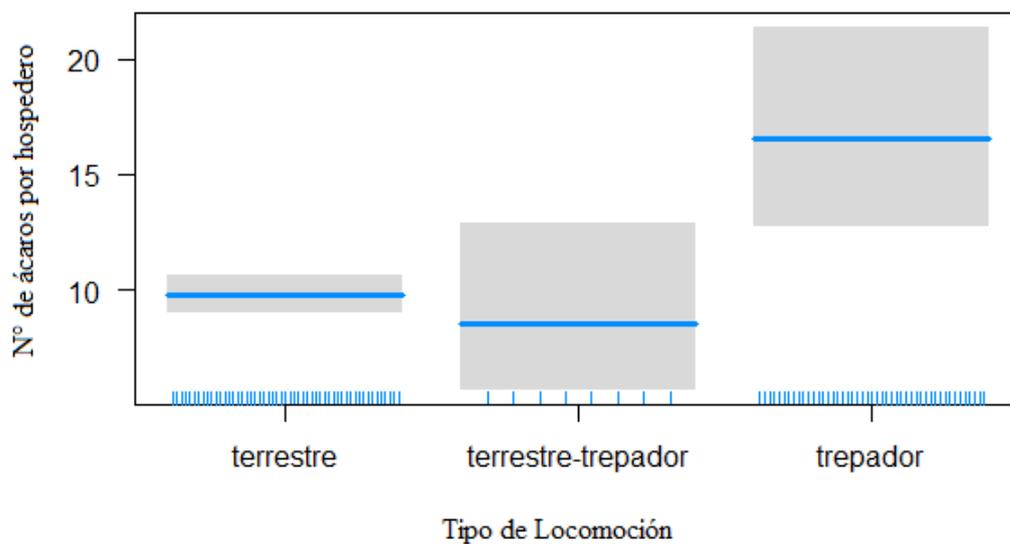


Figura 15. “Influencia del tipo de locomoción de los mamíferos pequeños no voladores y la cantidad de ácaros por hospedero”

En el modelo obtenido para la incidencia de ácaros en mamíferos pequeños terrestres se evidenció una notoria relación con el taxón filogenético y el tipo de locomoción del hospedero (Ver Tabla 9), no hallándose influencia alguna de la actividad de tala para explicar la presencia o ausencia de ácaros.

Tabla 9. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de incidencia de ácaros en mamíferos pequeños terrestres”

Modelo	AIC	AICc	ΔAIC	Weight
incidencia ~ locomoción + taxa	98.6	99.5	0.0	0.76
incidencia ~ locomoción*taxa	100.5	101.7	2.3	0.24
incidencia ~ tala + locomoción	120.7	121.5	22.0	<0.001
incidencia ~ locomoción	121.5	122.0	22.6	<0.001
incidencia ~ tala*locomoción	122.5	123.7	24.3	<0.001
incidencia ~ 1 (Modelo Nulo)	151.6	151.6	52.2	<0.001
incidencia ~ tala	151.9	152.2	52.7	<0.001

AIC: criterio de información de Akaike, ΔAIC: delta de AIC, y Weight: peso de AIC.

Se estimó que la probabilidad de incidencia en los hospederos roedores aumentaría a razón de 0.88 (3.525 ± 0.850) (Ver Tabla 10), tendiendo a estar más parasitados por ácaros que los marsupiales (Ver Figura 16). Por otra parte, de los tres tipos de locomoción evaluados para los mamíferos pequeños no voladores (terrestres, terrestres-trepadores, y trepadores), se evidenció que los que poseen locomoción terrestre-trepador tenderían a ser menos parasitados por ácaros (-2.1291 ± 0.824), disminuyendo en 53% la probabilidad de tener laelápidos (Ver Tabla 10).

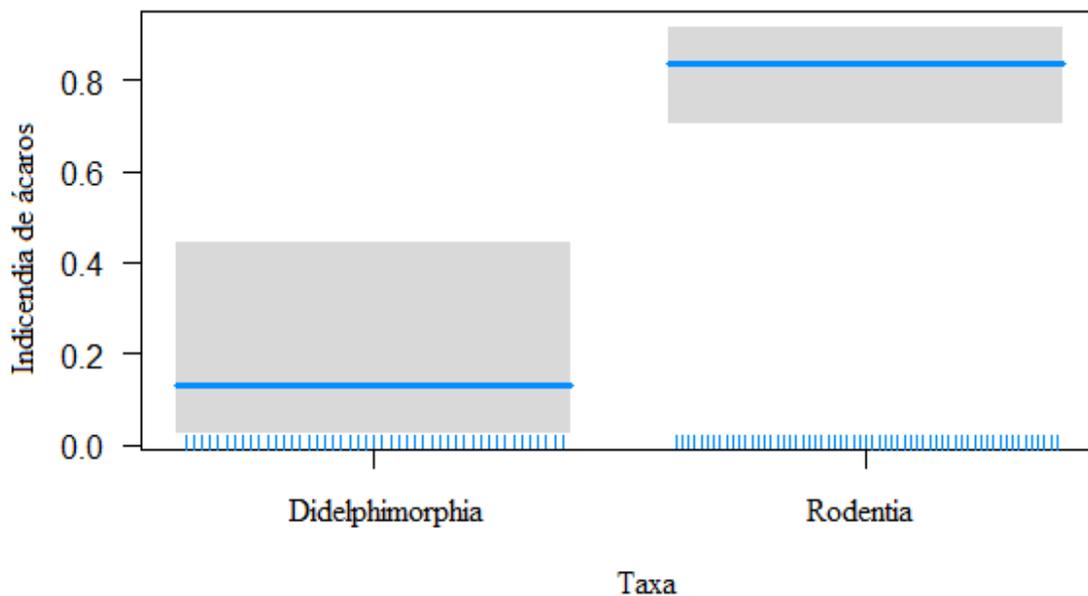


Figura 16. Influencia filogenética en la incidencia de ácaros.

Tabla 10. Factores explicativos de la variación de la abundancia e incidencia de ácaros entre mamíferos pequeños no voladores

	Abundancia		Incidencia	
	Coefficiente ± S.E.	p	Coefficiente ± S.E.	p
(Intercepto)	-0.8233 ± 0.073	<0.00001	-1.907 ± 0.855	0.02571
Taxa (Roedores)	-1.6215 ± 0.084	<0.0001	3.525 ± 0.850	<0.0001
Terrestre-trepador	-0.1338 ± 0.213	0.529	-2.1291 ± 0.824	0.00979
Trepador	-4.6134 ± 0.247	<0.0001	-0.2569 ± 0.839	0.75942
Tala (Sí)	0.7443 ± 0.074	<0.0001	-	-
Trepador:Roedor	5.1380 ± 0.282	<0.0001	-	-

S.E.: Error estándar; Valor $p < 0.05$

El modelo que mejor explicó el número de ixódidos por hospedero mamífero pequeño no volador fue el que incluyó la adición de las variables tala, tipo de locomoción y taxón filogenético (Ver Tabla 11).

Tabla 11. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de abundancia de garrapatas en mamíferos pequeños terrestres”

Modelo	AIC	AICc	ΔAIC	Weight
abundancia ~ offset(peso) + tala +taxa+locomoción	193.9	195.7	0.0	0.9796
abundancia ~ offset(peso) + tala +taxa*locomoción	202.8	204.1	8.4	0.146
abundancia ~ offset(peso) + tala + taxa	206.6	207.4	11.8	0.0027
abundancia ~ offset(peso) + tala*taxa	207.4	207.9	12.2	0.0022
abundancia ~ offset(peso) + tala	208.9	209.7	14.0	<0.001
abundancia ~ offset(peso) (Modelo Nulo)	329.6	330.4	134.7	<0.001

AIC: criterio de información de Akaike, ΔAIC: delta de AIC, y Weight: peso de AIC.

La actividad de tala tuvo un efecto significativo para explicar la cantidad de garrapatas (Ixodidae) en los mamíferos pequeños terrestres (Ver Figura 17), estimándose un incremento en 5.37 veces la cantidad de garrapatas por hospedero en los lugares con tala respecto a los sin tala (1.681 ± 0.369) (Ver Tabla 13), Además, se identificó que los hospederos roedores tenderían a estar parasitados en menor medida por garrapatas que los marsupiales (Ver Figura 18), disminuyendo en un 78.52% (-1.538 ± 0.369) la cantidad de garrapatas por

hospedero en roedores (Ver Tabla 13). Mientras que en el caso de la variable explicativa tipo de locomoción, se evidenció que en los mamíferos pequeños no voladores de carácter trepador la cantidad de garrapatas por hospedero disminuye en un 63.21% (-1.008 ± 0.427).

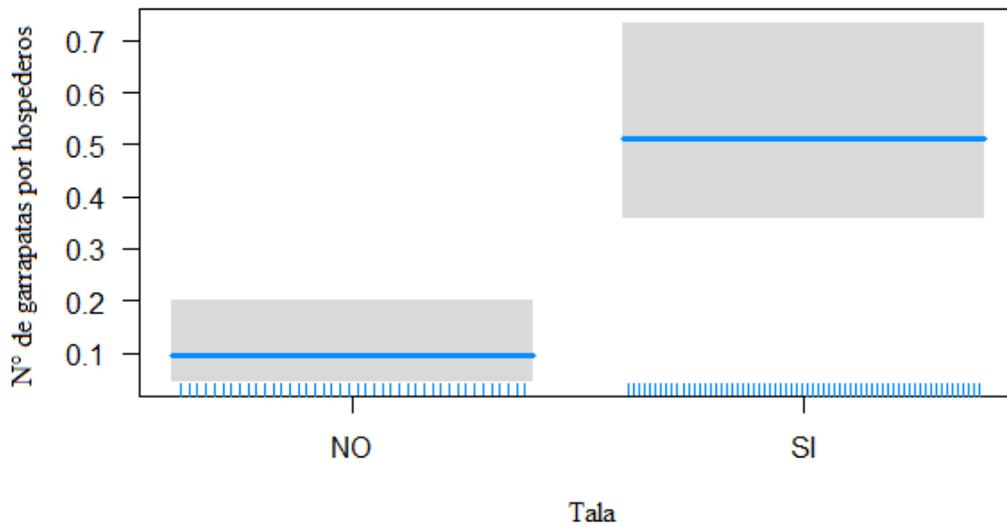


Figura 17. “Influencia de la actividad forestal en relación al número de garrapatas por hospedero mamífero pequeño no volador”

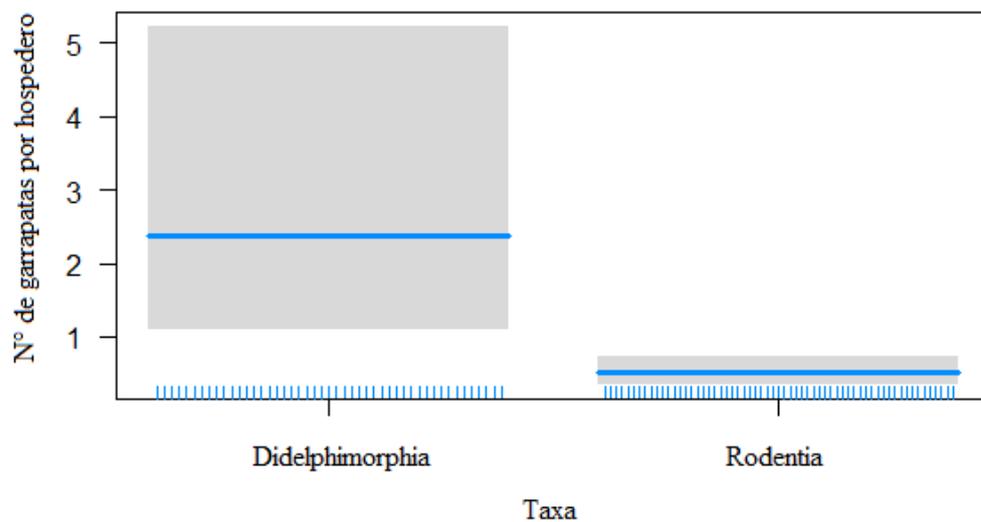


Figura 18. “Influencia filogenética en el número de garrapatas por hospedero”.

Tabla 12. “Selección de los Modelos Lineales Generalizados para datos de incidencia de garrapatas en mamíferos pequeños terrestres”

Modelo	AIC	AICc	ΔAIC	Weight
incidencia ~ peso				
+locomoción+taxa+tala	88.0	89.8	0.0	0.2459
incidencia ~ peso+locomoción	89.1	89.9	0.1	0.2332
incidencia ~ locomoción+peso+taxa	89.4	90.6	0.8	0.1613
incidencia ~ locomoción+peso*taxa	89.0	90.8	1.0	0.1514
incidencia ~ peso*locomoción	90.0	91.8	2.0	0.0904

AIC: criterio de información de Akaike, ΔAIC: delta de AIC, y Weight: peso de AIC.

Para explicar la incidencia de garrapatas en mamíferos pequeños terrestres, se seleccionó el modelo que incluyó la adición de las cuatro variables explicativas (Ver Tabla 12). La variable que tuvo mayor significancia fue el tipo de locomoción (Ver Tabla 13), se estimó que mamíferos pequeños no voladores de carácter trepador presentaron la menor probabilidad de incidencia (Ver Figura 19), disminuyendo esta en 89.38% (-3.575 ± 1.150 , $p < 0.05$). En cuanto a la actividad de tala, tuvo una leve influencia en relación a la incidencia de garrapatas en mamíferos pequeños no voladores (Ver Figura 20), siendo ligeramente mayor en lugares talados, aunque no de forma significativa (1.135 ± 0.651 , $p = 0.081$) (Ver Tabla 13).

Tanto en el modelo obtenido para la cantidad de garrapatas por hospedero mamífero pequeño no volador, como en el modelo de la incidencia de garrapatas, se estimó que los hospederos roedores fueron los que menor abundancia e incidencia de garrapatas tuvieron, aunque en el segundo caso no se pudo visualizar un efecto significativo (-1.487 ± 0.931 , $p = 0.110$) (Ver Tabla 13).

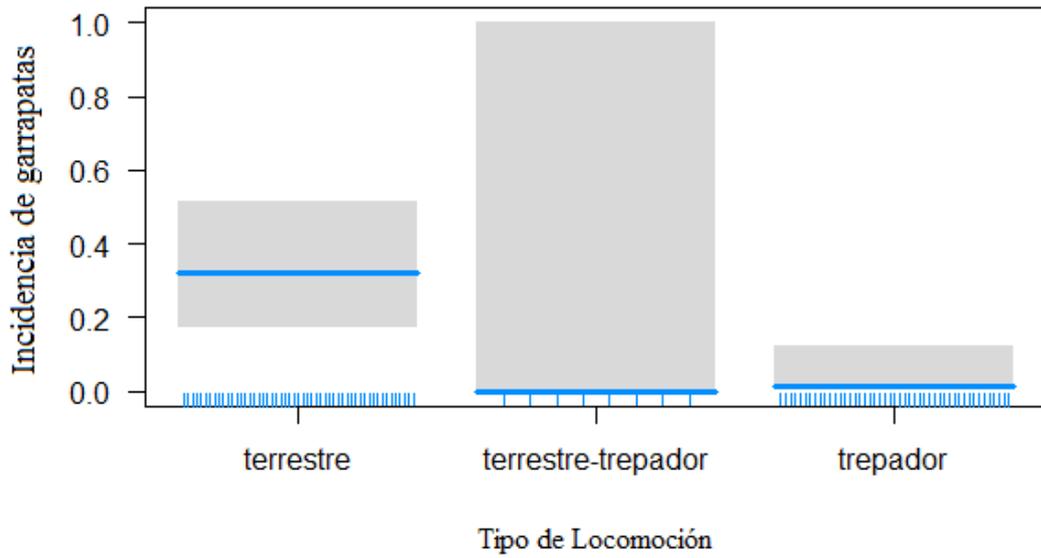


Figura 19. "Relación entre el tipo de locomoción de los mamíferos pequeños no voladores y la incidencia de garrapatas"

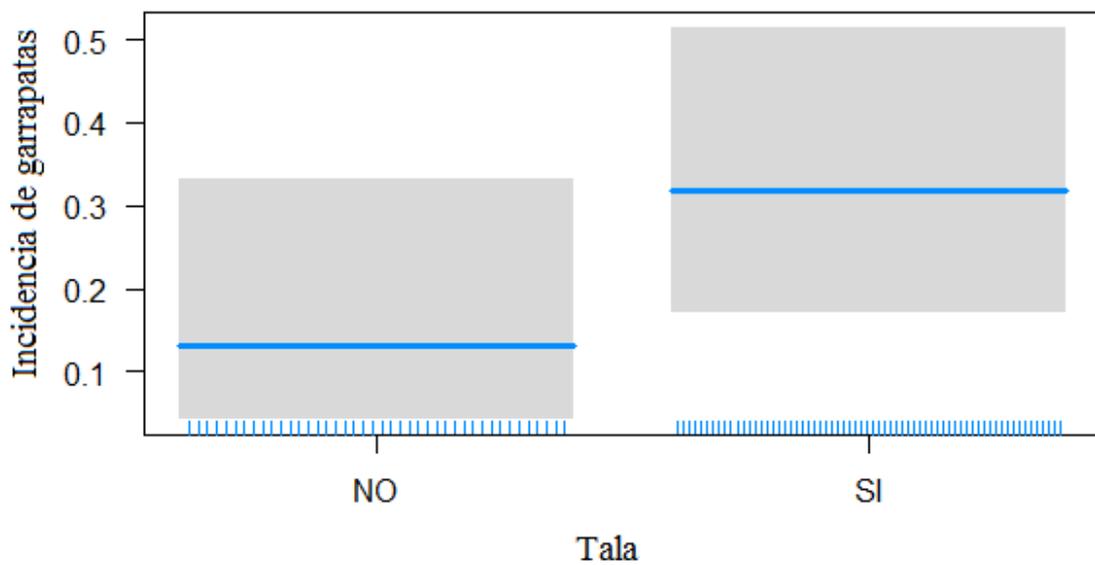


Figura 20. "Relación entre la actividad forestal y la incidencia de garrapatas en mamíferos pequeños no voladores"

Tabla 13. “Factores explicativos de la variación de la abundancia e incidencia de garrapatas entre mamíferos pequeños no voladores”

	Abundancia		Incidencia	
	Coefficiente ± S.E.	<i>p</i>	Coefficiente ± S.E.	<i>p</i>
(Intercepto)	-4.946 ± 0.446	<0.0001	-0.715 ± 0.890	-1.347
Taxa (Roedores)	-1.538 ± 0.369	<0.0001	-	-
Trepador	-1.008 ± 0.427	0.018	-2.407 ± 0.787	0.002
Tala (Sí)	1.681 ± 0.369	<0.0001	0.949 ± 0.601	0.114

S.E.: Error estándar; Valor $p < 0.05$.

6.4 Evaluación de los componentes del Microhábitat

No se llegó a identificar relaciones significativas ($p > 0.05$) de las variables del hábitat para explicar la prevalencia de ácaros y garrapatas en los hospederos roedores y marsupiales. Ninguna de las ocho variables explicativas de los componentes del microhábitat ni la variable categórica “tala” (presencia de actividad de tala) tuvo efecto sobre el número de roedores y marsupiales infestados por ácaros y garrapatas (Ver Tabla 14), no evidenciándose relaciones de las nueve variables independientes por separado ni de sus interacciones.

Tabla 14. “Modelos lineales generalizados para la evaluación del componente de hábitat en función de la prevalencia de ectoparásitos”

variable respuesta	variables explicativas	AICc	<i>p</i>
prevalencia de ácaros en roedores	AB + SB + TC + PH + arb + DP + DS + pal + tala	18.85	>0.99
prevalencia de ácaros en marsupiales	AB + SB + TC + PH + arb + DP + DS + pal + tala	18.30	>0.99
prevalencia de garrapatas en roedores	AB + SB + TC + PH + arb + DP + DS + pal + tala	19.53	>0.99
prevalencia de garrapatas en roedores	AB + SB + TC + PH + arb + DP + DS + pal + tala	19.04	>0.99

AB: área basal, SB: sotobosque, TC: troncos caídos, PH: profundidad de hojarazca, arb: n° de arboles, DP: densidad de paca, DS: densidad de sotobosque, pal: n° de palmetras, tala: bosque talado. El valor de significancia $p < 0.05$

VII. DISCUSIÓN

7.1 Diversidad de ectoparásitos

En el presente estudio se encontraron relaciones ectoparásito-hospedero reportadas anteriormente en otros bosques amazónicos (Lareschi & Velazco, 2013, De Araújo *et al*, 2012; Del Pilar *et al*, 2015, Barbier & Graciolli, 2016). Esto posiblemente se deba a que estos ectoparásitos presentan en su mayoría ciclos de vida simples, parasitando a un rango limitado de especies de hospederos, y siendo transmitidos típicamente por contacto físico (Gettinger *et al*, 2011; Esser *et al*, 2016).

La especificidad de ciertas especie de ectoparásitos hace que la riqueza de ectoparásitos estimada total varíe según se capturan nuevas especies de hospederos (Dick *et al*, 2007), motivo por el cual la comparación entre bosques talados y no talados fue realizada con hospederos similares, reduciendo el sesgo filogenético lo más que se pudo, tanto para murciélagos como para roedores y marsupiales.

Los estimadores usados para el cálculo de la diversidad de ectoparásitos y su comparación ("Números de Hill") incorporan la frecuencia relativa y la riqueza de las especies en una muestra, expresando los resultados en número efectivo de especies (Chao *et al*, 2014); es así que la diversidad se convierte en una función basada en el esfuerzo empleado, incrementándose a medida que se utilice mayor esfuerzo hasta estimar una asíntota. Para el caso específico de los ectoparásitos, el esfuerzo de muestreo está dado por los hospederos capturados, usando datos en base a incidencia (Colwell *et al*.2005; Chao *et al*, 2014). Si bien se pudo estimar la diversidad de ectoparásitos para murciélagos frugívoros de la familia Phyllostomidae y para roedores de la familia Cricetidae de la Cuenca del Tahuamanu, y a su vez comparar la riqueza estimada entre los bosques según la perturbación ocasionada por la tala, los datos obtenidos solo son aplicables a las especies de las familias evaluadas. En el caso de los

roedores se llegó a la completitud de especies de ectoparásitos correspondientes a las especies de hospederos cricétidos, sin embargo, no descarta la adición de otras especies de ectoparásitos presentes en mamíferos pequeños que no fueron registradas en este estudio, probablemente debido a su baja abundancia o rareza en las muestras.

En los bosques talados y no talados evaluados en este estudio no se encontró una diferencia significativa en la riqueza estimada de especies de moscas de murciélagos y ácaros de roedores. Bush *et al.* (2013) evaluaron el tamaño de fragmentos de bosques y la riqueza de aves y sus ectoparásitos, llegando a encontrar una fuerte relación negativa entre el tamaño de los fragmentos y la riqueza de piojos (Phthiraptera), observando la ausencia de géneros de ectoparásitos en los fragmentos más pequeños aún con presencia de sus especies de hospederos.

Si bien las mayoría de especies de ectoparásitos y hospederos encontradas tanto en las zonas taladas como no taladas fueron similares, se pudo confirmar la especificidad de algunas especies de ectoparásitos por un rango reducido de especies de hospederos, esto según lo mencionado haría que dichas especies de parásitos fuesen más susceptibles, inclusive a la reducción de la densidad poblacional de sus hospederos. Mborá *et al.* (2009) señalan que en bosques perturbados por actividades humanas, la riqueza de endoparásitos de los primates generalistas *Procolobus rufomitatus* (Peters, 1879) y *Cercocebus galeritus* (Peters, 1879) tiende a ser mayor debido a la mayor densidad poblacional de sus hospederos. Así, la riqueza global de parásitos sería la variable más factible para comparar, siendo mejor centrarse en un género o familia de hospederos, empleado en el presente trabajo.

7.2 Análisis de la carga ectoparasitaria

Los ectoparásitos, a diferencia de los endoparásitos, son más afectados por variables del entorno del hospedero, tanto climáticas (temporada seca, temporada húmeda, temperatura, etc.) como sociales (hábitos de manutención, carácter social, gremios, etc.), el grado y la manera en que estas influyen

depende del ciclo de vida del ectoparásito y su especificidad (Sponchiado *et al*, 2015). Factores que influyen la diversidad de ectoparásitos en el caso de las especies de murciélagos son mayormente del entorno: distribución geográfica, comportamiento, y tamaño del hospedero, así como la forma del refugio o dormitorio y la competencia con otros ectoparásitos (Marshall, 1982).

El presente estudio se realizó en época seca, dado la imposibilidad de acceso a las concesiones durante época húmeda, pudiendo haber tenido esto repercusión en ciertos grupos de ectoparásitos como las pulgas (Siphonaptera), las cuales tuvieron baja prevalencia y diversidad. A pesar de ello, Young *et al.* (2015) no encontraron diferencias significativas entre la precipitación anual y las pulgas de mamíferos pequeños en la savana africana, salvo una relación con la intensidad de pulgas por individuo y prevalencia de pulgas en el roedor *Saccostomus mearnsi*; lo cual indicaría que la forma en que afectan las variables ambientales también diferiría entre las especies de los grupos de ectoparásitos, teniendo que considerar que las estimaciones realizadas para la diversidad de ectoparásitos en el presente trabajo solo son para la temporada seca.

Una variable que dificultó la comparación entre la diversidad de ectoparásitos de bosques talados y no talados fue la competencia interespecífica de los mismos, ocurriendo esto principalmente en los ectoparásitos de murciélagos, observándose poca co-ocurrencia entre especies de estréblidos en este estudio. Sebastián *et al.* (2008) evaluaron la co-ocurrencia de las especies de dípteros de la familia Streblidae *Trichobius joblingi*, *Strebla guajiro* y *Speiseria ambigua* en *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae), encontrando solo una correlación negativa entre *S. guajiro* y *S. ambigua*, a pesar de ello llegan a señalar que cuando la abundancia de una de las especies de dípteros es alta, la de otros tenderá a ser baja. Algo parecido es encontrado por Linhares & Komeno (2000), identificando una relación negativa entre la ocurrencia simultánea de los dípteros *Aspidoptera falcata* y *Megistopoda próxima* en el filostómido *Sturnira lilium*. Esto sugiere la necesidad de incrementar el tamaño de muestra para tener una idea más clara de la riqueza de ectoparásitos.

De Araújo Santos *et al.* (2012) sugirieron que el microclima, el tamaño del hospedero y sus hábitos de comportamiento (tipo de refugio y colonia) favorecen al ectoparasitismo de dípteros en murciélagos, además indican que en bosques fragmentados el efecto del borde favorecería a la infestación y diversidad de dichos ectoparásitos. Esbérard *et al.* (2012) indican que los individuos juveniles de *Carollia perspicillata* presentan mayor grado de infestación de estréblidos (Diptera: Streblidae), debido a la transmisión por parte de las hembras lactantes y a que suelen pasar más tiempo en el refugio hasta que aprenden a volar. Si bien, en el presente trabajo solo se analizó individuos capaces de volar (adultos y sub-adultos), solo se evidenció en estos la relación entre el peso de los murciélagos de la familia Phyllostomidae y la abundancia de estréblidos, sin una clara predilección por individuos sub-adultos.

En cuanto al sexo del hospedero, Rui & Graciolli (2005) no observaron diferencias comportamentales ligadas al sexo que favorezcan o comprometan la infestación de estréblidos en los murciélagos filostómidos *Artibeus lituratus* y *Sturnira lilium*, determinando solo una mayor tendencia de ectoparásitos en verano y otoño. Sin embargo, Komeno & Linhares (1999) identifican la preferencia del estréblido *Trichobius joblingi* por individuos machos adultos de *C. perspicillata*, sugiriendo que esto pueda deberse al predominio de machos en las colonias de los murciélagos analizados y al comportamiento de las hembras en descansar en lugares aislados durante el período reproductivo. En los resultados encontrados en relación a la abundancia e incidencia de estréblidos en hospederos filostómidos no se identificó una preferencia por el sexo del hospedero, a pesar de observarse una ligera mayor tendencia en individuos machos, aunque no significativa.

Aguar & Antonini (2016) indican que hay diferencias de prevalencia e intensidad de infestación según la especie de ectoparásito, señalando la mayor abundancia de los estréblidos *Trichobius furmani* y *Strebla wiedemanni* en huéspedes específicos. Esto sugeriría que las variables propias del hospedero (especie, sexo, tipo de refugio, comportamiento y tamaño) influenciarían a cada especie de ectoparásito de distinta forma. Por otra parte, se pudo determinar la mayor intensidad de parasitismo en los bosques talados, corroborando el

mayor grado de infestación en ambientes perturbados (De Araújo Santos *et al*, 2012). A pesar de ello, no se descarta la influencia de la composición vegetal propia del bosque, así como de los tipos de refugios o lugares de percha, los cuales pueden ser una consecuencia de la afectación de la primera.

Las características del refugio que determinan el grado de infestación y abundancia de estréblidos son el material con el que está construido y el tamaño de la colonia de murciélagos, siendo las estructuras de mayor durabilidad y cerradas las que favorecen la transmisión de estos ectoparásitos (Patterson *et al* 2007). Esto se debe a la forma de transmisión de las moscas de los murciélagos, las hembras grávidas almacenan en su interior los primeros estadios larvales, abandonando su hospedero para depositar las larvas próximas a empupar en el sustrato del refugio, en el cual estas completan su metamorfosis, y ya adultas buscan un hospedero en el refugio para parasitar (Dick & Patterson, 2007). A mayor tiempo de permanencia de los hospederos en el refugio se tiene mayor probabilidad de infestación (por ejemplo, huecos de árboles). Así mismo, refugios temporales (como las hojas) que son abandonados en corto tiempo tienden a estar menos infestados (Ter Hofstede & Fenton, 2005). Si bien no se analizó el tipo de refugio de murciélagos en las zonas evaluadas, es probable que esta pueda ser un factor a tomar en cuenta para explicar las diferencias encontradas en la carga parasitaria en murciélagos.

En estudios realizados por Pilosof *et al.* (2012) encontraron que el incremento demográfico (perturbación antropogénica), la temperatura y precipitaciones influenciaban la prevalencia de dípteros ectoparásitos de *Artibeus planirostris*, *Carollia perspicillata* y *Pteronotus parnelli*. La perturbación de los bosques por actividades como la fragmentación tiende a alterar la composición y cobertura vegetal, lo cual cambia la disponibilidad de refugios, como huecos en árboles y palmeras (Cottontail *et al*, 2009), pudiendo esto perjudicar o favorecer a las especies de sus parásitos. En el caso de bosques fragmentados con bambú (*Guadua* spp.), Cortés-Delgado & Pérez-Torres (2011) indican que la dificultad de vuelo al interior del bosque ocasionaría una menor abundancia de murciélagos comparada con el borde, el cual tienda a tener mayor cantidad de individuos aunque menor diversidad, dominando las especies frugívoras. Esto

tendría implicancias tanto en la diversidad de los ectoparásitos encontrados como en la mayor abundancia de los mismos en bosques perturbados, pudiendo haber efectos enmascarados por la paca o bambú, la estructura propia del bosque y las condiciones ambientales.

Los mamíferos pequeños no voladores difirieron según los ectoparásitos analizados. En este estudio se trabajó con los ácaros (Laelapidae) y garrapatas (Ixodidae) debido a la mayor representatividad de ambos, pudiendo haber tenido la técnica de extracción repercusiones en otros tipos de ectoparásitos como los piojos (Phtitaptera), debido a su tamaño, y las pulgas (Siphonaptera) por la posibilidad de abandono del hospedero durante la manipulación. Otras técnicas que también evitan el sacrificio de los mamíferos (Eads *et al*, 2013) no fueron utilizadas debido al tiempo de extracción y a la posibilidad de generar estrés de los hospederos.

Aunque se llegó a identificar una relación negativa entre los hospederos roedores y la abundancia de ácaros de la familia Laelapidae por hospedero, la incidencia de dichos ácaros fue mayor en los roedores que en los marsupiales. Martins-Hatano *et al.* (2002) encontraron alta especificidad de los ácaros laelápidos por sus hospederos, indicando predominancia de las hembras adultas de dichos ectoparásitos dado que los machos y estadíos ninfales tienden a permanecer en las madrigueras del hospedero. Las relaciones específicas de los laelápidos también fueron evidenciadas en el presente trabajo, corroborando la preferencia de los géneros *Laelaps* y *Gigantolaelaps* por los roedores (Gettinger, 1992), los cuales tuvieron la mayor prevalencia de ácaros.

Si bien, los marsupiales didélfidos también estuvieron parasitados por ácaros de la familia Laelapidae, estos tuvieron baja prevalencia, encontrándose únicamente a *Androlaelaps* sp. en dichos hospederos; cabe destacar que este ácaro ha sido encontrado parasitando diferentes especies de mamíferos pequeños (Nava *et al*, 2003; Bittencourt & Rocha, 2003; Sponchiado *et al*, 2015; Holwell *et al*, 2016), correspondiendo a ectoparásitos generalistas, aunque según análisis morfométricos algunas especies podrían ser en realidad complejos, como *Androlaelaps fahrenheitz* (Silva de la Fuente, 2014). En los

hospederos analizados en el presente trabajo, se encontró al ácaro *A. fahrenheiti* tanto en roedores como marsupiales, los últimos con menor incidencia, aunque los que resultaron estar parasitados tuvieron mayor abundancia de ácaros, esto debido a su mayor tamaño, influenciando en la relación negativa general entre la abundancia de laelápidos y los hospederos roedores, la cual resulta positiva para el resto de géneros encontrados de laelápidos, dado su especialización en roedores (Nava *et al*, 2003; Gettinger *et al*, 2005).

Si bien los hospederos trepadores (arbóreos) tuvieron menor abundancia de laelápidos por hospedero, roedores cricétidos como *Oecomys bicolor* y *Oligorizomys microtis*, ambos con hábitos trepador y semi-trepador respectivamente, presentaron incidencias similares a los roedores terrestres. Gentinger & Owen (2016) encontraron patrones de infestación parecidos entre los laelápidos *Gigantolaelaps oudemansi* y *Laelaps acuminata* sobre los roedores terrestres *Hylaeamys* y *Euryoryzomys* y el roedor arbóreo *Oecomys bicolor*, lo cual refuerzaría la preferencia por los hospederos roedores encontrada en el presente estudio indiferente al tipo de locomoción.

Krasnov *et al.* (2013) evaluaron la abundancia y especificidad del hospedero respecto al tamaño de ácaros hematófagos (Gamasidae) en 28 regiones del paleoártico, determinando que sus proporciones dependerían de la ecología de sus hospederos, siendo específicos para una cantidad determinada de especies de hospederos. Esto confirmaría la alta especificidad observada en el presente trabajo, que a su vez refuerza la afinidad por las variables de taxón filogenético y tipo de locomoción, que son propias del hospedero.

Los bosques perturbados por la tala mostraron una mayor intensidad de infestación (abundancia) de laelápidos en mamíferos pequeños. Avenant *et al.* (2011) indica que las comunidades de roedores cambian en ambientes alterados, disminuyendo en diversidad y siendo favorecidas las especies generalistas que usan más de un hábitat. Debido a que la mayoría se trata de ectoparásitos especializados principalmente en roedores pequeños, su diversidad y la abundancia depende de la de sus hospederos (Friggens & Beier, 2010; Estébanes-González *et al*, 2011; Krasnov *et al*, 2013). No

obstante, Carmichael *et al.* (2007) destaca la importancia de las variables ambientales, encontrando que la humedad y la precipitación influyen en la abundancia del ácaro *Gigantolaelaps mattogrossensis* en el roedor *Oryzomys palustris*.

A pesar de no haberse identificado diferencias entre la diversidad de los bosques talados y no talados, la abundancia de ácaros laelápidos en los bosques perturbados por las actividades de tala pudo deberse a la propia estructura del bosque o a los cambios en la misma que afectó a la comunidad de mamíferos terrestres no voladores, así como a las variables ambientales, considerando además que esta puede variar con el cambio de las condiciones climáticas (Sponchiado *et al.*, 2015), acentuándose o disminuyendo. Desafortunadamente, no se realizaron evaluaciones en época de lluvias para analizar esta posibilidad.

En cuanto a las garrapatas (Metastigmata: Ixodidae), su ciclo de vida influye en su grado de especificidad, tendiendo los adultos a tener predilección por ciertas especies de mamíferos de mayor tamaño (Soares *et al.*, 2015), mientras que las ninfas tienden a parasitar mamíferos pequeños, principalmente roedores (Díaz *et al.*, 2009; Guglielmo *et al.*, 2011). Allan *et al.* (2003) identifican que en bosques fragmentados el hospedero de las ninfas de *Ixodes scapularis*, el roedor *Peromyscus leucopus*, incrementa su población, determinando una relación inversa entre el tamaño de los fragmentos y la densidad de ninfas infectantes en el suelo del bosque. En el presente trabajo se evidenció algo similar, llegándose a determinar que en los bosques perturbados por la tala la abundancia de garrapatas en mamíferos pequeños no voladores fue mayor que en bosques no talados.

Otro factor relacionado a las ninfas de las garrapatas que altera positivamente su prevalencia en intensidad es la humedad (Randolph & Storey, 1999), por lo que los patrones de infestación observados podrían cambiar con el clima, siendo más elevados en época de lluvias. A pesar de ello, en ectoparásitos con ciclos de vida indirecto, como las pulgas y garrapatas, la abundancia de los hospederos tendría un mayor efecto sobre la prevalencia e incidencia (Young *et al.*, 2015). Krasnov *et al.* (2007) indica que el aumento en la disponibilidad de

hospederos altera la intensidad media y prevalencia de ninfas de *Ixodes* spp. de forma diferente según especie y estadio, revelando un efecto de dilución en *I. ricinus* pero no en *I. trianguliceps*, probablemente explicada por las diferencias en la tasa de reproducción de ambas especies así como su especificidad.

Los hospederos didélfidos suelen presentar mayor grado de infestación con ixódidos que los roedores (Díaz *et al*, 2009), tal como se reporta en el presente trabajo. Esto estaría asociado al mayor tamaño de los didélfidos, dado que individuos de ixódidos adultos son encontrados en estos, mientras que las larvas y ninfas abundan más en hospederos roedores (Díaz *et al*, 2007; Brites-Neto *et al*, 2013), variando dentro de los mismos el grado de infestación de ninfas según su especie y estadio; acorde a ello, Díaz *et al*, (2009) encuentran una mayor infestación de ninfas de *I. luciae* en *Hylaeamys perenensis* e *H. yunganus* que en *Oligoryzomys microtis*, mientras que los adultos de *I. luciae* fueron encontrados principalmente en el marsupial *Philander opossum*.

7.3 Evaluación de los componentes del Microhábitat

Los cambios en los componentes del microhábitat y de la cobertura vegetal por perturbaciones antropogénicas son factores que alteran la distribución y diversidad de mamíferos pequeños (Mena & Medellín, 2010; Naxara *et al*, 2009), así como alteran la prevalencia de sus ectoparásitos (Young *et al*, 2015). La selección de las características adecuadas del ambiente y el tamaño del microhábitat depende de la especie del hospedero y su nicho ecológico (Tietje & Vreeland, 1997; Arnan *et al*, 2014), variando la diversidad de los mismos con la cantidad de microhábitats disponibles en el ensamblaje, e indirectamente la diversidad y prevalencia de sus ectoparásitos (Nava *et al*, 2003).

En este estudio se tomó en consideración las características de la composición vegetal y componentes propios de los bosques amazónicos con bambú, como la densidad del bambú (*Guadua* spp.) y el número de palmeras (Arecaceae). A pesar de la influencia de la cobertura vegetal y las características del entorno

en los ectoparásitos (Young *et al*, 2015), tanto para su ciclo de vida como para la selección de lugares para la actividad de búsqueda del hospedero por parte de las formas infectantes (Godfrey *et al*, 2011), no se llegó a identificar relación alguna entre las características del hábitat y la prevalencia de laelápidos e ixódidos en roedores y marsupiales didélfidos. Lo cual podría haberse debido a sesgos dentro del estudio o a características propias del bosque no tomadas en cuenta bosque (Naxara *et al*, 2009).

El presente estudio fue realizado en bosques con bambú, la forma en la que el bambú altera los bosques ha sido evidenciada en asociación con los árboles caídos por el viento (Nelson, *et al*. 2001), estos parches generados se cierran rápidamente con el bambú, dado su alta tasa de crecimiento y reproducción, inhibiendo especies grandes (Silveira, 2005), dicha sucesión ecológica se ha descrito como favorable a especies “pioneras” de ciclo de vida corto y alta demanda lumínica (Silman *et al*, 2003), como: *Pseudobombax septenatum* (Bombacaceae), *Cordia* sp.(Boraginaceae), *Bixa* (Bixacaceae), *Cecropia* sp. (Cecropiaceae) y *Alchornea* sp. (Euphorbiaceae). Una forma en que se regeneraría el bosque ha sido propuesta con base a los eventos de muerte del bambú (luego de su florecimiento) dando oportunidad para que las especies inhibidas repueblen los parches o que estos sean re-invadidos por bambú (Griscom & Ashton, 2003, De Carvalho *et al*, 2013).

En el caso de la actividad forestal en bosques de bambú, cuando un árbol en es talado, los claros generados tienden a cerrarse rápidamente con bambú, dañando a los árboles de crecimiento lento e impidiendo su regeneración (Silman, *et al* 2003; Lima, *et al*. 2012). Estos eventos de sucesión secundaria ocurren con muchas especies de árboles aprovechadas en concesiones forestales en bosques con bambú para la industria maderera, por lo que las actividades de tala disminuyen la disponibilidad de refugios y alimento para los mamíferos pequeños (Drickamer 1990; Henriques & Alho, 1991).

Se han identificado efectos del bambú del género *Guadua* en la dinámica de los bosques de la Amazonía (Medeiros *et al*, 2013), llegándose a determinar una relación negativa con los árboles adultos mayores de 5 cm de diámetro (Silman *et al*, 2003; Lima *et al*, 2012) y una positiva con la densidad de árboles

menores de 5 cm de diámetro (Lima *et al*, 2012). Por otra parte, se ha encontrado similitudes entre comunidades de palmeras establecidas en zonas con presencia de tallos de *Guadua* sp. (Silman *et al*, 2003).

Las relaciones encontradas entre los bosques talados y no talados podrían enmascarar un efecto de las sucesiones secundarias del bambú así como de la propia composición de cada bosque, por lo que para tener una visión más clara de la forma en que impacta la perturbación de tala y la fragmentación causada por la apertura de trochas carrozables se recomienda estudios a largo plazo en parcelas de bosque antes de la extracción de madera y después de esta. Además, dada la importancia del entorno en el contagio con ectoparásitos, sería necesario incluir el microclima y la estacionalidad, así como otras variables que describan mejor la complejidad de hábitat.

Aunque no se pudo evidenciar diferencias significativas entre la abundancia general de mamíferos pequeños en bosques talados y no talados, ni tampoco en cuanto a la estructura de la vegetación; las diferencias obtenidas en la carga ectoparasitaria de los mamíferos pequeños pueden deberse a otros factores no analizados en el presente estudio, que pueden darse como consecuencia de la perturbación debido a la actividad forestal, como el tipo de refugio, el tamaño de las colonias de mamíferos pequeños, la disponibilidad de alimento y la fragmentación del bosque (distancia al borde).

Finalmente, en este trabajo se presentan los primeros registros de ectoparásitos de mamíferos pequeños para la cuenca alta del río Tahuamanu, siendo un aporte a la biodiversidad del país, y pudiendo ser utilizado como referencia en futuras investigaciones, además de evidencias sobre la especialización de los ectoparásitos, lo cual puede dar nociones de co-evolución y de ecología, además de resaltar la importancia en conocer los factores que alteran la dinámica de vectores de enfermedades. De hecho, el conocimiento sobre cómo los cambios en la composición vegetal originados por la actividad forestal afectarían a los ectoparásitos de mamíferos pequeños a penas empiezan a entenderse y este trabajo contribuye con información inédita en esta parte del país.

VIII. CONCLUSIONES

- Según los resultados obtenidos, la carga ectoparasitaria de mamíferos pequeños en bosques talados de la cuenca del Río Tahuamanu, tiende a ser mayor en su aspecto de abundancia o intensidad de infestación que en bosques no talados.
- La incidencia y prevalencia de los ectoparásitos en mamíferos pequeños están más relacionados a los factores intrínsecos (comportamiento del hospedero, sexo del hospedero, etc.) que a factores del entorno.
- Las variaciones en la diversidad de ectoparásitos están relacionadas a las variaciones en la diversidad de los mamíferos pequeños dado su grado de especialización.
- Los roedores con hábitos principalmente trepadores presentan mayor infestación de ácaros de la familia Laelapidae, mientras que roedores y marsupiales trepadores tienden a presentar menos abundancia e incidencia de garrapatas de la familia Ixodidae.
- No se encontraron evidencias de que los componentes de microhábitat evaluados afecten la prevalencia de ectoparásitos de roedores y marsupiales.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Abba, A. M., Udrizar Sauthier, D. E., Bender, J. B., & Lareschi, M. (2001). Mites (Acari: Laelapidae) associated with sigmodontinae rodents in Entre Ríos Province, Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96(8), 1171-1172.
2. Acosta, R., & Morrone, J. J. (2003). Clave ilustrada para la identificación de los taxones supraespecíficos de Siphonaptera de México. *Acta zoológica mexicana*, (89), 39-53.
3. Aguiar, L. M., & Antonini, Y. (2016). Prevalence and intensity of Streblidae in bats from a Neotropical savanna region in Brazil. *Folia Parasitologica*, 63, 024.
4. Allan, B. F., Keesing, F., & Ostfeld, R. S. (2003). Effect of forest fragmentation on Lyme disease risk. *Conservation Biology*, 17(1), 267-272.
5. Altizer S, Nunn CL, Thrall PH, Gittleman JL, Antonovics J, Cunningham A A, Pedersen AB. Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2003; 517-547.
6. Araujo-Murakami, A., Paniagua, N., Cayola, L., Jørgensen, P. M., Valdes, O., Macuapa, E., & Calzadilla-Tomianovich, M. (2009). Diversidad y estructura florística del bosque de llanura y palmar de pantano amazónico preandino en el sector de Chalalan, Parque Nacional Madidi, Bolivia. *Kempffiana*, 5(1), 3-27.
7. Arnan, X., Comas, L., Gracia, M., & Retana, J. (2014). Composition and habitat use of small mammals in old-growth mountain forests. *Journal of Natural History*, 48(7-8), 481-494.
8. Autino, A. G., Claps, G. L., Barquez, R. M., & Díaz, M. M. (2011). Ectoparasitic insects (Diptera: Streblidae and Siphonaptera:

Ischnopsyllidae) of bats from Iquitos and surrounding areas (Loreto, Peru). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 106(8), 917-925.

9. Autino, G., Claps, G.L., & Barquez R.M. (1999). Insectos ectoparásitos de muerciélagos de las yungas de la argentina. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 78: 119-169.
10. Avenant, N. (2011). The potential utility of rodents and other small mammals as indicators of ecosystem'integrity'of South African grasslands. *Wildlife Research*, 38(7), 626-639.
11. Barbier, E., & Graciolli, G. (2016). Community of bat flies (Streblidae and Nycteribiidae) on bats in the Cerrado of Central-West Brazil: hosts, aggregation, prevalence, infestation intensity, and infracommunities. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 51(3), 176-187.
12. Bittencourt, E. B., & Rocha, C. F. D. (2003). Host-ectoparasite specificity in a small mammal community in an area of Atlantic Rain Forest (Ilha Grande, State of Rio de Janeiro), southeastern Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98(6), 793-798.
13. Bonvicino, C. R., Oliveira, J. A. D., & D'Andrea, P. S. (2008). Guia dos roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa-OPAS/OMS, 120.
14. Bossi, D. E. P., Linhares, A. X., & Bergallo, H. D. G. (2002). Parasitic arthropods of some wild rodents from Juréia-Itatins Ecological Station, state of São Paulo, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 97(7), 959-963.
15. Bozdogan, H. (1987). Model selection and Akaike's information criterion (AIC): The general theory and its analytical extensions. *Psychometrika*, 52(3), 345-370.

16. Brites-Neto, J., Nieri-Bastos, F. A., Brasil, J., Duarte, K. M. R., Martins, T. F., Veríssimo, C. J., ... & Labruna, M. B. (2013). Environmental infestation and rickettsial infection in ticks in an area endemic for Brazilian spotted fever. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 22(3), 367-372.
17. Bush, S. E., Reed, M., & Maher, S. (2013). Impact of forest size on parasite biodiversity: implications for conservation of hosts and parasites. *Biodiversity and conservation*, 22(6-7), 1391-1404.
18. Cantor, M., Ferreira, L. A., Silva, W. R., & Setz, E. Z. F. (2010). Potential seed dispersal by *Didelphis albiventris* (Marsupialia, Didelphidae) in highly disturbed environment. *Biota Neotropica*, 10(2), 45-51.
19. Carmichael, J. A., Strauss, R. E., & McIntyre, N. E. (2007). Seasonal Variation of North American Form of *Gigantolaelaps mattogrossensis* (Acari: Laelapidae) on Marsh Rice Rat in Southern Coastal Texas. *Journal of medical entomology*, 44(1), 80-84.
20. Casella, J. (2011). Diet of *Didelphis aurita* and *Micoureus paraguayanus* and the fruit availability in a semideciduous Atlantic forest in Southern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, 6(2), 85-93.
21. Cayuela, L. (2006). Deforestación y fragmentación de bosques tropicales montanos en los Altos de Chiapas, México. Efectos sobre la diversidad de árboles. *Revista Ecosistemas*, 15(3).
22. Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67.
23. Clark D.B. (1990). The role of disturbance in the regeneration of Neotropical moist forest. En: Bawa K. y Hadley M. Eds. *Reproductive*

Ecology of Tropical Rain Forest Plants, pp. 291-315, Parthenon Publishing, Park Ridge, Nueva Jersey.

24. Clarke, F. M., Pio, D. V., & Racey, P. A. (2005). A comparison of logging systems and bat diversity in the Neotropics. *Conservation Biology*, 19(4), 1194-1204.
25. Coley, K. (2015). Identification Guide to Larval Stages of Ticks of Medical Importance in the USA.
26. Colwell, R. K., Chang, X. M., & Jing, C. (2005). Interpolando, extrapolando y comparando las curvas de acumulación de especies basadas en su incidencia. In *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*(pp. 73-84). GORFI.
27. Converse, S. J., Block, W. M., & White, G. C. (2006). Small mammal population and habitat responses to forest thinning and prescribed fire. *Forest ecology and management*, 228(1), 263-273.
28. Cortés-Delgado, N., & Pérez-Torres, J. (2011). Habitat edge context and the distribution of phyllostomid bats in the Andean forest and anthropogenic matrix in the Central Andes of Colombia. *Biodiversity and Conservation*, 20(5), 987-999.
29. Cottontail, V. M., Wellinghausen, N., & Kalko, E. K. V. (2009). Habitat fragmentation and haemoparasites in the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Phyllostomidae) in a tropical lowland forest in Panamá. *Parasitology*, 136(10), 1133-1145.
30. Cusack, J. J., Wearn, O. R., Bernard, H., & Ewers, R. M. (2015). Influence of microhabitat structure and disturbance on detection of native and non-native murids in logged and unlogged forests of northern Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 31(01), 25-35.
31. D'Andrea, PS., Gentile, R., Cerqueira, R., Grelle, Cev., Horta, C. and Rey, L., 1999. Ecology of small mammals in a Brazilian rural area. *Rev. Bras. Zool*, vol. 16, no. 3, p. 611-620.

32. Dantas-Torres, F., Siqueira, D. B., Rameh-De-Albuquerque, L. C., Denisson Da Silva, E. S., Zanotti, A. P., Ferreira, D. R., ... & Marvulo, M. F. (2010). Ticks infesting wildlife species in Northeastern Brazil with new host and locality records. *Journal of medical entomology*, 47(6), 1243-1246.
33. De Araújo Santos, F. G. (2012). Ectoparasitismo em uma assembléia de morcegos em um fragmento florestal no estado do Acre, Brasil. *Acta Veterinaria Brasilica*, 6(3), 211-218.
34. De Carvalho, A. L., Nelson, B. W., Bianchini, M. C., Plagnol, D., Kuplich, T. M., & Daly, D. C. (2013). Bamboo-dominated forests of the southwest Amazon: detection, spatial extent, life cycle length and flowering waves. *Plos One*, 8(1), e54852.
35. Debárbora, V. N., Mangold, A. J., Oscherov, E. B., Guglielmone, A. A., & Nava, S. (2014). Study of the life cycle of *Amblyomma dubitatum* (Acari: Ixodidae) based on field and laboratory data. *Experimental and applied acarology*, 63(1), 93-105.
36. Del Pilar Tarquino-Carbonell, A., Gutiérrez-Díaz, K. A., Galindo-Espinosa, E. Y., Reinoso-Flórez, G., Solari, S., & Guerrero, R. (2015). ECTOPARASITES ASSOCIATED WITH BATS IN NORTHEASTERN TOLIMA, COLOMBIA. *Mastozoología Neotropical*, 22(2), 349-358.
37. Díaz de Pascual, A. (1993). Caracterización del hábitat de algunas especies de pequeños mamíferos de la selva nublada de Monte Zerpa, Mérida. *Ecotropicos*, 6(1), 1-9.
38. Díaz, M. M., & Linares García, V. H. (2012). Refugios naturales y artificiales de Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en la selva baja en el Noroeste de Perú. *Gayana (Concepción)*, 76(2), 117-130.
39. Díaz, M. M., Aguirre, L. F., & Barquez, R. M. (2011). Clave de identificación de los murciélagos del cono sur de Sudamérica. *Centro de Estudios de Biología Teórica y Aplicada*, Cochabamba, Bolivia, 104.

40. Díaz, M. M., Nava, S., & Guglielmone, A. A. (2009). The parasitism of *Ixodes luciae* (Acari: Ixodidae) on marsupials and rodents in Peruvian Amazon. *Acta Amazonica*, 39(4), 997-1002.
41. Díaz, M. M., Nava, S., Venzal, J. M., Sanchez, N., & Guglielmone, A. A. (2007). Tick collections from the Peruvian Amazon, with new host records for species of *Ixodes* Latreille, 1795 (Acari: Ixodidae) and *Ornithodoros* Koch, 1844 (Acari: Argasidae). *Systematic and Applied Acarology*, 12(2), 127-133.
42. Dick CW, Patterson BD (2007) Against all odds: explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *Int J Parasitol* 37: 871–876.
43. Dick, C. W., Gettinger, D., & Gardner, S. L. (2007). Bolivian ectoparasites: A survey of bats (Mammalia Chiroptera). *Comparative Parasitology*, 74(2), 372-377.
44. Drickamer, L. C. (1990). Microhabitat preferences of two species of deermice *Peromyscus* in a northeastern United States deciduous hardwood forest. *Acta Theriologica*, 35(3-4), 241-252.
45. Eads, D. A., Biggins, D. E., Doherty, P. F., Gage, K. L., Huyvaert, K. P., Long, D. H., & Antolin, M. F. (2013). Using occupancy models to investigate the prevalence of ectoparasitic vectors on hosts: an example with fleas on prairie dogs. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 2, 246-256.
46. Esbérard, C. E. L., Astúa, D., Geise, L., Costa, L. M., & Pereira, L. G. (2012). Do young *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) present higher infestation rates of Streblidae (Diptera)? *Brazilian Journal of Biology*, 72(3), 617-621.
47. Esser, H. J., Herre, E. A., Blüthgen, N., Loaiza, J. R., Bermúdez, S. E., & Jansen, P. A. (2016). Host specificity in a diverse Neotropical tick community: an assessment using quantitative network analysis and host phylogeny. *Parasites & Vectors*, 9(1), 372.

48. Estébanes-González, M. L., Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M. D. L., & Schnell, G. D. (2011). Ácaros parásitos de roedores de Playa de Oro, Colima, México. *Acta zoológica mexicana*, 27(1), 169-176.
49. Finlayson G, Vieira E, Priddel D, Wheeler R, Bentley J, Dickman C. 2008. Multi-scale patterns of habitat use by re-introduced mammals: A case study using medium-sized marsupials. *Biological Conservation* 141: 320-331
50. Friggens, M. M., & Beier, P. (2010). Anthropogenic disturbance and the risk of flea-borne disease transmission. *Oecologia*, 164(3), 809-820.
51. Furman, D. P. (1971). New species of *Gigantolaelaps* (Acarina: Laelapidae) from Venezuela. *Journal of medical entomology*, 8(6), 707-712.
52. Furman, D. P. (1972). Laelapid mites (Laelapidae: Laelapinae) of Venezuela. *Brigham Young University Science Bulletin-Biological Series*, 17(3), 1-58.
53. García-De la Peña, C., Gadsden, H., & Salas-Westphal, A. (2010). Carga ectoparasitaria en la lagartija espinosa de. *Interciencia*. 35(10), 772-776.
54. Gardner, A. L. (Ed.). (2008). *Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats (Vol. 2)*. University of Chicago Press.
55. Gettinger, D. (1992). Host specificity of *Laelaps* (Acari: Laelapidae) in central Brazil. *Journal of medical entomology*, 29(1), 71-77.
56. Gettinger, D. (1992). Three new species of *Laelaps* (Acari: Laelapidae) associated with small mammals in central Brazil. *Journal of medical entomology*, 29(1), 66-70.

57. Gettinger, D. D., & Owen, R. D. (2016). Laelapine Mite (Acari: Laelapidae) Morphometric Analysis Reflects Taxonomic and Geographic Clusters of South American Oryzomyines (Rodentia: Sigmodontinae).
58. Gettinger, D., & Gardner, S. L. (2005). Bolivian ectoparasites: A new species of laelapine mite (Acari: Parasitiformes, Laelapidae) from the rodent *Neacomys spinosus*. *Journal of Parasitology*, 91(1), 49-52.
59. Gettinger, D., Dick, C. W., & Owen, R. D. (2011). Host associations between laelapine mites (Mesostigmata: Laelapidae) and palustrine rodents in Paraguay: a study of host specificity and cryptic species. *Systematic and Applied Acarology*, 16(2), 145-159.
60. Gettinger, D., Martins-Hatano, F., Lareschi, M., & Malcolm, J. R. (2005). Laelapine mites (Acari: Laelapidae) associated with small mammals from Amazonas, Brazil, including a new species from marsupials. *Journal of Parasitology*, 91(1), 45-48.
61. Godfrey, S. S., Nelson, N. J., & Bull, C. M. (2011). Microhabitat choice and host-seeking behaviour of the tuatara tick, *Amblyomma sphenodonti* (Acari: Ixodidae). *New Zealand Journal of Ecology*, 52-60.
62. Graham, M. H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84(11), 2809-2815.
63. Griscom, B. W., & Ashton, P. M. S. (2003). Bamboo control of forest succession: *Guadua sarcocarpa* in Southeastern Peru. *Forest Ecology and Management*, 175(1), 445-454.
64. Guerrero R 1994a. Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) Parasitos de Murciélagos (Mammalia:Chiroptera) del Nuevo Mundo.II. Los grupos: pallidus, caecus, major, uniformis y longipes del género *Trichobius* Gervais, 1844. *Acta Biol Venez* 9: 1-18.

65. Guerrero R 1994b. Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murciélagos (Mammalia:Chiroptera) del Nuevo Mundo. IV. Trichobiinae com alas desarrolladas. Bol Ent Venez 9: 161-192.
66. Guerrero R 1995. Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murciélagos (Mammalia:Chiroptera) del Nuevo Mundo. III. Los gupos: dugesii,dunni y phyllostomae del Genero Trichobius Gervais, 1844. Acta Biol Venez 15: 1-27.
67. Guerrero, R. (1993). Catálogo de los Streblidae (Diptera: Pupípara) parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. I. Clave para los géneros y Nycterophiliinae. Acta Biologica Venezuelica, 14(4), 61-75.
68. Guerrero, R. (1997). Catálogo de los streblidae (DIPTERA PUIPARA) parásitos de murciélagos (MAMMALIA CHIROPTERA) del nuevo mundo: VII lista de especies, hospedadores y países. Acta biol. venez, 17(1), 9-24.
69. Guerrero, R., Wilson, D. E., & Sandoval, A. (1996). Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de los murciélagos de Pakitza, Parque Nacional Manu (Perú). MANU: La Biodiversidad del Sureste del Perú, Smithsonian Institution, Washington, DC, 627-641.
70. Guglielmone, A. A., Nava, S., & Díaz, M. M. (2011). Relationships of South American marsupials(Didelphimorphia, Microbiotheria and Paucituberculata) and hard ticks(Acari: Ixodidae) with distribution of four species of Ixodes. *Zootaxa*,3086, 1-30.
71. Guimarães, L. R., & Linardi, P. M. (1993). Hechtiella lopesi sp. n. from São Paulo state, Brazil (Siphonaptera: Rhopalopsyllidae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 88(4), 547-550.
72. Henriques, R. P. B., & Alho, C. J. R. (1991). Microhabitat selection by two rodent species in the cerrado of Central Brazil. *Mammalia*, 55(1), 49-56.

73. Hernández, L. (2006). Crecimiento diamétrico arbóreo en bosques de Sierra de Lema, Guayana Venezolana: Primeras evaluaciones. *Interciencia*, 31(11), 779-786.
74. Howell, L., Jelden, K., Rácz, S. E., Gardner, S. L., & Gettinger, D. D. (2016). Arthropods infesting small mammals (Insectivora and Rodentia) near Cedar Point Biological Station in southwestern Nebraska.
75. Hsieh, T. C., K. H. Ma, and A. Chao. 2013. iNEXT: interpolation and extrapolation (Version 1.0).
76. Jiménez Ortega, A. M., & Mantilla Meluk, H. (2008). El papel de la tala selectiva en la conservación de bosques neotropicales y la utilidad de los murciélagos como bioindicadores de disturbio. *Revista Institucional Universidad Tecnológica del Chocó*, 27(1), 100-108.
77. Jones, E. K., Clifford, C. M., Keirans, J. E., & Kohls, G. M. (1972). The ticks of Venezuela (Acarina: Ixodoidea) with a key to the species of *Amblyomma* in the Western Hemisphere. *Brigham Young University Science Bulletin-Biological Series*, 17(4), 1-40.
78. Josse, C., Navarro, G., Encarnación, F., Tovar, A., Comer, P., Ferreira, W.,... & Rubin de Celis, E. (2007). Sistemas ecológicos de la cuenca amazónica de Perú y Bolivia. Clasificación y mapeo. NatureServe, Arlington.
79. Keesing F, Belden LK, Daszak P, Dobson A, Harvell CD, Holt RD, Myers SS. (2010) Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature*. 468(7324), 647-652.
80. Komeno, C. A., & Linhares, A. X. (1999). Batflies parasitic on some phyllostomid bats in Southeastern Brazil: parasitism rates and host-parasite relationships. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 94(2), 151-156.

81. Krasnov, B. R., Stanko, M., & Morand, S. (2007). Host community structure and infestation by ixodid ticks: repeatability, dilution effect and ecological specialization. *Oecologia*, 154(1), 185-194
82. Krasnov, B. R., Vinarski, M. V., Korralo-Vinarskaya, N. P., & Khokhlova, I. S. (2013). Ecological correlates of body size in gamasid mites parasitic on small mammals: abundance and niche breadth. *Ecography*, 36(9), 1042-1050.
83. Kroll N. (2015). Identificación de Bosques de Alto Valor de Conservación en el Consolidado MADERACRE.
84. Lareschi, M., & Velazco, P. M. (2013). Laelapinae Mites (Acari: Parasitiformes: Laelapidae) Parasitic of Sigmodontine Rodents from Northern Peru, with the Description of a New Species from *Akodon aerosus* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *The Journal of parasitology*, 99(2), 189-193.
85. Lareschi, M., & Velazco, P. M. (2013). Laelapinae Mites (Acari: Parasitiformes: Laelapidae) Parasitic of Sigmodontine Rodents from Northern Peru, with the Description of a New Species from *Akodon aerosus* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *The Journal of parasitology*, 99(2), 189-193.
86. Laurance, W. F., Camargo, J. L. C., Luizão, R. C. C., Laurance, S. G., Pimm, S. L., Bruna, E. M., Stouffer, P. C., Bruce Williamson, G., Benítez-Malvido, J., Vasconcelos, H. L. (2011). The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144(1), 56-67.
87. Leis, S. A., Leslie Jr, D. M., Engle, D. M., & Fehmi, J. S. (2008). Small mammals as indicators of short-term and long-term disturbance in mixed prairie. *Environmental Monitoring and Assessment*, 137(1-3), 75-84.
88. Lima, R. A., Rother, D. C., Muler, A. E., Lepsch, I. F., & Rodrigues, R. R. (2012). Bamboo overabundance alters forest structure and

dynamics in the Atlantic Forest hotspot. *Biological Conservation*, 147(1), 32-39.

89. Linardi, P. M., & Guimarães, L. R. (1993). Systematic review of genera and subgenera of Rhopalopsyllinae (Siphonaptera: Rhopalopsyllidae) by phenetic and cladistic methods. *Journal of medical Entomology*, 30(1), 161-170.
90. Linardi, P. M., Cardoso, V. D. A., Botelho, J. R., Lareschi, M., & Freitas, T. O. D. (2005). *Polygenis (Polygenis) platensis* (Jordan & Rothschild)(Siphonaptera: Rhopalopsyllidae, Rhopalopsyllinae), a new record in Brazil. *Neotropical Entomology*, 34(5), 837-841.
91. Linhares, A. X., & Komeno, C. A. (2000). *Trichobius joblingi*, *Aspidoptera falcata*, and *Megistopoda proxima* (Diptera: Streblidae) parasitic on *Carollia perspicillata* and *Sturnira lillium* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southeastern Brazil: sex ratios, seasonality, host site preference, and effect of parasitism on the host. *Journal of Parasitology*, 86(1), 167-170.
92. López, A. M. C., & Hernández, V. H. T. (2010). Biodiversidad de artrópodos del dosel. II Taller Internacional de Recursos Naturales.
93. Madinah, A., Abang, F., Mariana, A., Abdullah, M. T., & Mohd-Azlan, J. (2014). Interaction of ectoparasites-small mammals in tropical rainforest of Malaysia. *Community Ecology*, 15(1), 113-120.
94. Maguiña, R., Amanzo, J., & Huamán, L. (2012). Dieta de murciélagos filostómidos del valle de Kosñipata, San Pedro, Cusco-Perú. *Revista Peruana de Biología*, 19(2), 159-166.
95. Maihuay, C., Pacheco, V., & Solari, S. (1994). Siphonaptera (Insecta) en roedores silvestres del Cusco. *Sociedad Entomologica del Peru*, Lima (Peru).

96. Malcolm J.R. & Ray J.C. (2000). Influence of Timber Extraction Routes on Central African Small-Mammal Communities Forest Structure, and Tree Diversity. *Conservation Biology* 14(6), 1623–1638.
97. Markl, J. S., Schleuning, M., Forget, P. M., Jordano, P., Lambert, J. E., Traveset, A., ... & Böhning-Gaese, K. (2012). Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation biology*, 26(6), 1072-1081.
98. Marrero Mendoza, V. R. (2014). Composición florística, estructura horizontal y volumen maderable de especies comerciales de un bosque natural de colina baja, distrito de Iberia, Madre de Dios-Perú. Tesis para optar título de Ing. Forestal. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Nacional de la Amazonía Peruana, Iquitos, Perú.
99. Marshall, A. G. (1982). Ecology of insects ectoparasitic on bats. In *Ecology of bats* (pp. 369-401). Springer US.
100. Martins, T. F., Onofrio, V. C., Barros-Battesti, D. M., & Labruna, M. B. (2010). Nymphs of the genus *Amblyomma* (Acari: Ixodidae) of Brazil: descriptions, redescrptions, and identification key. *Ticks and Tick-borne Diseases*, 1(2), 75-99.
101. Martins, T. F., Peres, M. G., Costa, F. B., Bacchiega, T. S., Appolinario, C. M., Antunes, J. M.,... & Labruna, M. B. (2016). Ticks infesting wild small rodents in three areas of the state of São Paulo, Brazil. *Ciência Rural*, 46(5), 871-875.
102. Martins-Hatano, F., Gettinger, D., & Bergallo, H. G. (2002). Ecology and host specificity of Laelapine mites (Acari: Laelapidae) of small mammals in an Atlantic Forest area of Brazil. *Journal of Parasitology*, 88(1), 36-40.
104. Mborá, D. N., & McPeck, M. A. (2009). Host density and human activities mediate increased parasite prevalence and richness in

primates threatened by habitat loss and fragmentation. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 210-218.

105. McCulloch, C. E. (2000). Generalized linear models. *Journal of the American Statistical Association*, 95(452), 1320-1324.
106. Medeiros, H., Castro, W., Salimon, C. I., Silva, I. B. D., & Silveira, M. (2013). Tree mortality, recruitment and growth in a bamboo dominated forest fragment in southwestern Amazonia, Brazil. *Biota Neotropica*, 13(2), 29-34.
107. Medianero, E., Valderrama, A., & Barrios, H. (2003). Diversidad de insectos minadores de hojas y formadores de agallas en el dosel y sotobosque del bosque tropical. *Acta zoológica mexicana*, (89), 153-168.
108. Melo, G. L., Miotto, B., Peres, B., & Caceres, N. C. (2013). Microhabitat of small mammals at ground and understory levels in a deciduous, southern Atlantic Forest. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85(2), 727-736.
109. Mena, J. L. (2010). Respuestas de los murciélagos a la fragmentación del bosque en Pozuzo, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 17(3), 277-284.
110. Mena, J. L., & Medellín, R. A. (2010). Small mammal assemblages in a disturbed tropical landscape at Pozuzo, Peru. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 75(1), 83-91.
111. Morand S, Krasnov BR, Poulin R (2006) *Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management*. Springer, Tokyo.
112. Morrison, M. L., Marcot, B., & Mannan, W. (2012). *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications*. Island Press.

113. Mostacedo, B., Balcazar, J., & Montero, J. C. (2006). Tipos de bosque, diversidad y composición florística en la Amazonia sudoeste de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 41(2), 99-116.
114. Nava, S., Lareschi, M., & Voglino, D. (2003). Interrelationship between ectoparasites and wild rodents from northeastern Buenos Aires Province, Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98(1), 45-49.
115. Naxara, L., Pinotti, B. T., & Pardini, R. (2009). Seasonal microhabitat selection by terrestrial rodents in an old-growth Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy*, 90(2), 404-415.
116. Nelder, J. A., & Baker, R. J. (1972). Generalized linear models. *Encyclopedia of statistical sciences*.
117. Nelson, B. W., Oliveira, A.C.A., Batista, G.T., Vidalenc, D., Silveira, M., 2001. Modeling biomass of forest in the southwest Amazon by polar ordination of Landsat TM. In: *Proceedings of the Tenth Brazilian Remote Sensing Symposium*, Foz de Iguacu, Parana, Brazil, INPE.
118. Noblecilla, M. C., & Pacheco, V. (2012). Dieta de roedores sigmodontinos (Cricetidae) en los bosques montanos tropicales de Huanuco, Peru. *Revista Peruana de Biología*, 19(3), 317-322.
119. Ochoa G, J. (2000). Efectos de la Extracción de Maderas sobre la Diversidad de Mamíferos Pequeños en Bosques de Tierras Bajas de la Guayana Venezolana 1. *Biotropica*, 32(1), 146-164.
120. Olivier, J. (2008). Gramíneas (Poaceae) bambusiformes del Río de Los Amigos, Madre de Dios, Perú. *Revista peruana de biología*, 15(1), 121-126.
121. Pacheco, V., Cadenillas, R., Salas, E., Tello, C., & Zeballos, H. (2009). Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú. *Revista peruana de biología*, 16(1), 5-32.

122. Pacheco, V., Márquez, G., Salas, E., & Centty, O. (2011). Diversidad de mamíferos en la cuenca media del río Tambopata, Puno, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 18(2), 231-244.
123. Paramasvaran, S., Sani, R. A., Hassan, L., Krishnasamy, M., Jeffery, J., Oothuman, P., ... & Santhana, R. L. (2009). Ectoparasite fauna of rodents and shrews from four habitats in Kuala Lumpur and the states of Selangor and Negeri Sembilan, Malaysia and its public health significance. *Trop Biomed*, 26(3), 303-311.
124. Pardini, R., & Umetsu, F. (2006). Pequenos mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande—distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. *Biota Neotropica*, 6(2), 1-22.
125. Pariona, W.; Fredericksen, T.S.; Licona, J.C. 2003. Natural regeneration and liberation of timber species in logging gaps in two Bolivian tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 181: 313–322
126. Patterson, B. D., Dick, C. W., & Dittmar, K. (2007). Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). *Journal of Tropical Ecology*, 23(02), 177-189.
127. Patterson, J. E., & Ruckstuhl, K. E. (2013). Parasite infection and host group size: a meta-analytical review. *Parasitology*, 140(7), 803-813.
128. Patton, J. L. (2015). *Mammals of South America, Volume 2: Rodents (Vol. 2)*. University of Chicago Press.
129. Philipson, C. D., Dent, D. H., O'Brien, M. J., Chamagne, J., Dzulkifli, D., Nilus, R. ... & Hector, A. (2014). A trait based trade off between growth and mortality: evidence from 15 tropical tree species using size specific relative growth rates. *Ecology and evolution*, 4(18), 3675-3688.

130. Pilosof, S., Dick, C. W., Korine, C., Patterson, B. D., & Krasnov, B. R. (2012). Effects of anthropogenic disturbance and climate on patterns of bat fly parasitism. *PloS one*, 7(7), e41487.
131. Pitman, R. L., Beck, H., & Velazco, P. M. (2003). Mamíferos terrestres y arbóreos de la selva baja de la Amazonía Peruana; entre los ríos Manu y Alto Purús. *Alto Purus: Biodiversidad, Conservación y Manejo*. Center for Tropical Conservation, Nicholas school of the environment, Duke University, Lima, 109-122.
132. Prevedello, J. A., Rodrigues, R. G., & de Araujo Monteiro-Filho, E. L. (2010). Habitat selection by two species of small mammals in the Atlantic Forest, Brazil: Comparing results from live trapping and spool-and-line tracking. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 75(2), 106-114.
133. R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
134. Randolph, S. E., & Storey, K. (1999). Impact of microclimate on immature tick-rodent host interactions (Acari: Ixodidae): implications for parasite transmission. *Journal of Medical Entomology*, 36(6), 741-748.
135. Restrepo, I. C., Aldana, A. M., & Stevenson, P. R. (2016). Dinámica de bosques en diferentes escenarios de tala selectiva en el Magdalena Medio (Colombia). *Colombia Forestal*, 19(2), 195-208.
136. Rivas-Rodríguez, B. A., D'Elía, G., & Linares, O. (2010). Diferenciación morfológica en sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae) de las Guayanas Venezolanas con relación a su locomoción y habitat. *Mastozool Neotrop*, 17, 97-109.
137. Roberts, S. L., Kelt, D. A., Van Wagendonk, J. W., Miles, A. K., & Meyer, M. D. (2015). Effects of fire on small mammal communities in frequent-fire forests in California. *Journal of Mammalogy*, 96(1), 107-119.

138. Rockwell, C. A., Kainer, K. A., d'Oliveira, M. V. N., Staudhammer, C. L., & Baraloto, C. (2014). Logging in bamboo-dominated forests in southwestern Amazonia: Caveats and opportunities for smallholder forest management. *Forest Ecology and Management*, 315, 202-210.
139. Rui, A. M., & Gracioli, G. (2005). Ectoparasitic flies (Diptera, Streblidae) of bats (Chiroptera, Phyllostomidae) in southern Brazil: hosts-parasites associations and infestation rates. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(2), 438-445.
140. Sahley, C. T., Cervantes, K., Pacheco, V., Salas, E., Paredes, D., & Alonso, A. (2015). Diet of a sigmodontine rodent assemblage in a Peruvian montane forest. *Journal of mammalogy*, gyv112.
141. Sahley, C. T., Cervantes, K., Salas, E., Paredes, D., Pacheco, V., & Alonso, A. (2016). Primary seed dispersal by a sigmodontine rodent assemblage in a Peruvian montane forest. *Journal of Tropical Ecology*, 32(02), 125-134.
142. Santos, T., & Tellería, J. L. (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Revista Ecosistemas*, 15(2).
143. Santos-Moreno, A., Ruiz Velásquez, E., & Sánchez Martínez, A. (2010). Efecto de la intensidad de la luz lunar y de la velocidad del viento en la actividad de murciélagos filostómidos de Mena Nizanda, Oaxaca, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 81(3), 839-845.
144. Saraiva, D. G., Fournier, G. F., Martins, T. F., Leal, K. P., Vieira, F. N., Câmara, E. M., ... & Labruna, M. B. (2012). Ticks (Acari: Ixodidae) associated with small terrestrial mammals in the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. *Experimental and applied acarology*, 58(2), 159-166.
145. Sebastián Tello, J., Stevens, R. D., & Dick, C. W. (2008). Patterns of species co-occurrence and density compensation: a test for

interspecific competition in bat ectoparasite
infracommunities. *Oikos*, 117(5), 693-702.

146. Sikes, R. S., & Gannon, W. L. (2011). Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*, 92(1), 235-253.
147. Silman, M. R., Ancaya, E. J., & Brinson, J. (2003). Los bosques de bambú en la Amazonía occidental. Alto Purús: Biodiversidad, Conservación y Manejo (R. Leite Pitman, N. Pitman, and P. Álvarez, Eds.). Duke University Center for Tropical Conservation and Impreso Gráfica, Lima, 63-72.
148. Silva de la Fuente, M. C. (2014). *Taxonomía y factores ecológicos que afectan a ácaros mesostigmata asociados a roedores del Norte de Chile*. Tesis Doctoral, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas. Universidad de Concepción, Chile.
149. Silveira, M. 2005. A floresta aberta com bambu no sudoeste da Amazônia. Padrões e processos em múltiplas escalas. ADUFAC, Rio Branco.
150. Sist, P., Mazzei, L., Blanc, L., & Rutishauser, E. (2014). Large trees as key elements of carbon storage and dynamics after selective logging in the Eastern Amazon. *Forest Ecology and Management*, 318, 103-109.
151. Slansky, F. (2007). Insect/mammal associations: Effects of cuterebrid bot fly parasites on their hosts. *Annu. Rev. Entomol.*, 52, 17-36.
152. Smith VS, Light JE, Durden LA. (2008) Rodent louse diversity, phylogeny, and cospeciation in the Manu Biosphere Reserve, Peru. *Biological Journal of the Linnean Society*. 95(3), 598-610.
153. Soares, H. S., Barbieri, A. R., Martins, T. F., Minervino, A. H., de Lima, J. T., Marcili, A., ... & Labruna, M. B. (2015). Ticks and rickettsial

infection in the wildlife of two regions of the Brazilian Amazon. *Experimental and Applied Acarology*, 65(1), 125-140.

154. Solari, S., Rodriguez, J. J., Vivar, E., & Velazco, P. M. (2002). A framework for assessment and monitoring of small mammals in a lowland tropical forest. *Environmental monitoring and assessment*, 76(1), 89-104.
155. Sponchiado, J., Melo, G. L., Landulfo, G. A., Jacinavicius, F. C., Barros-Battesti, D. M., & Cáceres, N. C. (2015). Interaction of ectoparasites (Mesostigmata, Phthiraptera and Siphonaptera) with small mammals in Cerrado fragments, western Brazil. *Experimental and Applied Acarology*, 66(3), 369-381.
156. Sponchiado, J., Melo, G. L., Martins, T. F., Krawczak, F. S., Labruna, M. B., & Cáceres, N. C. (2015). Association patterns of ticks (Acari: Ixodida: Ixodidae, Argasidae) of small mammals in Cerrado fragments, western Brazil. *Experimental and Applied Acarology*, 65(3), 389-401.
157. Stanko, M., Miklisová, D., de Bellocq, J. G., & Morand, S. (2002). Mammal density and patterns of ectoparasite species richness and abundance. *Oecologia*, 131(2), 289-295.
158. Stephens, R. B., & Anderson, E. M. (2014). Habitat associations and assemblages of small mammals in natural plant communities of Wisconsin. *Journal of Mammalogy*, 95(2), 404-420.
159. Stevenson, P. R., & Rodríguez, M. E. (2007). Determinantes de la Composición Florística y Efecto de Borde en un Frangmento de Bosque en el Guaviare, Amazonía Colombiana. *Colombia Forestal*, 11(1), 5-18.
160. Stoner, K. E., Riba-Hernández, P., Vulinec, K., & Lambert, J. E. (2007). The role of mammals in creating and modifying seedshadows in tropical forests and some possible consequences of their elimination. *Biotropica*, 39(3), 316-327.

161. Ter Hofstede, H. M., & Fenton, M. B. (2005). Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of neotropical bats. *Journal of Zoology*, 266(4), 333-340.
162. Tietje, W., & Vreeland, J. (1997). Vertebrates diverse and abundant in well-structured oak woodland. *California Agriculture*, 51(6), 8-11.
163. Tipton, V. J., & Machado-Allison, C. E. (1973). Fleas of venezuela. *Brigham Young University Science Bulletin-Biological Series*, 17(6), 1-115.
164. Tirira, D. (2007). *Guia de campo de los mamiferos del Ecuador. Publicación especial sobre los mamiferos del Ecuador*, 6.
165. Valverde-Barrantes, O. J., & Rocha, O. J. (2014). Logging impacts on forest structure and seedling dynamics in a *Prioria copaifera* (Fabaceae) dominated tropical rain forest (Talamanca, Costa Rica). *Revista de biologia tropical*, 62(1), 308-318.
166. Viljoen, H., Bennett, N. C., Ueckermann, E. A., & Lutermann, H. (2011). The role of host traits, season and group size on parasite burdens in a cooperative mammal. *PLoS One*, 6(11), e27003.
167. Wells, K., Kalko, E. K., Lakim, M. B., & Pfeiffer, M. (2007). Effects of rain forest logging on species richness and assemblage composition of small mammals in Southeast Asia. *Journal of Biogeography*, 34(6), 1087-1099.
168. West, T. A., Vidal, E., & Putz, F. E. (2014). Forest biomass recovery after conventional and reduced-impact logging in Amazonian Brazil. *Forest Ecology and Management*, 314, 59-63.
169. Young, H. S., Dirzo, R., McCauley, D. J., Agwanda, B., Cattaneo, L., Dittmar, K., ... & Montinieri, J. (2015). Drivers of intensity and prevalence of flea parasitism on small mammals in East African savanna ecosystems. *The Journal of parasitology*, 101(3), 327-335.

X. ANEXOS

ANEXO 10.1. “Ubicación de las parcelas de muestreo de mamíferos pequeños”

Actividad Forestal	Parcela	Coordenadas		
		UTM WGS 84 (19 M.)		
		Este	Norte	Altitud (m.s.n.m.)
Bosque talado	Maderacre-PCA12	417280	8770931	S/D
Bosque talado	Maderacre-PCA13	414763	8771190	276
Bosque no talado	Maderacre-PCA14-1	416094	8762219	286
Bosque no talado	Maderacre-PCA14-2	415597	8762121	S/D
Bosque no talado	Emini-PCA11-1	416742	8751657	S/D
Bosque no talado	Emini-PCA11-2	415899	8752014	332
Bosque talado	Emini-PCA13-1	408021	8748408	S/D
Bosque talado	Emini-PCA13-2	407869	8748367	307

S/D: Sin datos. Coordenadas corresponden a la primera estación de muestreo del primer bloque de cada área de muestreo.

ANEXO 8.2. “Ectoparásitos de murciélagos de la cuenca del río Tahuamanu y carga ectoparasitaria”

Hospederos	Ectoparásitos	carga ectoparasitaria	
		prevalencia (n)	abundancia media
Orden Chiroptera			
Fam. Phyllostomidae			
Fam. Streblidae (Diptera)			
<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Trichobius parasiticus</i>	0.75 (4)	1.50
<i>A. cinereus</i>	<i>Neotrichobius delicatus</i>	1.0 (1)	1.00
<i>A. planirostris</i>	<i>Neotrichobius bisetosus</i>	0.08 (13)	0.08
<i>Phyllostomus hastatus</i>	<i>Strebla hertigi</i>	0.67 (3)	0.67
	<i>Strebla wiedemanni</i>	0.33 (3)	0.33
	<i>Strebla consocia</i>	0.33 (3)	2.33
	<i>Mastoptera minuta</i>	1.0 (3)	5.00
	<i>Trichobius longipes</i>	0.67 (3)	0.67
	<i>Trichobius costalimai</i>	0.33 (3)	1.00
<i>P. elongatus</i>	<i>S. hertigi</i>	0.14 (7)	0.14
	<i>S. consocia</i>	0.14 (7)	0.14
	<i>Trichobius dugesioides</i>	0.29 (7)	0.29
	<i>Trichobius handleyi</i>	0.14 (7)	0.14
	<i>Trichobius joblingi</i>	0.14 (7)	0.14
	<i>T. costalimai</i>	0.14 (7)	0.14
<i>Carollia benkeithi</i>	<i>T. joblingi</i>	0.75 (4)	0.75
	<i>Speiseria ambigua</i>	0.25 (4)	0.25
<i>C. brevicauda</i>	<i>T. joblingi</i>	0.64 (11)	0.69
	<i>Sp. ambigua</i>	0.27 (11)	0.44
	<i>Trichobioides perspicillatus</i>	0.06 (11)	0.06
<i>C. perspicillata</i>	<i>Strebla guajiro</i>	0.02 (42)	0.02
	<i>T. joblingi</i>	0.19 (42)	0.40
	<i>Sp. ambigua</i>	0.17 (42)	0.21
<i>Lonchophylla thomasi</i>	<i>Trichobius lonchophyllae</i>	0.75 (4)	1.50
<i>Micronycteris minuta</i>	<i>Strebla machadoi</i>	1.0 (1)	4.00
<i>Stumira tildae</i>	<i>Megistopoda proxima</i>	0.25 (12)	0.58
	<i>Mastoptera minuta</i>	0.08 (12)	0.25

<i>Trachops cirrhosus</i>			
	<i>T. dugesioides</i>	1.0 (1)	2.00
Fam. Molossidae	Fam. Polyctenidae (Hemiptera)		
<i>Molossus rufus</i>	<i>Hesperoctenes angustatus</i>	0.5 (2)	1.50
<i>Molossus molossus</i>	<i>Hesperoctenes angustatus</i>	0.63 (8)	1.13
Fam. Vespertilionidae	Fam. Nycteribiidae (Diptera)		
<i>Myotis riparus</i>	<i>Basilisa</i> sp.	1.0 (1)	1.00
-	Fam. Spinturnicidae (Acari)*	-	-

Solo se consideran las especies de murciélagos infestadas, n = número total de ejemplares de murciélagos examinados por especie. Prevalencia = número de infestados/ total de ejemplares examinados. Abundancia media = Suma total de ectoparásitos/total de ejemplares examinados.

*Los ácaros de la familia Spinturnicidae encontrados no fueron considerados debido a posibles sesgos en su extracción.

ANEXO 8.3. “Ectoparásitos de mamíferos pequeños no voladores de la cuenca del río Tahuamanu y carga ectoparasitaria”

Hospederos	Ectoparásitos	Familia (Orden)	Carga ectoparasitaria	
			prevalencia (n)	abundancia media
Orden Didelphimorphia				
Fam. Didelphidae				
<i>Monodelphis emiliae</i>	<i>Amblyomma</i> sp.	Ixodidae (Metastigmata)	0.33 (3)	0.33
	<i>Ixodes</i> sp.	Ixodidae (Metastigmata)	0.67 (3)	1.67
<i>Monodelphis peruviana</i>	<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	1.0 (1)	217.00
	<i>Metachirus nudicaudatus</i>			
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.67 (3)	8.00
	<i>Amblyomma</i> sp.	Ixodidae (Metastigmata)	0.33 (3)	8.67
<i>Marmosops impavidus</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.05 (22)	0.14
	<i>Ixodes</i> sp.	Ixodidae (Metastigmata)	0.05 (22)	0.05
<i>Marmosops bishopi</i>	<i>A. fahrenheitzi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.14 (7)	1.00
Orden Rodentia				
Fam. Cricetidae				
<i>Euryoryzomys nitidus</i>	<i>Gigantolaelaps oudemansi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.89 (18)	14.17
	<i>Gigantolaelaps tiptoni</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.06 (18)	0.11
	<i>Gigantolaelaps amazonae</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.06 (18)	0.72
	<i>Gigantolaelaps gilmorei</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.28 (18)	56.00
	<i>Laelaps acuminata</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.06 (18)	0.11
	<i>A. fahrenheitzi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.33 (18)	2.17
	<i>Amblyomma</i> sp.	Ixodidae (Metastigmata)	0.39 (18)	1.00

		Rhopalopsyllidae (Siphonaptera)	0.22 (18)	0.28
<i>Hylaeamys</i> sp.	<i>Polygenis</i> sp.			
	<i>G. oudemansi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	1.00 (2)	9.00
	<i>Polygenis</i> sp.	Rhopalopsyllidae (Siphonaptera)	0.50 (2)	0.50
<i>Neacomys spinosus</i>				
	<i>Gigantolaelaps intermedia</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.57 (7)	3.00
	<i>G. oudemansi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.14 (7)	1.43
	<i>G. gilmorei</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.14 (7)	0.86
	<i>Laelaps neacomysidis</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.86 (7)	5.71
	<i>A. fahrenheitzi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.71 (7)	3.57
	<i>Amblyomma</i> sp.	Ixodidae (Metastigmata)	0.29 (7)	0.57
<i>Oecomys bicolor</i>				
	<i>G. oudemansi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.17 (6)	0.67
	<i>G. tiptoni</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.33 (6)	2.17
	<i>G. amazonae</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.50 (6)	5.83
	<i>Laelaps furmani</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.67 (6)	3.33
	<i>Cuterebra</i> sp.	Oestridae (Diptera)	0.17 (6)	0.17
<i>Oligoryzomys microtis</i>				
	<i>G. tiptoni</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.25 (8)	0.75
	<i>Laelaps paulistanensis</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.38 (8)	2.00
	<i>A. fahrenheitzi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.13 (8)	0.13
Fam. Echimyidae				
<i>Proechymis brevicauda</i>				
	<i>Tur amazonicus</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.67 (3)	3.33
	<i>Tur agaroi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.67 (3)	12.67
	<i>Tur apicalis</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.33 (3)	0.67
	<i>Amblyomma</i> sp.	Ixodidae (Metastigmata)	0.67 (3)	1.00
	<i>Hechtiella</i> sp.	Rhopalopsyllidae (Siphonaptera)	0.33 (3)	1.00
<i>Proechymis pattoni</i>				
	<i>Tur amazonicus</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.60 (5)	11.60
	<i>Tur apicalis</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.20 (5)	2.00

<i>Proechymis steerei</i>	<i>Amblyomma</i> sp.	Ixodidae (Metastigmata)	0.20 (5)	0.20
	<i>G. oudemansi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.5 (2)	7.50
	<i>G. tiptoni</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.5 (2)	2.00
	<i>A. fahrenheitzi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.5 (2)	2.00
<i>Proechymis</i> cf. <i>gardneri</i>	<i>Amblyomma</i> sp.	Ixodidae (Metastigmata)	1.0 (2)	3.00
	<i>Tur amazonicus</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.5 (2)	2.50
<i>Proechymis</i> sp.	<i>Tur amazonicus</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.27 (11)	1.10
	<i>Tur aragoi</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.18 (11)	3.91
	<i>Tur apicalis</i>	Laelapidae (Mesostigmata)	0.45 (11)	2.00
	<i>Amblyomma</i> sp.	Ixodidae (Metastigmata)	0.18 (11)	0.36
	<i>Hechtiella</i> sp.	<i>Rhopalopsyllidae</i> (Siphonaptera)	0.18 (11)	0.45

Solo se consideran las especies infestadas, n = número total de ejemplares de murciélagos examinados por especie. Prevalencia = número de infestados/ total de ejemplares examinados. Abundancia media = Suma total de ectoparásitos/total de ejemplares examinados. *Los piojos (*Anoplura*, *Hoplopleuridae*) no fueron considerados debido a posibles sesgos en su recolección.

ANEXO 8.4. “Presencia de hospederos murciélagos en bosques perturbados y no perturbados por la tala”

Especie	Familia	LF	PF
<i>Artibeus cinereus</i>	Phyllostomidae	X	
<i>Artibeus obscurus</i>	Phyllostomidae	X	
<i>Artibeus planirostris</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Carollia brevicauda</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Carollia perspicillata</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Chiroderma villosum</i>	Phyllostomidae		X
<i>Choeroniscus minor</i>	Phyllostomidae	X	
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Molossidae		X
<i>Eptesicus furinalis</i>	Molossidae	X	
<i>Gardnerycteris crenulatum</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Lichonycteris degener</i>	Phyllostomidae		X
<i>Lonchophylla thomasi</i>	Phyllostomidae	X	
<i>Lophostoma brasiliense</i>	Phyllostomidae	X	
<i>Lophostoma silvicolum</i>	Phyllostomidae		X
<i>Micronycteris minuta</i>	Phyllostomidae		X
<i>Molossops cf. temminckii</i>	Molossidae		X
<i>Molossus rufus</i>	Molossidae		X
<i>Molossus molossus</i>	Molossidae	X	X
<i>Myotis riparus</i>	Vespertilionidae		X
<i>Phyllostomus elongatus</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Phyllostomidae	X	
<i>Plathyrrinus brachycephalus</i>	Phyllostomidae		X
<i>Plathyrrinus incarum</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Plathyrrinus infuscus</i>	Phyllostomidae	X	
<i>Sphaeronycteris toxophylum</i>	Phyllostomidae	X	
<i>Stumira liliium</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Stumira tildae</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Trachops cirrhosus</i>	Phyllostomidae		X
<i>Uroderma bilobatum</i>	Phyllostomidae	X	X
<i>Vampyressa cf. thyone</i>	Phyllostomidae	X	
<i>Vampyrum spectrum</i>	Phyllostomidae		X

LF: Bosque talado; PF: bosque primario (no talado)

ANEXO 8.5. “Presencia de hospederos no voladores en bosques perturbados y no perturbados por la tala”

Especie	Familia	LF	PF
<i>Euryoryzomys nitidus</i>	Cricetidae	X	X
<i>Hylaeamys cf. Yunganus</i>	Cricetidae	X	
<i>Hylaeamys perenensis</i>	Cricetidae		X
<i>Marmosa cf. demerarae</i>	Didelphidae		X
<i>Marmosa cf. Lepida</i>	Didelphidae	X	
<i>Marmosa regina</i>	Didelphidae		X
<i>Marmosops bishopi</i>	Didelphidae	X	X
<i>Marmosops impavidus</i>	Didelphidae	X	X
<i>Marmosops noctivagus</i>	Didelphidae		X
<i>Mesomys hispidus</i>	Echimyidae		X
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	Didelphidae	X	
<i>Marmosa (Micoureus) cf. demerarae</i>	Didelphidae		X
<i>Marmosa (Micoureus) regina</i>	Didelphidae		X
<i>Monodelphis emiliae</i>	Didelphidae	X	X
<i>Monodelphis glirina</i>	Didelphidae		X
<i>Monodelphis peruviana</i>	Didelphidae	X	
<i>Neacomys sp.</i>	Cricetidae	X	
<i>Neacomys spinosus</i>	Cricetidae	X	X
<i>Oecomys bicolor</i>	Cricetidae	X	X
<i>Oligoryzomys microtis</i>	Cricetidae	X	
<i>Proechimys brevicauda</i>	Echimyidae	X	X
<i>Proechimys cf. gardneri</i>	Echimyidae	X	X
<i>Proechimys pattoni</i>	Echimyidae	X	X
<i>Proechimys sp.</i>	Echimyidae	X	X
<i>Proechimys steerei</i>	Echimyidae	X	

LF: Bosque talado; PF: bosque primario (no talado)

ANEXO 8.6. “Estandarización de las variables de microhábitat”

Variables No Estandarizadas								
Bloque	AB	SB	TC	PH	trees	DP	DS	Pal
1	31423.13	528.00	7.50	2.68	101.00	38.75	99.17	47.25
2	28889.43	764.25	17.50	1.67	96.50	65.42	99.58	34.50
3	46276.53	658.50	17.75	2.63	95.00	45.83	99.17	30.25
4	34066.69	725.25	9.00	2.02	101.25	77.92	100.00	61.00
5	24055.23	454.00	16.50	2.90	97.00	56.25	99.17	41.75
6	20563.72	773.75	8.75	3.96	91.75	45.83	97.08	35.25
7	23449.30	854.75	6.00	2.88	88.50	47.50	97.50	51.25
8	26700.58	329.25	11.00	2.62	97.75	52.08	96.25	65.50
Promedio	29428.08	635.97	11.75	2.67	96.09	53.70	98.49	45.84
SD	7585.24	169.79	4.47	0.63	4.06	11.82	1.27	11.98

Variables Estandarizadas ((x-u)/sd)								
1	0.26	-0.64	-0.95	0.02	1.21	-1.26	0.53	0.12
2	-0.07	0.76	1.29	-1.58	0.10	0.99	0.86	-0.95
3	2.22	0.13	1.34	-0.07	-0.27	-0.67	0.53	-1.30
4	0.61	0.53	-0.62	-1.03	1.27	2.05	1.19	1.27
5	-0.71	-1.07	1.06	0.36	0.22	0.22	0.53	-0.34
6	-1.17	0.81	-0.67	2.04	-1.07	-0.67	-1.11	-0.88
7	-0.79	1.29	-1.29	0.34	-1.87	-0.52	-0.78	0.45
8	-0.36	-1.81	-0.17	-0.08	0.41	-0.14	-1.77	1.64

AB: área basal, SB: sotobosque, TC: troncos caídos, PH: profundidad de hojarasca, trees: cuenta de árboles, DP: densidad de bambú, DS: densidad de sotobosque, pal: cuenta de palmeras.

Anexo 8.7. “Galería de Imágenes”



Figura 8.7.1. “Algunos marsupiales capturados en la cuenca del río Tahuamanu”. A y B: *Marmosops impavidus*; C: *Monodelphis emiliae*; D: *Metachirus nudicaudatus* (Fotógrafa: Katherin Bernabé).



Figura 8.7.2. “Trabajo de campo”. A: Trochas carrozables usadas para el acceso a los sitios de evaluación; B: Procesamiento de muestras en campo (Fotógrafa: Katherin Bernabé).



Figura 8.7.3. “Trampas instaladas para captura de mamíferos pequeños terrestres”. A: Trampa Tomahawk a nivel de sotobosque; B: Redes de neblina; C: Trampa Sherman a nivel de sotobosque (Fotógrafa: Katherin Bernabé).



Figura 8.7.4. “Algunos murciélagos capturados de las familias Molossidae y Vespertilionidae”. A: *Molossus molossu* (Molossidae); B: *Eptesicus* sp. (Vespertilionidae). (Fotógrafa: Katherin Bernabé).



Figura 8.7.5. “Algunos murciélagos capturados de las familia Phyllostomidae”. A: *Vampyrum spectrum*; B: *Artibeus obscurus*; C: *Gardenrycteris crenulatum*; D: *Sturnira lilium* (Fotografía: Katherin Bernabé).

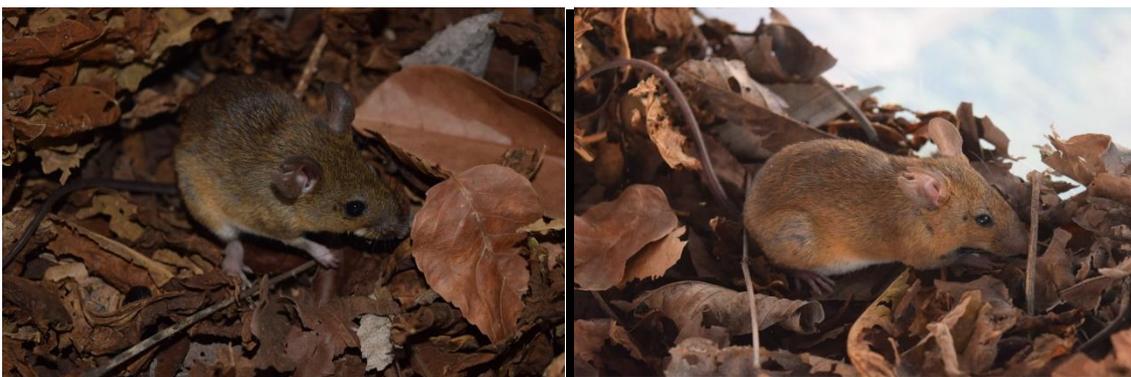


Figura 8.7.6. “Algunos roedores de la familia Cricetidae capturados”. A: *Oligoryzomys microtis*; B: *Euryoryzomys nitidus* (Fotografía: Katherin Bernabé).