UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL

RELACIÓN ENTRE DIVERSIDAD DE HOSPEDEROS Y DIVERSIDAD DE PARÁSITOS: ESTRUCTURA DE REDES DE ASOCIACIÓN ENTRE HELMINTOS Y MAMÍFEROS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE

MAESTRA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL

PRESENTA:

VILLALOBOS SEGURA MARÍA DEL CARMEN

TUTOR PRINCIPAL:

OSCAR RICO CHÁVEZ (FMVZ, UNAM)

COMITÉ TUTOR:

LUIS GARCÍA PRIETO (INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM)

ANUWAT WIRATSADAKUL (UNIVERSIDAD DE MAHIDOL, TAILANDIA)

Ciudad Universitaria, Cd. Mx. **Enero, 2020**

Universidad Nacional Autónoma de México
UNAM
Biblioteca Central
Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

A mis padres, mi hermano, Indy y Yabbie.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres y mi hermano por apoyarme, aconsejarme y transmitirme su cariño y pasión por la investigación y la ciencia.

A mis amigos por sus consejos, su apoyo y amistad a pesar de la distancia y falta de tiempo.

A los alumnos y académicos del Laboratorio de Ecología de Enfermedades y Una Salud que se convirtieron en buenos amigos, maestros y me ayudaron a crecer personal y profesionalmente.

A mi tutor y comité tutor por su paciencia, enseñanzas y guía a lo largo de este proyecto.

Contenido

Introducción general 1

Capítulo I Patrones de distribución de la riqueza de helmintos asociados al humano, mamíferos silvestres y domésticos de México. 2

Resumen 2

Introducción 3

Objetivo 5

Hipótesis 6

Material y método 6

Resultados 10

Discusión 17

Referencias 24

Anexo I. Especies de hospederos que cumplieron con los criterios de selección (5 o más especies de helmintos y 50% o más de cobertura en su curva de acumulación de especies) 32

Capítulo II Análisis de redes y un enfoque de aprendizaje supervisado de las interacciones helmintos – mamíferos en México 37

Introducción 38

Objetivo 40

Hipótesis 40

Material y método 40

Resultados 44

Discusión 57

Referencias 65

Anexo I. Comunidades detectada en la red bipartita de interacciones observadas. 73

Anexo II. Comunidades formadas en la red de interacciones observadas colapsada de hospederos. 74

Anexo III. Comunidades formadas en la red de interacciones observadas colapsada de parásitos. 75

Anexo IV. Comunidades formadas en la red bipartita (interacciones observadas y obtenidas por el algoritmo plug-play). 76

Anexo V. Comunidades formadas en la red colapsada de hospederos (interacciones observadas y obtenidas por el algoritmo plug-play) 77

Anexo VI. Comunidades formadas en la red colapsada de parásitos (interacciones observadas y obtenidas por el algoritmo plug-play) 78

Índice de cuadros

Capítulo I. Patrones de distribución de la riqueza de helmintos asociados al humano, mamíferos silvestres y domésticos de México.

Cuadro 1. Riqueza de hospederos, parásitos y proporción de helmintos por hospedero asociado a cada orden de mamíferos……11

Cuadro 2. Riqueza de hospederos, parásitos y proporción de helmintos por hospedero asociado a cada orden de mamíferos, que obtuvieron una riqueza de helmintos igual mayor a 5 y un buen porcentaje de cobertura (<50%).……13

Cuadro 3a. Riqueza de hospederos, de helmintos, distinción taxonómica y varianza de la distinción taxonómica de los helmintos asociados a diferentes gremios tróficos de hospederos.,,,……16

Cuadro 3b. Riqueza de hospederos, de helmintos, distinción taxonómica y varianza de la distinción taxonómica de los helmintos asociados a las categorías D, S, D-S y a diferentes gremios tróficos de hospederos. …….……...……16

Capítulo II. Análisis de redes y un enfoque de aprendizaje supervisado de las interacciones helmintos – mamíferos en México.

Cuadro 1. Número total de hospederos, helmintos e interacciones asociadas cada orden taxonómico de hospederos…….……...…….45

Cuadro 2. Número de nodos, enlaces y promedio de medidas de centralidad de las redes bipartita y colapsada de interacciones observadas.……..……..46

Cuadro 3. Nodos con los mayores valores de grado en las redes de interacciones registradas en la base de datos……47

Cuadro 4 Nodos con los mayores valores de cercanía en las redes de interacciones registradas en la base de datos. ……..…..47

Cuadro 5 Nodos con los mayores valores de intermediación en las redes de interacciones registradas en la base de datos. ……48

Cuadro 6 Nodos con los mayores valores de centralidad de eigen-value en las redes de interacciones registradas en la base de datos.……48

Cuadro 7. Número total de hospederos, helmintos e interacciones agregadas por el algoritmo plug-play asociadas a cada orden taxonómico……...52

Cuadro 8. Número de nodos, enlaces y promedio de medidas de centralidad de las redes bipartita y colapsadas de interacciones observadas-no observadas……53

Cuadro 9. Nodos con los mayores valores de grado en las redes de interacciones registradas y no observadas. ……53

Cuadro 10. Nodos con los mayores valores de cercanía en las redes de interacciones registradas y no observadas……...54

Cuadro 11. Nodos con los mayores valores de intermediación en las redes de interacciones registradas y no observadas……...54

Cuadro 12. Nodos con los mayores valores de centralidad de eigen-vector en las redes de interacciones registradas y no observadas…….55

Índice de figuras

Capítulo I. Patrones de distribución de la riqueza de helmintos asociados al humano, mamíferos silvestres y domésticos de México.

Figura 1. Relación entre la riqueza total de especies de helmintos, de hospederos y la latitud.……...……...…..13

Figura 2. A) Relación entre la riqueza de hospederos de helmintos asociados a D-S y latitud. B) Relación entre la riqueza de helmintos asociados a D-S, y la latitud. C) Relación entre la diversidad filogenética de hospederos de helmintos asociados a D-S y la latitud. D) Relación entre la distinción taxonómica de helmintos asociados a D-S y la latitud…….…….……..……...…..14

Figura 3. Relación entre el agrupamiento filogenético de los hospederos de helmintos asociados a animales silvestres (S) y la latitud.……..……14

Figura 4. Figura 4. Relación entre la masa corporal de los hospederos mamíferos y la riqueza total de helmintos (morado). Relación entre la masa corporal de los hospederos de helmintos asociados a D-S y la riqueza de helmintos (gris).……...……15

Capítulo II. Análisis de redes y un enfoque de aprendizaje supervisado de las interacciones helmintos – mamíferos en México.

Figura 1. Red bipartita de interacciones entre hospederos y helmintos asociadas a cada orden taxonómico de mamíferos registrada en la base de datos ……..46

Figura 2. Comunidades detectadas en la red bipartita. Color de las celdas se refiere a orden del hospedero……...……..4

Figura 3. Comunidad más grande detectada en la red bipartita de hospederos mamíferos y helmintos.……..50

Figura 4. Red hospedero-hospedero de las interacciones observadas. El color en el centro del nodo se refiere al orden taxonómico al que pertenece el mamífero y el color del enlace se refiere a la comunidad detectada (Solo se representan aquellos nodos entre los que había un enlace o más)…….50

Figura 5. Red parásito-parásito de las interacciones observadas; el color del enlace entre los nodos se refiere a la comunidad detectada…….51

Figura 6. Red bipartita de interacciones observadas (gris) y no observadas (negro) obtenidas con el algoritmo plug-play. El color del rectángulo se refiere al orden taxonómico al que pertenece el hospedero……...52

Figura 7. Comunidades detectadas para la red bipartita de interacciones observadas y no observadas; el color de la celda está relacionado con el orden taxonómico del hospedero…56

Figura 8. Comunidad más grande detectada de la red bipartita de interacciones observada-no observadas…….56

Introducción general

Los helmintos forman parte de la gran diversidad de parásitos que se asocian e infectan a diferentes grupos de organismos sobre la tierra, si bien muchas especies de helmintos necesitan de una transmisión a través de un hospedero intermediario para completar su ciclo. Y tampoco cuentan con la capacidad expansión e infección de otros agentes (i.e. virus, bacterias). Estos parásitos son una parte integral y funcional de los ecosistemas debido a las relaciones que tienen con sus hospederos y tiene impacto en la salud humana y animal.

Sabemos que los parásitos no se distribuyen al azar en sus hospederos y solo pueden existir en lugares donde cuenten con un hospedero potencial, sin embargo, los factores involucrados en la variación de su distribución geográfica y en diferentes hospederos, no están del todo entendidos. Recientemente, se han utilizado enfoques macroecológicos para estudiar los patrones a gran escala de la diversidad de parásitos y cómo estos podrían verse afectados en medio de los presentes cambios globales.

Por otro lado, se ha buscado estudiar y describir las asociaciones que tienen con sus hospederos, usando aproximaciones matemáticas como la teoría de redes y el aprendizaje supervisado, con la finalidad de analizar la importancia de ambos actores en los sistemas formados, así como predecir o probar computacionalmente nuevas interacciones entre ellos.

Bajo este contexto, el presente trabajo consta de dos capítulos: en el primero se empleará un enfoque macroecológico usando diferentes dimensiones de la diversidad para describir patrones de distribución de los helmintos asociados a mamíferos silvestres, domésticos y al humano en México. En el segundo capítulo se analizarán las interacciones entre los helmintos y mamíferos usando la teoría de redes y un enfoque de aprendizaje supervisado que se basa en características de los hospederos y parásitos para generar una probabilidad de interacciones no registradas entre ellos.

Capítulo I

Patrones de distribución de la riqueza de helmintos asociados al humano, mamíferos silvestres y domésticos de México.

Resumen

Los parásitos tienen una gran diversidad de historias de vida y diferentes requerimientos metabólicos, lo que puede resultar en distintos patrones de distribución, a los que se observan en especies de vida libre. Sin embargo, enfoques macro ecológicos han detectado que, en algunos casos, los helmintos asociados a mamíferos responden a patrones similares a aquellos observados en especies no parásitas. El presente estudio analiza los patrones de riqueza y distribución de helmintos asociados a mamíferos silvestres y domésticos, incluyendo al humano en México. Usando 1938 registros, se analizaron tres diferentes patrones de distribución: gradiente latitudinal, masa corporal y rango de dieta de los hospederos. A través de las medidas de: riqueza, distinción taxonómica de los parásitos, diversidad filogénetica y el agrupamiento filogenético de los hospederos. Fue posible detectar correlaciones negativas entre la latitud, la riqueza de hospederos, de parásitos y la diversidad filogenética de hospederos ($R=-0.52$, $p=0.00$, -0.60, $p=0.00$, $R=-0.67$, $p=0.00$). También, se encontró una correlación positiva entre la masa corporal y la riqueza de helmintos ($R=0.44$, $p=0.01$). Los hospederos omnívoros presentaron una mayor distinción taxonómica, mientras que los insectívoros una mayor varianza de esta medida. Los resultados resaltan la importancia de incorporar diferentes dimensiones de la diversidad para entender y describir la composición y distribución de las asociaciones parásito-hospedero.

Introducción

El parasitismo es una de las formas de vida más comunes en la tierra. Se sabe que los parásitos no se distribuyen de manera homogénea en sus hospederos, en el espacio o en el tiempo. Esto puede deberse al sobrelapamiento de condiciones ambientales, características biológicas y las relaciones filogenéticas entre los hospederos (Longdon *et al*., 2011; Wells *et al*., 2018). Enfoques macroecológicos, los cuáles intentan explicar cómo los patrones de la diversidad de especies, se originan debido a procesos ecológicos, evolutivos, históricos y geográficos (Poulin *et al*., 2004) han revelado que en algunos casos, la distribución de parásitos como los helmintos siguen patrones similares a aquellos de las especies silvestres (Quiroz-Martínez & Salgado-Maldonado 2013; Morand 2015).

Los helmintos son organismos parásitos de vertebrados, invertebrados y plantas muy abundantes en la naturaleza. Tienen roles ecológicos y evolutivos clave a través de los costos que imponen a los hospederos con los que interactúan (i.e. control de poblaciones silvestres, regulación de parásitos que afectan la supervivencia del huésped) e impactan la salud humana, animal y vegetal (Hotez *et al*., 2008; Walker & Morgan 2014). En el caso de las asociaciones mamífero-helminto, se ha descrito que el rango geográfico de los mamíferos está relacionado positivamente con la riqueza de parásitos, mientras que el gradiente latitudinal, el tamaño corporal, el comportamiento y la densidad de hospederos, parecen tener resultados contradictorios, es decir, parecen haber relaciones positivas solo entre algunos grupos de parásitos y hospederos (Morand, 2015).

El patrón en el que la riqueza de especies aumenta conforme la latitud disminuye, es decir, el gradiente latitudinal de diversidad, está muy documentado en diferentes organismos vivos, aunque existen excepciones, entre ellas están algunos de los grupos de parásitos (i.e. áfidos de plantas, acantocéfalos en peces, tremátodos en caracoles) (Kennedy, 2006; Torchin *et al*., 2015). Se han propuesto varias hipótesis para explicarlo, en ellas múltiples factores como la estabilidad del clima o el área geográfica podrían estar actuando como mecanismos para generar este gradiente (Preisser, 2019). La masa corporal y dieta de los hospederos también parece influir en la riqueza de helmintos. Una mayor masa corporal significa un "parche" de mayor tamaño al que diferentes parásitos se pueden asociar, un mayor consumo de recursos y por lo tanto una mayor probabilidad de exposición a estos parásitos. Por otro lado, el consumo de recursos diferentes en la dieta del hospedero influye también en la probabilidad de exposición a una mayor riqueza de helmintos. Sin embargo, varios autores han encontrado resultados que confirman o fallan en detectar una relación entre ambos factores (Vitone *et al*., 2004; Morand, 2015; Dallas *et al*., 2018).

Esta variedad de resultados pueden deberse a que los helmintos exhiben historias de vida y requerimientos metabólicos diferentes, además, están sujetos a restricciones ambientales y de disponibilidad de hospederos tanto definitivos como intermediarios, lo que se puede traducir en patrones distintos a los de organismos no parásitos (Dallas *et al*., 2018). Por otro lado, muchos de estos estudios usan la riqueza de especies como medida, esta considera a las especies igualmente diferentes, lo que no permite incorporar datos acerca de su identidad ecológica o evolutiva y tampoco permite entender de manera amplia como se estructuran estos ensamblajes de especies. Actualmente se están usando con mayor frecuencia medidas como la diversidad filogenética, funcional o la distinción taxonómica, lo

que podría ofrecernos información acerca de procesos o patrones que hemos pasado por alto (Poulin 2004, Poulin & Mouillot, 2004).

México cuenta con 564 especies de mamíferos (Gómez-Ortiz *et al*., 2017), de estás, en menos del 25% de ellas se han identificado helmintos (García-Prieto *et al.*, 2012), esto refleja la falta de conocimiento de la riqueza de helmintos en los diferentes grupos de mamíferos. Aunado a esto, el contacto cercano entre especies silvestres, especies domésticas y el humano generando por el cambio de uso de tierra, el movimiento de hospederos para actividades ganaderas o por la introducción de especies no nativas proveen oportunidades para que parásitos como los helmintos se asocien e interaccionen con nuevos hospederos. Lo que podría afectar los patrones y procesos biológicos de las asociaciones entre estos organismos (Kennedy, 2006; Wells *et al*., 2018; Fernandez, 2019)

Por lo que, la descripción y comprensión de los factores involucrados en la generación de estos patrones y gradientes se vuelve de suma importancia para explicar cómo se distribuye la diversidad de los parásitos, su respuesta a los cambios en el ecosistema y toma importancia en el área de salud pública y animal, ya que nos permite determinar la posible distribución de posibles enfermedades zoonóticas o emergentes, además de permitir la detección de hospederos susceptibles.

Objetivo

Describir los patrones de distribución de la riqueza y diversidad de helmintos asociados a mamíferos silvestres, domésticos y al humano de México, a través de diferentes gradientes.

Hipótesis

- La riqueza y diversidad de helmintos asociados a animales silvestres seguirán el patrón latitudinal reverso que tienen los mamíferos; mientras que los asociados a animales domésticos y a animales domésticos-silvestres no seguirán este patrón.
- Existirá una relación positiva entre la riqueza y diversidad de los helmintos y la masa corporal de hospedero.
- Habrá una diferencia en la riqueza y diversidad de helmintos asociados a los hospederos con diferentes gremios tróficos

Material y método

1. Construcción de la base datos

La base de datos utilizada en este estudio, se construyó a partir del listado taxonómico de especies de helmintos identificados en mamíferos silvestres de México publicado por García-Prieto *et al*. (2012) el cual se actualizó con registros obtenidos de una búsqueda bibliográfica en ISI Web of Science, CAB Abstracts y Biological Abstracts, hasta el 2017. Esta base de datos fue complementada con registros de helmintos en animales domésticos y en humanos obtenidos partir de una revisión bibliográfica (Quiroz Romero, 1987; Lamothe-Argumedo & García-Prieto, 1988) y recursos electrónicos generados por el Departamento de Parasitología de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia y de la UNAM (Alcalá *et al*., 2008; https://datosabiertos.unam .mx/). Además, se realizó una búsqueda en ISI Web of Science (https://apps.webofknowledge.com) usando las palabras clave “dog”, “cat”, “cattle”, “goat”, “sheep”, “rabbit”, “horse” and “donkey” combinadas con las palabras “helminth” y “Mexico”. Cada registro representó la detección de un parásito en una especie de mamífero.

Para cada registro se recopiló la información del hospedero (Especie, Familia), del parásito (Especies, Familia, Clase, Orden, Phyla, Localización en el cuerpo del hospedero, Estadio de desarrollo del parásito), geográfica (Estado, Localidad, Coordenadas) y la referencia bibliográfica.

A cada parásito se le asignó una categoría: asociado a fauna silvestre (S), asociado a animales domésticos (D) y asociado a ambos (D-S), con base en los diferentes hospederos en los que el helminto ha sido registrado en la literatura. El hombre fue considerado dentro de la categoría de animales domésticos, debido a su contacto cercano con los hospederos de esta categoría. Las especies domésticas fueron: vaca (*Bos taurus*), perro (*Canis familiaris*), cabra (*Capra hircus*), burro (*Equus asinus*), caballo (*Equus caballus*), gato (*Felis catus*), humano (*Homo sapiens*), ratón (*Mus musculus*), conejo (*Oryctolagus cuniculus*), oveja (*Ovis aries*), rata café (*Rattus norvergicus*), rata negra (*Rattus rattus*) y cerdo (*Sus scrofa*). Siguiendo esta clasificación, se analizaron los patrones de distribución de los helmintos respecto a la latitud donde fue identificada la interacción, a la masa corporal y al rango de dieta de los hospederos usando cuatro medidas: riqueza, diversidad filogenética, agrupamiento filogenético y distinción taxonómica.

Los datos relacionados con la masa corporal y el rango de dieta de los hospederos fueron obtenidos a partir de la base de datos Phylacine (Faurvy *et al*., 2018), que contiene porcentajes de consumo de plantas, invertebrados y vertebrados; con base en ésta, los hospederos se clasificaron en: herbívoros, carnívoros, insectívoros y omnívoros. Para los diferentes análisis realizados se usaron distintas paqueterías del software R (Kembel *et al*., 2010; Laliberté *et al*., 2014; Oksanen *et al*., 2016).

2. Medidas calculadas

La riqueza se refiere al número de especies, mientras que la diversidad filogenética de los hospederos es la suma total de la longitud de las ramas del árbol filogenético que contiene a los hospederos asociados a cada grupo de parásitos (Faith, 1992). Esta fue calculada a partir de dos elementos: el primero es una matriz de presencia y ausencia, en donde los helmintos representan las filas y los hospederos las columnas. El segundo elemento fue un árbol filogenético de los hospederos, adaptado de la filogenia publicada por Faurby (2018), para que solo contuviera las especies de la base de datos.

La segunda medida, el agrupamiento filogenético de los helmintos, compara la diversidad filogenética de los diferentes grupos de hospederos asociados a los parásitos contra un modelo nulo, para determinar si las especies de cada grupo son más cercanas filogenéticamente de lo que se esperaría en una distribución de éstas al azar. De ser así, esto significaría que el parásito está asociado a especies de hospederos que son filogenéticamente cercanas, es decir, hay un agrupamiento filogenético, en el caso contrario o sobre dispersión el parásito es capaz de asociarse a diferentes grupos de hospederos que son lejanos filogenéticamente (Poulin *et al*., 2011). Esta medición también utilizó el árbol filogenético de los mamíferos y las matrices de presencia y ausencia de los hospederos. La tercera medida es denominada distinción taxonómica (Δ^+) y es definida como el número de pasos promedio que se deben dar en un árbol filogenético o jerarquía taxonómica para alcanzar un nivel común entre dos especies (Poulin & Mouillot, 2004). Está medida fue calculada exclusivamente para los helmintos, debido a la falta de una filogenia completa de estos parásitos que contuviera a las especies registradas en la base de datos. Las categorías

taxonómicas que se utilizaron para otorgar este valor fueron: Especie, Género, Familia, Orden, Clase, Phylum y Reino y fueron asignadas siguiendo la clasificación taxonómica de Amin (2013) para los acantocéfalos, Jones *et al* (2005) para los tremátodos, Caira & Jensen (2017) para los céstodos y Anderson *et al.* (1974-1983), Gibbons (2010) y Hodda (2011) para los nemátodos.

Sin embargo, la distinción taxonómica no captura la estructura de los grupos de parásitos analizados, es decir es posible tener dos grupos de parásitos con valor igual de distinción taxonómica, pero uno de estos grupos podría estar conformado por un rango taxonómico de parásitos más amplio. Por lo que también se calculó la varianza de la distinción taxonómica ($\Lambda+$), la cual mide la heterogeneidad taxonómica entre grupos de especies.

En algunas ocasiones, los muestreos en los que se encuentran parásitos no van dirigidos a la búsqueda de esos organismos, sino que son hallazgos fortuitos. Además, debido a diversas situaciones, no todos los sitios y hospederos son muestreados con la misma intensidad y frecuencia, lo que genera sesgos en la información de los registros de los helmintos y sus interacciones. Para enfrentar este problema, usando la paquetería iNext (Hsieh *et al*., 2016) del software R, seguimos la metodología propuesta por Cooper *et al*. (2012), en la que las publicaciones asociadas a una especie de mamífero en particular fueron utilizadas como esfuerzo de muestreo para estimar una curva de acumulación de la riqueza de helmintos. Finalmente se seleccionaron los hospederos que tenían un porcentaje de cobertura de la curva mayor al 50% y una riqueza de 5 especies de helmintos, ya que de

acuerdo con Dobson *et al*. (2008), se ha estimado los mamíferos alojan entre 5-8 especies de parásitos por cada hospedero.

Resultados

La base de datos con que inició este estudio contenía 2,398 registros, que incluían 117 especies nominales de hospederos y 343 especies nominales de helmintos (10 acantocéfalos, 85 platelmintos y 248 nemátodos). Los roedores presentaron una mayor riqueza de hospederos y parásitos, seguidos por los carnívoros y los quirópteros (Cuadro 1). El número promedio de helmintos por hospedero mamífero fue de 2.93, con un máximo reportado de 40 especies de helmintos en *Equus caballus*. Los nemátodos y platelmintos tiene los valores más altos de diversidad filogenética de hospederos: 2826.32 (104 especies de mamíferos) y 2094.73 (62 especies de mamíferos) respectivamente, seguidos por los acantocéfalos con 814.32 (12 especies de mamíferos). La estructura filogenética de los hospederos de los phyla Nematoda (z= -1.10, p=0.14) y Platyhelminthes (z= -1.03, p=0.13) tiende al agrupamiento filogenético, mientras que Acanthocephala tiende a la sobredispersión (z=0.25 p=0.60). La distinción taxonómica de los nemátodos (79.58) y platelmintos (76.76) es menor que la distinción taxonómica y varianza de la misma en los acantocéfalos (83.02) (570.07).

32 especies de helmintos están asociadas a animales domésticos (D), 165 animales silvestres (S) y 148 están asociados a ambos (D-S). Los helmintos asociados (S) tienen una mayor diversidad filogenética de hospederos (2662.96, 89 especies), que los asociados a D-S (1914.32, 57 especies) y D (690.36, 10 especies). D-S tiende al agrupamiento filogenético (-1.87, p=0.03), mientras que S y D a la sobredispersión (0.02, p=0.59; 0.02, p=0.49). La

distinción taxonómica de D (82.72) es mayor que la de D-S (77.14) y S (79.88), sin embargo, la mayor variación de la distinción taxonómica la obtuvo D-S (443.44).

Cuadro 1. Riqueza de hospederos, parásitos y proporción de helmintos por hospedero asociado a cada orden de mamíferos.

Orden	Hospederos (S)*	Helmintos (S)*	Acantocéfalos ∝ Hospedero	Nemátodos ∝ Hospedero	Platelmintos ∝ Hospedero
Carnivora	21	67	0.33	1.86	1
Cetartiodactyla	9	56	0.11	5.33	0.78
Chiroptera	26	53	0	1	0.96
Cingulata	1	7	0	7	0
Lagomorpha	5	11	0	2	0.2
Marsupialia	5	32	1	2.8	2.6
Perissodactyla	3	46	0	14	0.33
Primates	4	31	0.25	5.25	2.25
Rodentia	43	70	0.02	1.28	0.40
Total	117	373*	---	---	---

*La suma de los totales anotados en el texto no concuerda debido a que 2 o más especies de mamífero pueden alojar la misma especie de helminto.

*S= Riqueza de especies.

De las 117 especies nominales de hospederos, 39 tenían sólo 1 registro de especie de helminto, por lo que no fue posible estimar su curva de acumulación. De los registros de los hospederos restantes (78); solo 27 especies de hospederos obtuvieron una riqueza de 5 parásitos y una cobertura en su curva de acumulación mayor del 50% (Anexo I), lo que correspondió a 1938 registros, 250 especies nominales de helmintos, pertenecientes a los phyla Acanthocephala (10 especies), Nematoda (181 especies) y Platyhelminthes (59 especies). En esta base de datos, los roedores y carnívoros presentaron una mayor riqueza de hospederos, mientras que los cetartiodáctilos obtuvieron la mayor riqueza de parásitos (Cuadro 2). El número promedio de helmintos por hospedero mamífero fue de 9.25 con un máximo reportado de 40 especies de helmintos en *Equus caballus*. 32 helmintos están

asociados a animales domésticos (D), 81 a animales silvestres (S) y 138 asociados a la combinación de las categorías anteriores (D-S).

Los parásitos asociados a D-S (1358.02, 26 especies) y S (1006.07, 14 especies) tienen una diversidad filogenética de hospederos mayor que la de los que solo se asocian a D (690.36, 10 especies). Los primeros y segundos tienden al agrupamiento filogenético (-1.48, p=0.09; -1.04, p=0.19), mientras que los terceros tienden a la sobredispersión (0.04, p=0.42;). Los helmintos asociados a S (83.88) obtuvieron un mayor valor de distinción taxonómica que los asociados a D (82.72) y a D-S (73.23), mientras que los helmintos asociados a D (493.14) tienen un mayor valor de varianza de la distinción taxonómica que los asociados a D-S (485.89) y a S (429.08).

De los 1938 registros, solo 1619 contenían una referencia geográfica. Mediante estos registros se obtuvo que la riqueza de hospederos y parásitos aumenta conforme la latitud disminuye. Ambas correlaciones son negativas y significativas (-0.60, p=0.00 para la riqueza de parásitos y -0.52, p=0.00 para la riqueza de hospederos) (Figura 1). De igual manera, diversidad filogenética de los hospederos aumenta conforme la latitud disminuye (-0.67, p=0.00), mientras que no se encontró correlación significativa entre latitud, el agrupamiento filogenético de los hospederos y la distinción taxonómica.

Las especies de parásitos asociados a (D-S) tienen una correlación negativa significativa entre la riqueza de helmintos y la latitud (-0.54, p=0.00) y la diversidad filogenética y la latitud (-0.47, p=0.00). D-S también presenta una correlación positiva entre

la distinción taxonómica (0.43, p=0.00) y la latitud (Figura 2). En la categoría S hay una correlación positiva entre el agrupamiento filogenético y la latitud (0.73 p= 0.00) (Figura 3).

Cuadro 2. Riqueza de hospederos, parásitos y proporción de helmintos por hospedero asociado a cada orden de mamíferos, que obtuvieron una riqueza de helmintos igual mayor a 5 y un buen porcentaje de cobertura (<50%).

Orden	Hospederos (S)	Helmintos (S)	Acantocéfalos ∝ Hospedero	Nemátodos ∝ Hospedero	Platelmintos ∝ Hospedero
Carnivora	6	48	1	4.83	2.17
Cetartiodactyla	4	52	0.25	11.25	1.5
Chiroptera	3	24	0	3.67	4.33
Lagomorpha	2	10	0	4.5	0.5
Marsupialia	3	30	1.67	4.33	4
Perissodactyla	1	40	0	39	1
Primates	2	29	0.5	9.5	4.5
Rodentia	6	41	0.33	10	3.33
Total	27	274*	---	---	---

*La suma de los totales anotados en el texto no concuerda debido a que 2 o más especies de mamífero pueden alojar la misma especie de helminto.
*S= Riqueza de especies.

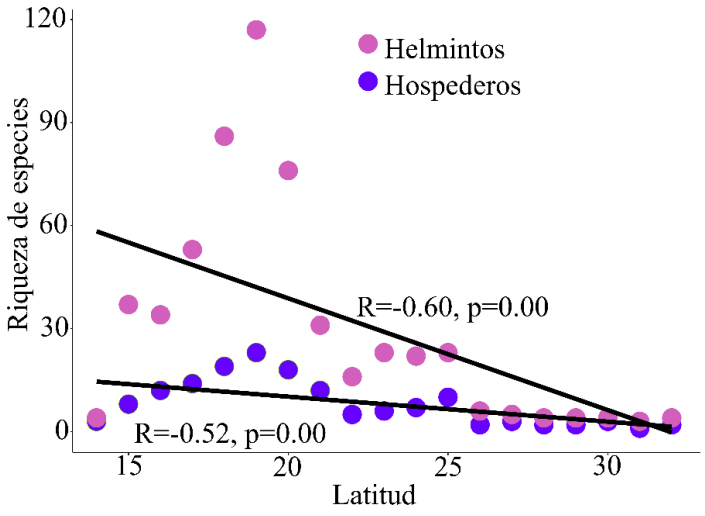


Figura 1. Relación entre la riqueza total de especies de helmintos, de hospederos y la latitud.

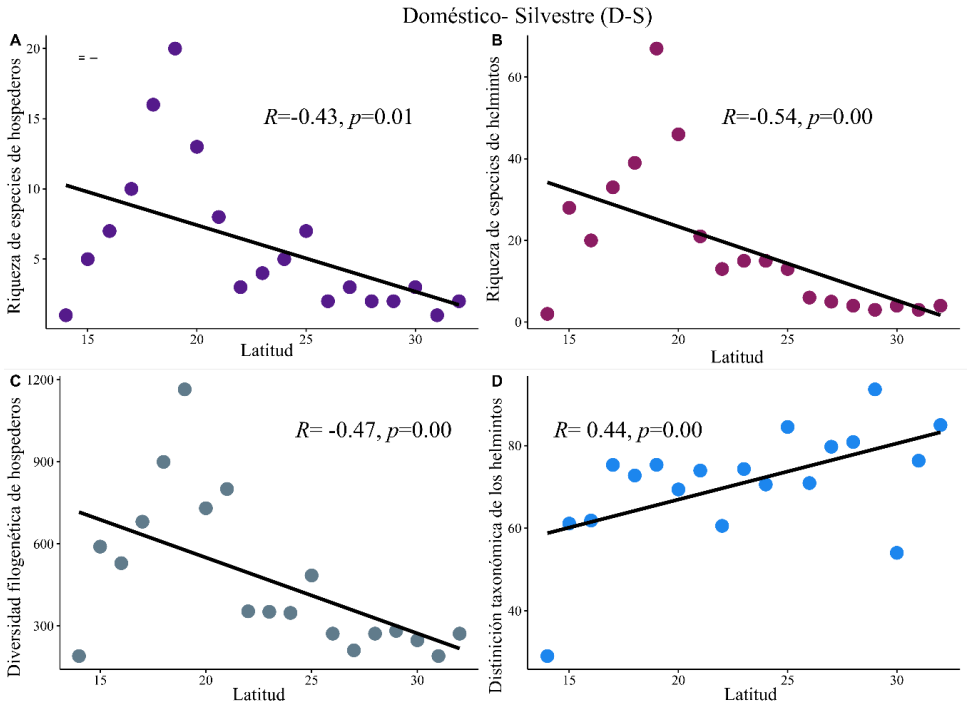


Figura 2. A) Relación entre la riqueza de hospederos de helmintos asociados a D-S y latitud. B) Relación entre la riqueza de helmintos asociados a D-S, y la latitud. C) Relación entre la diversidad filogenética de hospederos de helmintos asociados a D-S y la latitud. D) Relación entre la distinción taxonómica de helmintos asociados a D-S y la latitud.

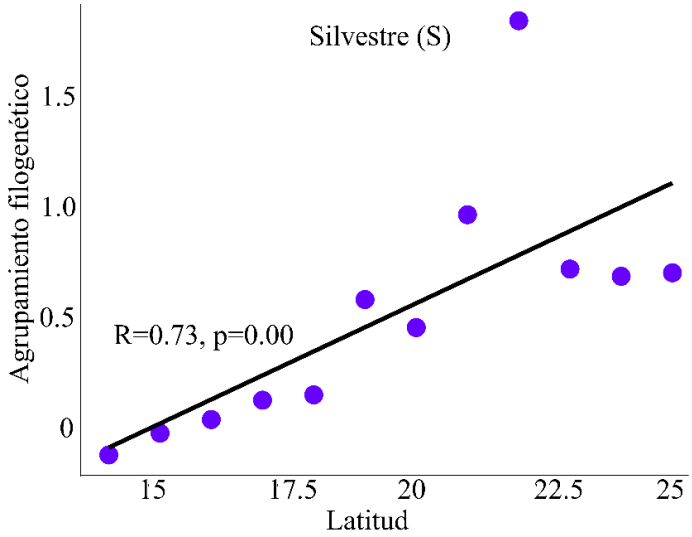


Figura 3. Relación entre el agrupamiento filogenético de los hospederos de helmintos asociados a animales silvestres (S) y la latitud.

Los datos de masa corporal de los hospederos contenidos en el total de los registros, tiene una correlación positiva no significativa con la riqueza de parásitos (0.12, p=0.06), pero, si se encontró una relación positiva significativa entre la distinción taxonómica y la masa corporal de los hospederos (0.19, p=0.01). Se realizaron las correlaciones también para las especies que cumplían los requisitos de riqueza de 5 parásitos y una cobertura en su curva de acumulación mayor del 50% y fue posible encontrar una correlación positiva entre la masa corporal, la riqueza de parásitos en general (0.44, p=0.01) y la riqueza de parásitos asociados a D-S (0.55, p=0.00) (Figura 4). No se encontraron correlaciones entre la masa corporal y la distinción taxonómica. Los hospederos clasificados como omnívoros presentaron un mayor riqueza y distinción taxonómica de helmintos, sin embargo, su varianza de la distinción taxonómica fue menor; en esta medida los insectívoros presentaron el valor más grande (Cuadro 3a). Esto también sucede con los hospederos asociados a cada categoría de helmintos, sin embargo, los herbívoros de la categoría D presentan el valor más grande la varianza de la distinción taxonómica de todos los grupos (Cuadro 3b).

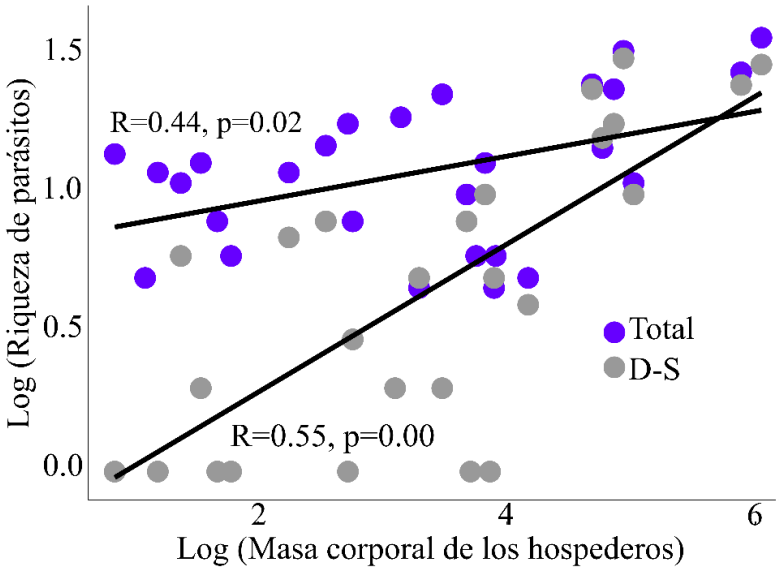


Figura 4. Relación entre la masa corporal de los hospederos mamíferos y la riqueza total de helmintos (morado). Relación entre la masa corporal de los hospederos de helmintos asociados a D-S y la riqueza de helmintos (gris).

Cuadro 3a. Riqueza de hospederos, de helmintos, distinción taxonómica y varianza de la distinción taxonómica de los helmintos asociados a diferentes gremios tróficos de hospederos.

Gremio trófico	S*	S**	Δ+	Λ+
Herbívoros	7	100	66.185	529.58
Carnívoros	2	16	78.23	520.81
Insectívoros	2	20	78.84	611.96
Omnívoros	16	139	81.54	433.45

S* Riqueza de hospederos mamíferos
S** Riqueza de helmintos
Δ+ Distinción taxonómica de las especies de helmintos
Λ+ Variación de la distinción taxonómica de helmintos

Cuadro 3b. Riqueza de hospederos, de helmintos, distinción taxonómica y varianza de la distinción taxonómica de los helmintos asociados a las categorías D, S, D-S y a diferentes gremios tróficos de hospederos.

		Hospederos	Parásitos		
Categoría	**Gremio trófico**	**S***	**S****	**Δ+**	**Λ+**
D	**Herbívoro**	3	11	58.21	787.07
D	**Carnívoro**	0	0	---	---
D	**Omnívoro**	7	21	83.14	391.00
D	**Insectívoro**	0	0	---	---
D-S	**Herbívoro**	8	76	62.34	458.55
D-S	**Carnívoro**	1	5	77.05	378.41
D-S	**Omnívoro**	15	64	79.90	464.57
D-S	**Insectívoro**	2	2	12.08	---
S	**Herbívoro**	3	15	82.97	459.34
S	**Carnívoro**	0	0	---	---
S	**Omnívoro**	9	53	83.16	456.00
S	**Insectívoro**	2	18	80.18	598.64

S* Riqueza de hospederos mamíferos
S** Riqueza de helmintos
Δ+ Distinción taxonómica de las especies de helmintos
Λ+ Variación de la distinción taxonómica de helmintos

Discusión

Patrones de la distribución de riqueza de los helmintos y sus hospederos fueron detectados, usando diferentes dimensiones de la diversidad a través de un gradiente latitudinal, de masa corporal y de rango de dieta. Los nemátodos y los platelmintos tuvieron una mayor riqueza y diversidad filogenética de hospederos; ambos tienden al agrupamiento filogenético, mientras que los acantocéfalos presentan menor diversidad filogenética y tienden a la sobredispersión. Diferentes especies de nemátodos y platelmintos son considerados especies generalistas, el hecho de que en algunas especies una parte de su ciclo de vida suceda fuera del hospedero, facilita su exposición y transmisión a nuevos hospederos, incluso en ausencia de contacto directo con ellos (Locke *et al*., 2010; Walker & Morgan, 2014). Los procesos evolutivos por los cuales se asocian en sus hospederos, generan la aparición de diferentes asociaciones, lo que diversifica el rango de hospederos que puedan tener (Jimenez *et al.*, 2017), sin embargo el agrupamiento filogenético que presentan nemátodos y platelmintos podría reflejar que en algunos casos la diversificación ocurre en algunos casos dentro de mismo clado de hospederos (Kennedy & Bush 1992, Poulin 2004).

Se ha estimado que 1 de cada 4 mamíferos presentan un acantocéfalo (Dobson *et al*., 2008) y su ocurrencia en vertebrados está ligada a su dieta siendo más comunes en animales de omnívoros que en herbívoros o carnívoros estrictos (Kennedy, 2006). La distinción taxonómica y su varianza entre phylas de Nematoda y Platyhelminthe es menor que en Acanthocephala, Un mayor valor de distinción taxonómica significa que en promedio las especies de helmintos asociadas a un grupo determinado de hospederos no están cercanamente relacionadas, mientras que los altos valores de la varianza se asocian con

diferentes familias dando origen a una especie (Poulin & Mouillot, 2004), esto da como resultados una mayor heterogeneidad de los grupos de acantocéfalos asociados a mamíferos a comparación de los valores observados en nemátodos y platelmintos. Los acantocéfalos se asocian a sus hospederos intermediarios de manera muy específica (Near, 2002), dentro de nuestra base de datos tenemos acantocéfalos pertenecientes a dos clases: Archiacanthocephala y Palaeacanthocephala. Los primeros usan de hospederos intermediarios a insectos de diferentes órdenes, mientras que los segundos usan anfípodos acuáticos o terrestres (Kennedy, 2006); por lo que la variedad en el consumo de estos hospederos intermediarios, podría estar jugando un papel en la heterogeneidad de los ensamblajes de acantocéfalos asociados a estos hospederos.

Al analizar los registros filtrados por el esfuerzo de muestreo, los helmintos asociados a fauna silvestre (S) y animales domésticos (D-S) obtuvieron una mayor riqueza y diversidad filogenética de hospederos. Sin embargo, la estructura filogenética de ambos, tienden al agrupamiento, ya que a pesar de contar con una mayor diversidad de hospederos estos son cercanos filogenéticamente. Dentro de los helmintos asociados a fauna silvestre (S) hay especies de marsupiales y murciélagos, estos presentan historias evolutivas y de vida particulares, a las cuáles diferentes grupos de helmintos se han adaptado para poder asociarse a ellos, así mismo pocos de estos helmintos se comparten con hospederos de otros órdenes de mamíferos (Baker *et al*., 1976; Nilsson *et al*., 2010); mientras que en el caso de los helmintos asociados animales domésticos la sobre dispersión observada se debe a que los hospederos tienen en común algunos helmintos, esto podría ser resultado de la historia de domesticación que tenemos con estas especies la cual favorece transmisión no solo hacia los humanos sino a otros animales domésticos (Morand *et al*., 2014).

Tanto los helmintos asociados a D-S y los asociados a S tienen una mayor riqueza que los asociados a D, sin embargo, la medida de distinción taxonómica nos permite observar a pesar de diferencia en riqueza los helmintos asociados a S y a D no están cercanamente relacionadas, no así en D-S donde más de la mitad de las especies de helmintos pertenecen a dos órdenes taxonómicos. En cuanto a la varianza de la distinción taxonómica, si bien, lo helmintos asociados a D cuenta con el menor de especies, muchas de sus especies se originan a partir de una sola especies proporcionando más heterogeneidad a este ensamblaje.

El patrón de la riqueza de especies a lo largo de un gradiente latitudinal ha sido descrito para diferentes especies de mamíferos, insectos, peces y bacterias (Willig *et al*, 2003). En caso de los parásitos, se esperaría que al depender de sus hospederos estos siguieran un patrón de gradiente latitudinal similar (Preisser, 2019), sin embargo diferentes estudios han encontrado patrones mixtos relacionados con la riqueza de helmintos y el gradiente latitudinal (Morand, 2015). Choudhury y Dick (2000) señalaron que las comunidades de acantocéfalos en peces de agua dulce tienen más riqueza en regiones neárticas que regiones tropicales; de igual manera, el número de acantocéfalos asociados a pinnípedos y cetáceos es mayor en estas regiones que en los trópicos (Kennedy, 2006). Pressier (2019) describió en un estudio realizado en roedores cricétidos, que la riqueza de helmintos en general y la de los nemátodos siguen un patrón reverso latitudinal -encontrado comúnmente- en especies de vida libre. Mientras que la riqueza de céstodos exhibía un patrón contrario a este (mayor riqueza en latitudes mayores).

En el presente estudio fue posible encontrar una mayor riqueza de hospederos, de helmintos en general, así como una mayor diversidad filogenética de hospederos conforme

la latitud disminuía, dicho patrón fue encontrado también al analizar la riqueza y diversidad filogenética de hospederos en los de helmintos asociados a (D-S). Se ha sugerido que a la latitud se asocian un amplio rango de factores bioclimáticos. Pero que la temperatura, topografía y precipitación son factores involucrados en la presencia de este patrón en helmintos, ya que influyen en los estadios que ocurren en el ambiente, la transmisión a sus hospederos, la diversidad y disponibilidad de hospederos intermediarios, por lo que se podrían esperar diferentes relaciones entre la latitud y la riqueza de parásitos de acuerdo a su historia de vida, tipos de ciclos y variación en la abundancia de hospederos intermediarios (Hotez *et al*., 2008; Morand, 2015). Otros factores involucrados en la distribución de la riqueza de parásitos son que factores asociados el rango de actividad, la dieta y la masa corporal de los hospederos (Preisser, 2019).

Los helmintos asociados a S presentaron una correlación positiva entre el agrupamiento filogenético y la latitud, es decir, conforme aumentaba la latitud había una mayor sobredispersión filogenética de los parásitos en los hospederos. Ha sido descrito que en ciertos tipos de parásitos a latitudes mayores la especificidad de hospederos en menor (Poulin & Leung 2011), lo que podría explicar este patrón. También fue posible encontrar dicha relación entre la distinción taxonómica y la latitud en el grupo de los helmintos asociados D-S, hay un aumento en el número de pasos entre pares de especies para alcanzar un nivel común en la jerarquía taxonómica en latitudes más altas en este grupo de helmintos. A medida que aumenta la latitud, hay más hospederos domésticos que silvestres asociados a los helmintos en esta categoría y las familias de helmintos dan lugar a una sola especie.

En los conjuntos de parásitos asociados a D no se esperaba encontrar patrones asociados con la latitud, ya que las especies domésticas se han extendido por todo el mundo colonizando diferentes ambientes terrestres (Wells *et al*., 2018), mientras que en el grupo asociado a W esperaba que seguirían los patrones similares a sus hospederos. Finalmente, en D-S esperábamos encontrar los patrones alterados debido a la adición de especies de helminto asociadas asociadas con animales domésticos. La relación que existía entre la latitud y el helminto asociado a S era negativa pero no significativa, mientras que en el caso de los helmintos asociados a D-S esta relación si fue significativa. En la base de datos filtrada 136 helmintos se asociaron a D-S, de estos 80% eran nemátodos, 17% eran platelmintos y 5.5% eran acantocéfalos, mientras de las 80 especies de helmintos que se asociaron a S, 57.7% eran nemátodos, 33.7% eran platelmintos y 8.75% eran acantocéfalos, es probable que el alto porcentaje de nemátodos en el grupo D-S impulsa el patrón latitudinal; como Preisser (2017) y Poulin y Leung (2011) ya describieron anteriormente, mientras que en el grupo S el patrón podría ser poco claro debido a la pequeña diferencia entre la proporción entre estos dos grupos Estudios futuros que apliquen estas medidas, deberán consideran agrupar a los helmintos por phyla, ya que los patrones vistos en nemátodos, platelmintos y acantocéfalos pueden cambiar de acuerdo con su historia de vida, tipos de ciclos y variación en la abundancia de hospederos (Poulin & Leung, 2011; Morand, 2015)

Al analizar la base de datos completa, la masa corporal de los hospederos no tuvo una relación positiva significativa con la riqueza de helmintos, pero si con la distinción taxonómica de las especies de helmintos, es decir, conforme aumenta la masa corporal hay una mayor distancia taxonómica entre las especies de helmintos de cada grupo. De manera similar, se encontró una correlación entre la masa corporal, la riqueza de total parásitos y los

helmintos asociados a D-S de la lista filtrada. La masa corporal fue señalada como predictor importante de la riqueza de parásitos, sin embargo, la fuerza de su efecto puede variar a través de los grupos taxonómicos de hospederos (Kamiya *et al*., 2014). Siguiendo un análogo de la relación especie-área, los hospederos con una masa corporal presentan hábitat más grande para los parásitos, lo que puede representar menor competencia y con una mayor probabilidad de encuentro con diferentes parásitos debido al mayor tamaño en las áreas de actividad y consumo de alimento (Dallas *et al*., 2018), lo que aumenta la diversidad de helmintos a los que se pueden asociar. Al igual que la latitud, la masa corporal puede estar ligada a diferentes procesos que influyen en la riqueza, transmisión y persistencia de los helmintos como la densidad, uso de hábitat y rasgos de historia de vida de los hospederos (i. e. longevidad, terrestrialidad) (Vitone *et al*., 2004).

Debido a la variabilidad en su dieta los omnívoros tienen una mayor probabilidad de encuentro con las etapas infectantes de diferentes parásitos, que aquellos solo cuentan con pocos elementos en su dieta. Los parásitos como los acantocéfalos están asociados a hospederos intermediarios determinados y sólo pueden ser transmitidos a sus hospederos definitivos por la ingestión del hospederos intermediario o de un vertebrado que actúe como hospedero paraténico (Near, 2002; Kennedy, 2006). Está especificidad por hospederos intermediarios también ha sido descrita en platelmintos (Locke *et al*., 2010), por lo que una dieta donde se consume diferentes insectos o gastrópodos que fungen como hospederos intermediarios de diferentes parásitos favorece una mayor heterogeneidad en los ensamblajes de helmintos todo esto se refleja en los valores de varianza de la distinción taxonómica de los hospederos insectívoros, con la excepción del valor encontrado en los helmintos asociados a animales domésticos herbívoros el cual se debe a la presencia de diferentes

niveles taxonómicos asociados únicamente a una especie, que se adquieren por el consumo de vegetación.

En la base original el orden Rodentia presentó una mayor riqueza de hospederos (42 especies) y de helmintos (70 especies) Es probable que la facilidad de su captura, así como la gran diversidad de este orden y sus parásitos, influya en el número de registros (Morand, 2015). Por otro lado, en la lista filtrada el orden de Rodentia y Carnivora presentaron una mayor riqueza de hospederos (6 especies), mientras que el orden de Cetartiodactyla tiene una mayor riqueza de helmintos (52 especies), a su vez los órdenes taxonómicos que contienen a animales domésticos, presentan un mayor número de interacciones, ya que son frecuentemente estudiados, debido a la influencia que los parásitos tienen en la salud animal y economía de actividades ganaderas (Walker & Morgan 2014).

Por lo que a pesar de que fue posible describir algunos patrones ya reportados en la literatura; los resultados de estas aproximaciones deben ser tomadas con precaución, ya que principalmente en el caso de las especies silvestres existen muchos registros de un solo helminto asociado a un hospedero, frecuentemente se sabe poco de su ciclo de biológico, su uso de hospederos y aún faltan muchas especies mamíferos que no han sido muestreadas, estos sesgos de información podría estar ocultando los patrones reales que producen los factores medidos en este estudio.

Por lo mismo, es importante continuar con el muestreo, colecta e identificación de parásitos asociados a mamíferos, permitiendo describir de las múltiples interacciones que estos organismos tienen con sus hospederos. Como parásitos, los helmintos son un

componente importante y abundante en las comunidades naturales. Se ha estimado que aproximadamente existen 11,631 especies de helmintos asociados a las 4,637 especies de mamíferos existentes en el planeta (Dobson *et al*., 2008); cambios en la distribución de sus hospederos debido al cambio climático, de uso de tierra e introducción de especies invasoras, entre otros, pueden crear nuevas oportunidades para que los parásitos se asocien a otros hospederos, impactando en la emergencia de enfermedades, conservación de especies y producción animal (Walker & Morgan 2014).

En medida que se completen los inventarios de especies parásitos, será posible identificar de manera más certera los factores están involucrados en la distribución de la riqueza de estos parásitos. Tomando en cuenta que los efectos de estos factores o predictores pueden depender del nivel jerárquico de estudio, así como de su escala espacial (Kamiya *et al*., 2014). Consideramos que solo a través del uso de estudios macroecológicos que aborden múltiples dimensiones de la diversidad, que tomen en cuenta múltiples rasgos de las especies como riqueza, diversidad filogenética y funcional, entre otros, podrán describirse con mayor precisión los patrones, así como los procesos están involucrados en la distribución y ensambles de los parásitos en sus hospederos y como podrían verse alterados ante los cambios actuales.

Referencias

Alcalá Canto, J., Figueroa Castillo, J. A., Alberti Navarro, A. B., Posadas Manzano, E., & Cuéllar Ordaz, J. A. (2008). BASE DE DATOS SOBRE REGISTROS DE PARÁSITOS DE RUMIANTES EN MÉXICO.

Amin, O. A. (2013). Classification of the Acanthocephala. *Folia Parasitologica*, *60*(4), 273–305.

Anderson, R. C. (2000). *Nematode Parasites of Vertebrates: their development and*

transmission. *Journal of Chemical Information and Modeling* (Vol. 53). Oxford: CABI. http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004

Anderson, R. C., Chabaud, A. ., & Willmott, S. (1974). *CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates.* Farnham Royal, Buck, England: CAB International.

Arai, H. (Ed.). (1980). *Biology of the Tapeworm Hymenolepis diminuta*. Calgary, Canada: Academic Press.

Archie, E. A., & Ezenwa, V. O. (2011). Population genetic structure and history of a generalist parasite infecting multiple sympatric host species q. *International Journal for Parasitology*, *41*(1), 89–98. http://doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.07.014

Baker, R. J., Jones, J. K., & Carter, D. C. (Eds.). (1976). *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomidae. Part I*. Lubbock, Texas: Special Publications of the Museum, Texas Tech University.

Berenji, F., Fata, A., & Hosseininejad, Z. (2007). A case of Moniliformis moniliformis (Acanthocephala) infection in Iran. *The Korean Journal of Parasitology*, *45*(2), 145–148. http://doi.org/10.3347/kjp.2007.45.2.145

Blondel, V. D., Guillaume, J. L., Lambiotte, R., & Lefebvre, E. (2008). Fast unfolding of communities in large networks. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, *2008*(10), 1–12. http://doi.org/10.1088/1742-5468/2008/10/P10008

Bordes, F., Caron, A., Blasdell, K., de Garine-Wichatitsky, M., & Morand, S. (2017). Forecasting potential emergence of zoonotic diseases in South-East Asia: network analysis identifies key rodent hosts. *Journal of Applied Ecology*, *54*(3), 691–700. http://doi.org/10.1111/1365-2664.12804

Caira, J., & Jensen, K. (2017). *Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth.* Kansas, USA: University of Kansas, Natural History Museum.

Ceballos, G. (Ed.). (2014). *Mammals of Mexico*. Baltimore: John Hopkins University Press.

Cerutti, M. C., Citterio, C. V., Bazzocchi, C., Epis, S., D'Amelio, S., Ferrari, N., & Lanfranchi, P. (2010). Genetic variability of Haemonchus contortus (Nematoda: Trichostrongyloidea) in alpine ruminant host species. *Journal of Helminthology*, *84*(3), 276–283. http://doi.org/10.1017/S0022149X09990587

Choudhury, A., & Dick, T. A. (2000). Richness and diversity of helminth communities in tropical freshwater fishes: Empirical evidence. *Journal of Biogeography*, *27*(4), 935–956. http://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00450.x

Constable, P., Hinchcliff, K., Done, S., & GRÜNBERG, W. (2017). Diseases of the liver. In *Veterinary Medicine: A Textbook of the Diseases of Cattle, Horses, Sheep, Pigs, and Goats* (Elventh, p. 2308). St. Louis, Missouri: Elsevier.

Cooper, N., Griffin, R., Franz, M., Omotayo, M., & Nunn, C. L. (2012). Phylogenetic host specificity and understanding parasite sharing in primates. *Ecology Letters*, *15*(12), 1370–1377. http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01858.x

Csardi, G., & Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network. *InterJournal Complex Systems*, 1695.

Dallas, T. (2014). metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecography*, *37*, 402–405.

Dallas, T. A., Aguirre, A. A., Budischak, S., Carlson, C., Ezenwa, V., Han, B., … Stephens, P. R. (2018). Gauging support for macroecological patterns in helminth parasites. *Global Ecology and Biogeography*, *27*(12), 1437–1447. http://doi.org/10.1111/geb.12819

Dallas, T. A., Han, B. A., Nunn, C. L., Park, A. W., Stephens, P. R., & Drake, J. M. (2018). Host traits associated with species roles in parasite sharing networks. *Oikos*. http://doi.org/10.1111/oik.05602

Dallas, T., & Cornelius, E. (2015). Co-extinction in a host-parasite network: identifying key hosts for network stability. *Scientific Reports*, (13185).

Dallas, T., Park, A. W., & Drake, J. M. (2017a). Predicting cryptic links in host-parasite networks. *PLoS Computational Biology*, *13*(5), 1–15. http://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005557

Dallas, T., Park, A. W., & Drake, J. M. (2017b). Predicting cryptic links in host-parasite networks. *PLoS Computational Biology*, *13*(5), 1–15. http://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005557

De Meo, P., Ferrara, E., Fiumara, G., & Provetti, A. (2011). Generalized Louvain method for community detection in large networks. *Proceedings of the 11th International Conference On Intelligent Systems Design And Application*, 88–93.

Dobson, A., Lafferty, K. D., Kuris, A. M., Hechinger, R. F., & Walter, J. (2008). Homage to Linnaeus: How Many Parasites? How Many Hosts? In J. C. Avise, S. P. Hubbell, & F. J. Ayala (Eds.), *In the Light of Evolution, Volume II: Biodiversity and Extinction* (p. 432). Washington D.C, USA: National Academies Press.

Dormann, M. C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2015). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R Newss*, *8*(2), 2008.

Douglas, N. https://github. com/NCAR/Fields., Reinhard, F., Paige, J., & Stephan, S. (2017). fields: Tools for spatial data. http://doi.org/10.5065/D6W957CT, R package version 9.8-6

Faith, D. . (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, *61*, 1–10.

Faurvy S, D. M., Pedersen, R., Schowanek, S., Antonelli, A., & Svenning, J. (2018). PHYLACINE 1.2: The Phylogenetic Atlas of Mammal Macroecology. *Ecology*, *99*(11), 2626–2626. http://doi.org/https://doi.org/10.1002/ecy.2443

Fernandez, J. A. (2019). The holistic specimen and parasites of mammals. *THERYA*, *10*(2), 65–67.

Fuehrer, H. P. (2014). An overview of the host spectrum and distribution of Calodium hepaticum (syn. Capillaria hepatica): Part 2 - Mammalia (excluding Muroidea). *Parasitology Research*, *113*(2), 641–651. http://doi.org/10.1007/s00436-013-3692-9

García-Prieto, L., Falcón-Ordaz, J., & Guzmán-Cornejo, C. (2012). Helminth parasites of wild Mexican mammals: list of species, hosts and geographical distribution. *Zootaxa*, *3290*, 1–92.

García-Prieto, L., García-Varela, M., & Mendoza-Garfias, B. (2014). Biodiversidad de Acanthocephala en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *85*(SUPPL.). http://doi.org/10.7550/rmb.31684

García-prieto, L., Mendoza-garfias, B., & León, G. P. De. (2014). Biodiversidad de Platyhelminthes parásitos en México Biodiversity of parasitic Platyhelminthes in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *85*, 164–170. http://doi.org/10.7550/rmb.31756

García-prieto, L., Osorio-sarabia, D., & Rafael, M. (2014). Biodiversidad de Nematoda parásitos de vertebrados en México Biodiversity of Nematoda parasites of vertebrates in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *85*, 171–176. http://doi.org/10.7550/rmb.31746

Genz, A., Bretz, F., Miwa, T., Xuefei, M., Leisch, F., Scheipl, F., & Hothorn, T. (2019). mvtnorm: Multivariate Normal and t Distributions.

Gibbons, L. (2010). *Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*. Wallinford, England: CAB International.

Gómez-Ortiz, Y., Dominguez-Vega, H., & Moreno, C. E. (2017). Spatial variation of mammal richness, functional and phylogenetic diversity in the Mexican Transition Zone. *Community Ecology*, *18*(2), 121–127.

Gomez, J. M., Nunn, C. L., & Verdúc, M. (2013). Centrality in primate–parasite networks reveals the potential for the transmission of emerging infectious diseases to humans José María Gómez,a,1 Charles L. Nunn,b and Miguel Verdúc. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(19), 7738–7741.

Gottstein, B., Pozio, E., & Nöckler, K. (2009). Epidemiology, diagnosis, treatment, and control of trichinellosis. *Clinical Microbiology Reviews*, *22*(1), 127–145. http://doi.org/10.1128/CMR.00026-08

Hafner, M. S., Demastes, J. W., Spradling, T., & Freedman, D. L. (2003). Cophylogeny Between Pocket Gophers and Chewing Lice. In R. D. . Page (Ed.), *Tangled trees: Phylogeny, Cospeciation, and Coevolution* (p. 350). Chicago: University of Chicago Press.

Han, B. A., Paul, J., Bowden, S. E., & Drake, J. M. (2015). Rodent reservoirs of future zoonotic diseases, *2015*. http://doi.org/10.1073/pnas.1501598112

Han, B. A., & Yang, L. (2016). Predicting Novel Tick Vectors of Zoonotic Disease. *arXiv Preprint arXiv:160606323*.

Hayfield, T., & Racine, J. S. (2008). Nonparametric Econometrics: The np Package. *Journal of Statistical Software*, *27*(5).

Herd, R. P. (1971). The parasitic life cycle of Chabertia ovina (Fabricius, 1788) in sheep. *International Journal for Parasitology*, *1*(2), 189–199. http://doi.org/10.1016/0020-7519(71)90014-2

Hodda, M. (2011). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, *3164*, 63–95.

Honaker, J., King, G., & Blackwell, M. (2011). Amelia II: A Program for Missing Data. *Journal of Statistical Software*, *45*(7), 1–47.

Hoste, H., Mallet, S., & Koch, C. (1995). Trichostrongylus colubriformis infection in rabbits: persistence of the distal adaptive response to parasitism after anthelmintic treatment. *Journal of Comparative Pathology*, *113*(2), 145–153.

Hotez, P. J., Brindley, P. J., Bethony, J. M., King, C. H., Pearce, E. J., & Jacobson, J. (2008). Helminth infections : the great neglected tropical diseases. *J Clin Invest*, *118*(4), 1311–1321. http://doi.org/10.1172/JCI34261.tion

Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(12), 1451–1456. http://doi.org/10.1111/2041-210X.12613

Hugot, J. P., Gardner, S. L., Borba, V., Araujo, P., Leles, D., Da-Rosa, Á. A. S., … Araújo, A. (2014). Discovery of a 240 million year old nematode parasite egg in a cynodont coprolite sheds light on the early origin of pinworms in vertebrates. *Parasites and Vectors*, *7*(1), 1–8. http://doi.org/10.1186/s13071-014-0486-6

Ibrahim, U. I., Mbaya, A. W., Geidam, Y. A., Gambo, H. I., Sanda, K. A., & Kelechi, O. L. (2012). Helminth parasites and reservoir status of captive wild ruminants in the semi-arid region of north-eastern Nigeria. *Veterinary World*, *5*(9), 530–534.

http://doi.org/10.5455/vetworld.2012.530-534
Jacobson, R. H., Worley, D. E., & Greer, K. R. (1969). The fringed tapeworm (Thysanosoma actinioides) as a parasite of the rocky mountain elk in Yellowstone National Park. *Wildlife Disease*, *5*(2), 95–98.
Jimenez, F. A., Gardner, S. L., & Notarnicola, J. (2017). Nematodes Associated with Mammals in the Great American Biotic Interchange (GABI). *Oecologia Australis*, *1*(1), 1–16. http://doi.org/10.4257/oeco.2017.2101.01.This
Jones, A., Bray, R. ., & Gibson, D. . (Eds.). (2005). *Keys to the Trematoda Vol.2*. Wallinford, England.
Jones, K., Biey, J., Cardillo, M., Fritz, S., O'Dell, J., Orme, C. D. L., … Purvis, A. (2009). PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology*, 2648.
Jordano, P. (2016). Chasing Ecological Interactions. *PLoS Biology*, *14*(9), 2–5. http://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002559
Kamiya, T., O'Dwyer, K., Nakagawa, S., & Poulin, R. (2014). What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biological Reviews*, *89*(1), 123–134. http://doi.org/10.1111/brv.12046
Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., … Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, *26*(11), 1463–1464. http://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166
Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Acklerly, D. D., … Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, *26*, 1463–1464.
Kennedy, C. R. (2006). *Ecology of the Acanthocephala*. New York, NY, USA: Cambridge University Press.
Kennedy, C. R., & Bush, A. O. (1992). Species richness in helminth communities: the importance of multiple congeners. *Parasitology*, *104*(1), 189–197.
Kowalzik, B., Pavelka, M., Kutz, S., & Behie, A. (2010). Parasites, primates, and ant-plants: clues to the life cycle of Controrchis spp. in black howler monkeys (Alouatta pigra) in southern Belize. *Journal of Wildlife Diseases*, *46*, 1330–1334.
Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.
Lamothe-Argumedo, R., & Luis, G. P. (1988). *Helmintiasis del hombre en México: Tratamiento y profilaxis*. Ciudad de México: A.G.T Editor S.A.
Lamothe, R., & Caballero, E. (2002). La Gnatostomiasis en México. *Biodiversitas*, *45*, 13–15.
Locke, S., McLaughlin, J., & Marcogliese, D. (2010). DNA barcodes show cryptic diversity and a potential physiological basis for host specificity among Diplostomoidea (Platyhelminthes: Digenea) parasitizing freshwater fishes in the St. Lawrence River, Canada. *Molecular Ecology*, *19*(13), 2813–2827.
Longdon, B., Hadfield, J. D., Webster, C. L., Obbard, D. J., & Jiggins, F. M. (2011). Host phylogeny determines viral persistence and replication in novel hosts. *PLoS Pathogens*, *7*(9), e1002260. http://doi.org/10.1371/journal.ppat.1002260
Loxton, K. C., Lawton, C., Stafford, P., & Holland, C. V. (2017). Parasite dynamics in an invaded ecosystem: Helminth communities of native wood mice are impacted by the invasive bank vole. *Parasitology*, *144*(11), 1476–1489. http://doi.org/10.1017/S0031182017000981

Lyons, E. T., & Tolliver, S. C. (2015). Strongyles in horses. *UKAg Research*.

Morand, S. (2015). (macro-) Evolutionary ecology of parasite diversity: From determinants of parasite species richness to host diversification. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *4*(1), 80–87. http://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2015.01.001

Morand, S., McIntyre, K. M., & Baylis, M. (2014). Domesticated animals and human infectious diseases of zoonotic origins: Domestication time matters. *Infection, Genetics and Evolution*, *24*, 76–81. http://doi.org/10.1016/j.meegid.2014.02.013

Morariu, S., Mederle, N., Badea, C., Gheorghe, D., & Genchi, C. (2016). The prevalence , abundance and distribution of cyathostomins (small stongyles) in horses from Western Romania. *Veterinary Parasitology*, *223*, 205–209. http://doi.org/10.1016/j.vetpar.2016.04.021

Morgan, E. R., Milner-Gulland, E. J., Torgerson, P. R., & Medley, G. F. (2004). Ruminating on complexity: Macroparasites of wildlife and livestock. *Trends in Ecology and Evolution*, *19*(4), 181–188. http://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.011

Myers, P., Espinosa, R., Parr, C. ., Jones, T., Hammond, G. S., & Dewey, T. A. (2019). The Animal Diversity Web (online). Retrieved from https://animaldiversity.org.

Near, T. (2002). Acanthocephalan Phylogeny and the Evolution of Parasitism. *Integrative and Comparative Biology*, *42*, 668–677.

Nieto-Rabiela, F., Wiratsudakul, A., Suzán, G., & Rico-Chávez, O. (2019). Viral networks and detection of potential zoonotic viruses in bats and rodents: A worldwide analysis. *Zoonoses Public Health*, *66*, 655–666.

Nilsson, M. A., Churakov, G., Sommer, M., Tran, N. Van, & Zemann, A. (2010). Tracking Marsupial Evolution Using Archaic Genomic Retroposon Insertions. *PLoS Biology*, *8*(7), e1000436. http://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000436

Oksanen, J., Blanchet, F. ., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., … Szoecs, E. (2016). Package " vegan "(Version 2.4-0).

Olden, J. D., Lawler, J. J., & Poff, N. L. (2008a). Machine learning methods without tears: A primer for ecologists. *Quarterly Review of Biology*, *83*(2), 171–193. http://doi.org/10.1086/587826

Olden, J. D., Lawler, J. J., & Poff, N. L. (2008b). Machine Learning Methods Without Tears: A Primer for Ecologists. *The Quarterly Review of Biology*, *83*(2), 171–193. http://doi.org/10.1086/587826

Otranto, D., Cantacessi, C., Dantas-Torres, F., Brianti, E., Pfeffer, M., Genchi, C., … Deplazes, P. (2015). The role of wild canids and felids in spreading parasites to dogs and cats in Europe. Part II: Helminths and arthropods. *Veterinary Parasitology*, *213*(1–2), 24–37. http://doi.org/10.1016/j.vetpar.2015.04.020

Paradis, E., & Schliep, K. (2018). Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, *35*, 526–528.

Park, A. W., Farrell, M. J., Schmidt, J. P., Huang, S., Dallas, T. A., Pappalardo, P., … Davies, T. J. (2018). Characterizing the phylogenetic specialism – generalism spectrum of mammal parasites.

Pilosof, S., Morand, S., Krasnov, B. R., & Nunn, C. L. (2015). Potential parasite transmission in multi-host networks based on parasite sharing. *PLoS ONE*, *10*(3), 1–19. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0117909

Poulin, R. (2004). Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology*, *5*(5), 423–434. http://doi.org/10.1016/j.baae.2004.08.003

Poulin, R., Krasnov, B. R., & Mouillot, D. (2011). Host specificity in phylogenetic and geographic space. *Trends in Parasitology*, *27*(8), 355–61. http://doi.org/10.1016/j.pt.2011.05.003

Poulin, R., & Leung, T. L. F. (2011). Latitudinal gradient in the taxonomic composition of parasite communities. *Journal of Helminthology*, *85*, 228–233. http://doi.org/10.1017/S0022149X10000696

Poulin, R., & Morand, S. (2016). *Parasite biodiversity*. Washingtong: Smiyhsonian Institution Books.

Poulin, R., & Mouillot, D. (2004). The evolution of taxonomic diversity in helminth assemblages of mammalian hosts. *Evolutionary Ecology*, *18*(3), 231–247. http://doi.org/10.1023/B:EVEC.0000035029.55952.68

Preisser, W. (2019). Latitudinal gradients of parasite richness: a review and new insights from helminths of cricetid rodents. *Ecography*, *42*, 1–16. http://doi.org/10.1111/ecog.04254

Quiroz-Martínez, B., & Salgado-Maldonado, G. (2013). Taxonomic Distinctness and Richness of Helminth Parasite Assemblages of Freshwater Fishes in Mexican Hydrological Basins. *PLoS ONE*, *8*(9). http://doi.org/10.1371/journal.pone.0074419

Quiroz Romero, H. (1987). *Parasitologia y enfermedades parasitarias de animales domesticos*. Ciudad de México: Limusa.

Rezsutek, M., & Cameron, G. (1993). Mormoops megallophyla. *Journal of Mammalogy*, (448), 101–114.

Sah, P., Stephan, T. L., P.C., C., Hudson, P. J., & Bansal, S. (2017). Unraveling the disease consequences and mechanisms of modular structure in animal social networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(16), 4165–4170.

Sato, H., Une, Y., & Takada, M. (2005). High incidence of the gullet worm, Gongylonema pulchrum, in a squirrel monkey colony in a zoological garden in Japan. *Veterinary Parasitology*, *127*(2), 131–137.

Scott, I., & Sutherland, I. (2010). *Gastrointestinal Nematodes of Sheep and Cattle: Biology and Control*.

Sing, T., Sander, O., Beerenwinkel, N., & Lengauer, T. (2005). ROCR: visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics*, *21*(20), 7881.

Thompson, R. C. A. (2015). Neglected zoonotic helminths: Hymenolepis nana, Echinococcus canadensis and Ancylostoma ceylanicum. *Clinical Microbiology and Infection*, *21*(5), 426–432. http://doi.org/10.1016/j.cmi.2015.01.004

Torchin, M. E., Miura, O., & Hechinger, R. F. (2015). Parasite species richness and intensity of interspecific interactions increase with latitude in two wide-ranging hosts. *Ecology*, *96*, 3033–3042. http://doi.org/10.1890/15-0518.1

UNAM. (2018). Portal de Datos Abiertos UNAM Colecciones Universitarias e.

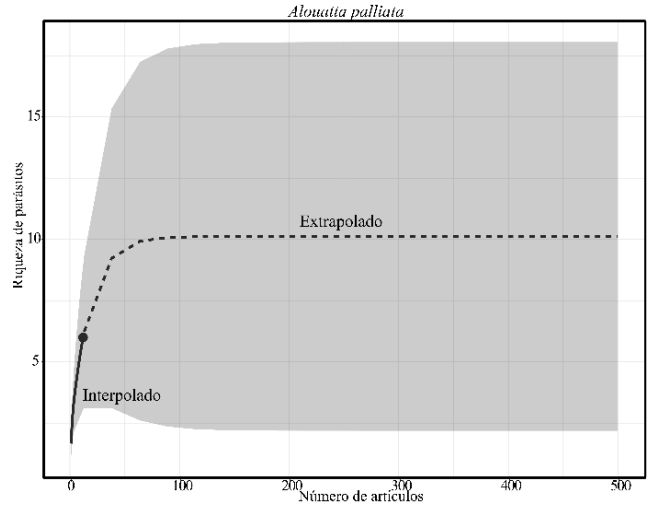
Vitone, N. D., Altizer, S., & Nunn, C. L. (2004). Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. *Evolutionary Ecology Research*, *6*(2), 183–199.

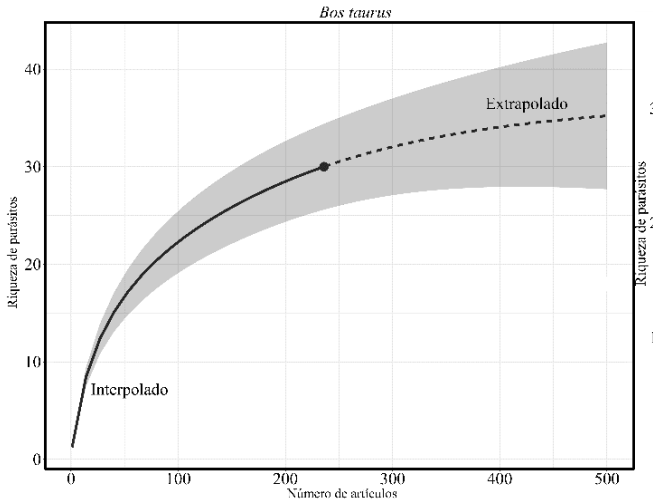
Walker, J. G., & Morgan, E. R. (2014). Generalists at the interface: Nematode transmission between wild and domestic ungulates. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *3*(3), 242–250. http://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.08.001

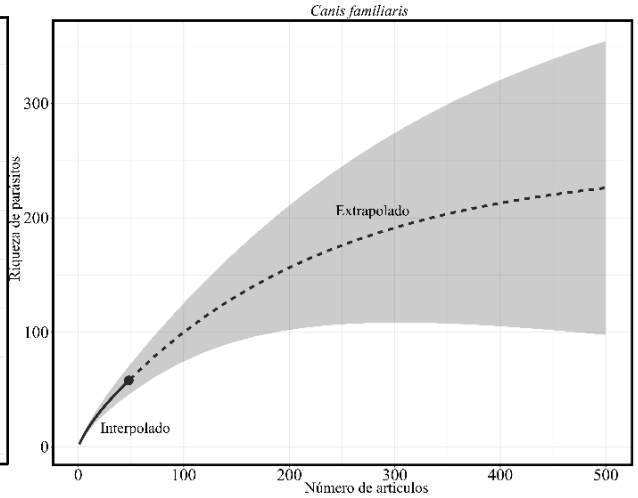
Walker, J. G., Plein, M., Morgan, E. R., Vesk, P. A., & Walker, J. G. (2017). Uncertain links in host – parasite networks : lessons for parasite transmission in a multi-host

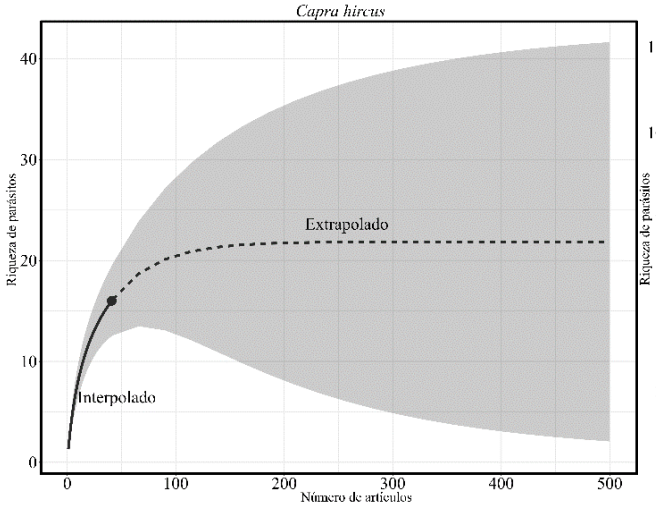
system.
Wang, J. (2011). SPECIES: An R Package for Species Richness Estimation. *Journal of Statistical Software*, *40*(9), 1–15.
Wells, K., Gibson, D. I., & Clark, N. J. (2019). Global patterns in helminth host specificity: phylogenetic and functional diversity of regional host species pools matter. *Ecography*, *42*(3), 416–427. http://doi.org/10.1111/ecog.03886
Wells, K., Morand, S., Gibson, D. I., Clark, N. J., Mccallum, H. I., & Ribas, A. (2018). Global spread of helminth parasites at the human – domestic animal – wildlife interface, (May 2017), 1–12. http://doi.org/10.1111/gcb.14064
Wells, K., O'Hara, R. B., Morand, S., Lessard, J. P., & Ribas, A. (2015). The importance of parasite geography and spillover effects for global patterns of host-parasite associations in two invasive species. *Diversity and Distributions*, *21*(4), 477–486. http://doi.org/10.1111/ddi.12297
Willig, A. M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal Gradients of Biodiversity : Pattern , Process , Scale , and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*, 273–309. http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032
Witmer, G. ., & Shiels, A. . (2018). Ecology, impacts, and management of invasive rodents in the United States. In W. C. Pitt, J. C. Beasley, & G. . Witmer (Eds.), *Ecology and Management of terrestrial vertebrate invasive species in the United States* (pp. 193–219). Boca Raton, Florida: CRC Press.
Xiaodan, L., Zhensheng, W., Ying, H., Hongwei, L., Jianqiu, J., Peiru, Z., … Zhimin, Y. (2018). Gongylonema pulchrum infection in the human oral cavity: A case report and literature review. *Oral Surgery, Oral Medicine, Oral Pathology and Oral Radiology*, *125*(3), e49–e53. http://doi.org/10.1016/j.oooo.2017.11.019

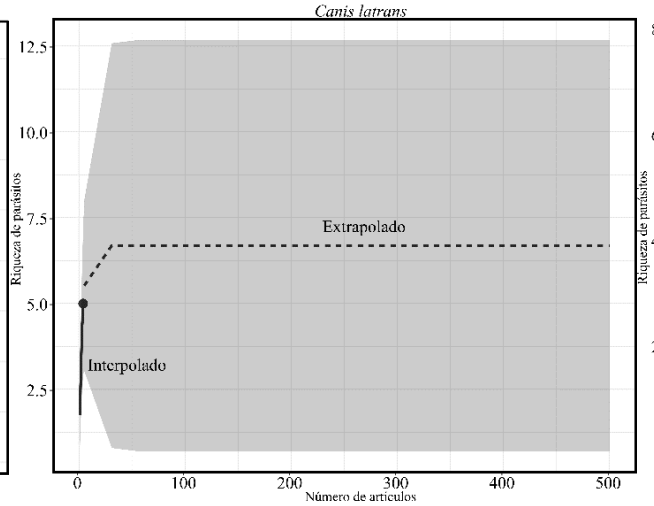
Anexo I. Especies de hospederos que cumplieron con los criterios de selección (5 o más especies de helmintos y 50% o más de cobertura en su curva de acumulación de especies).

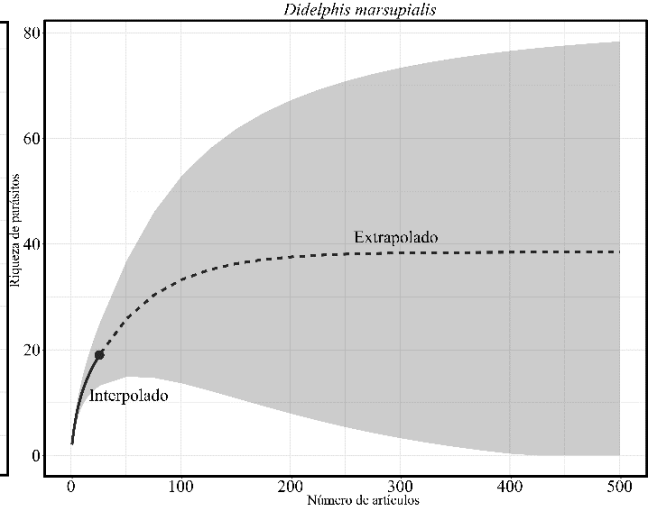




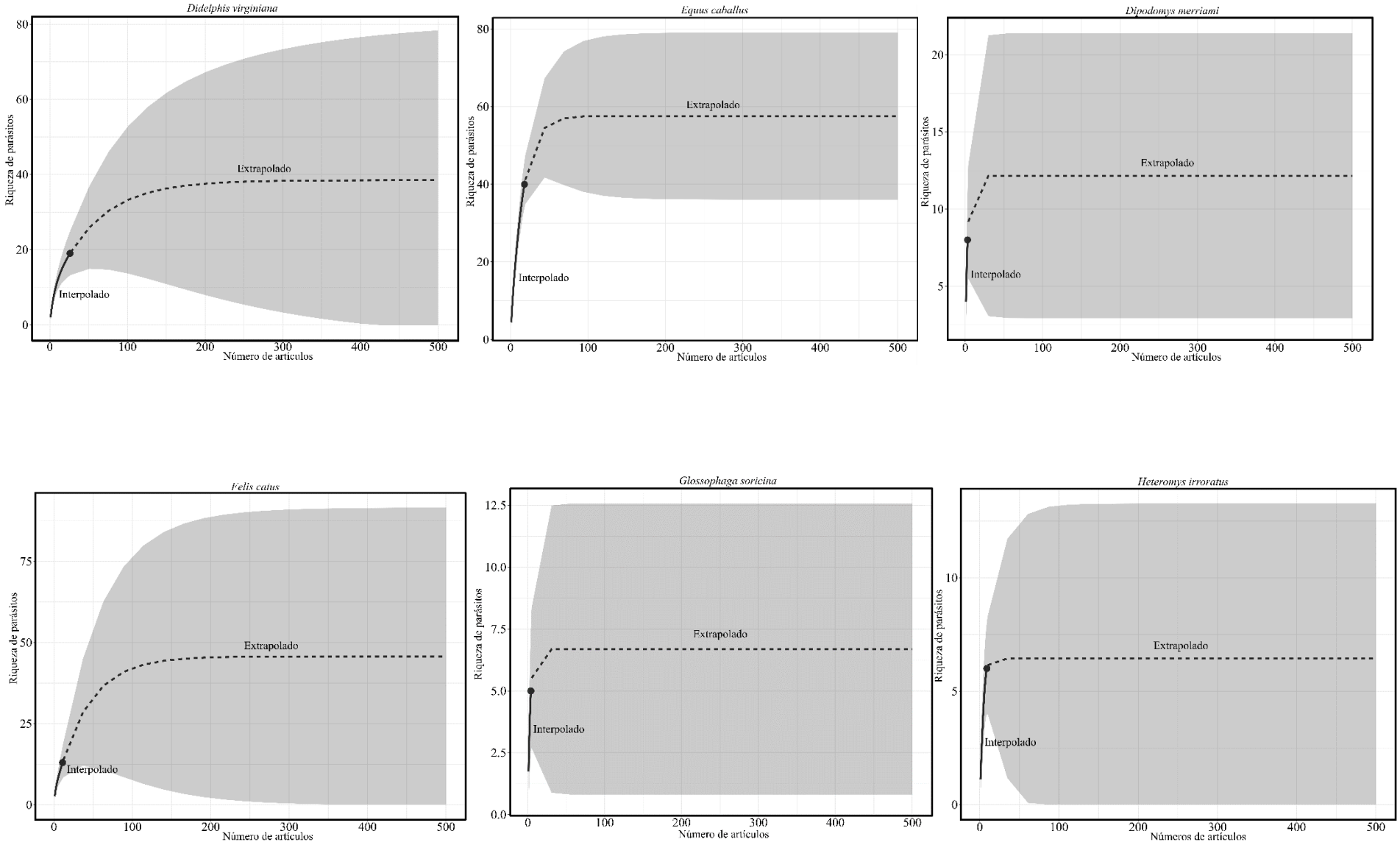




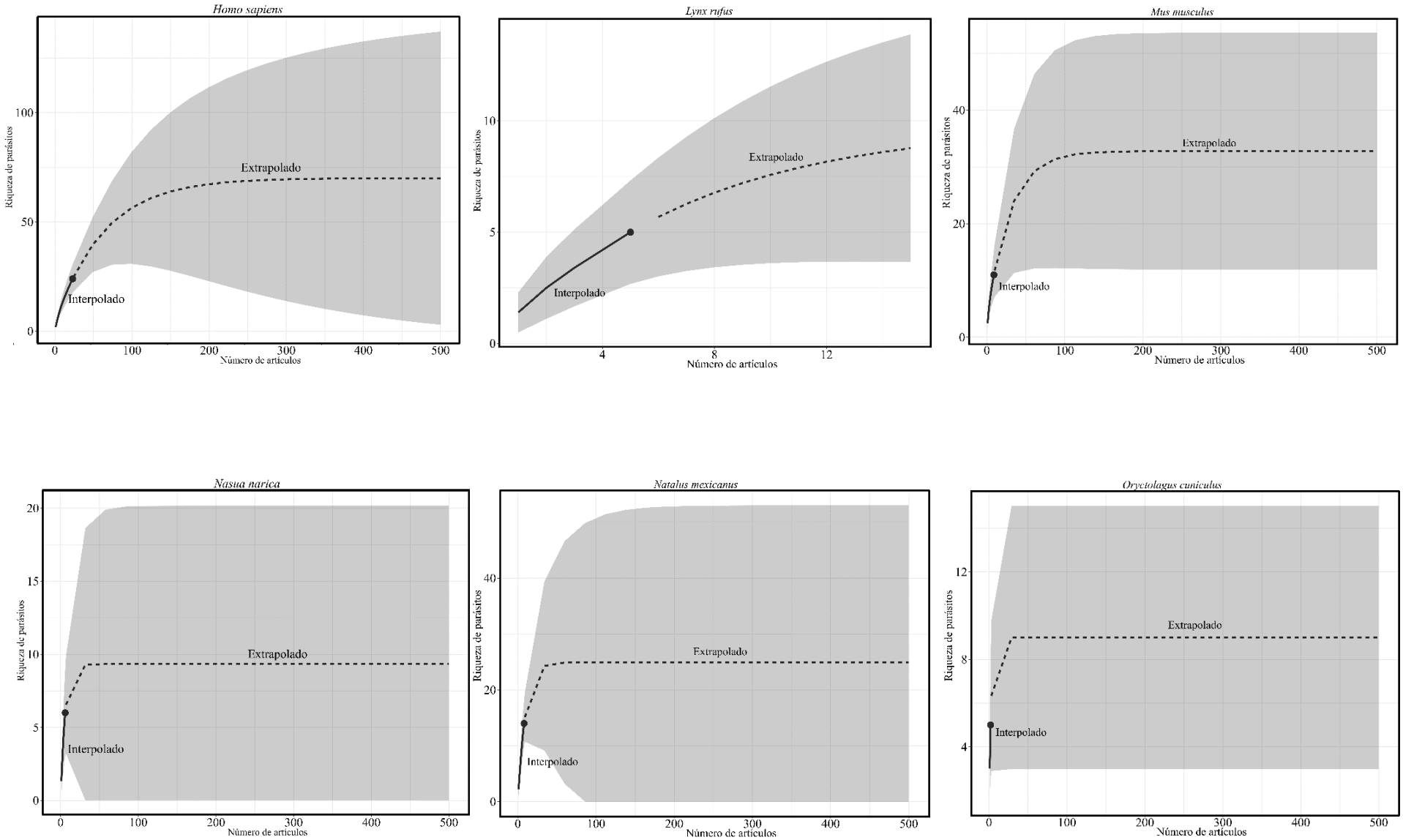




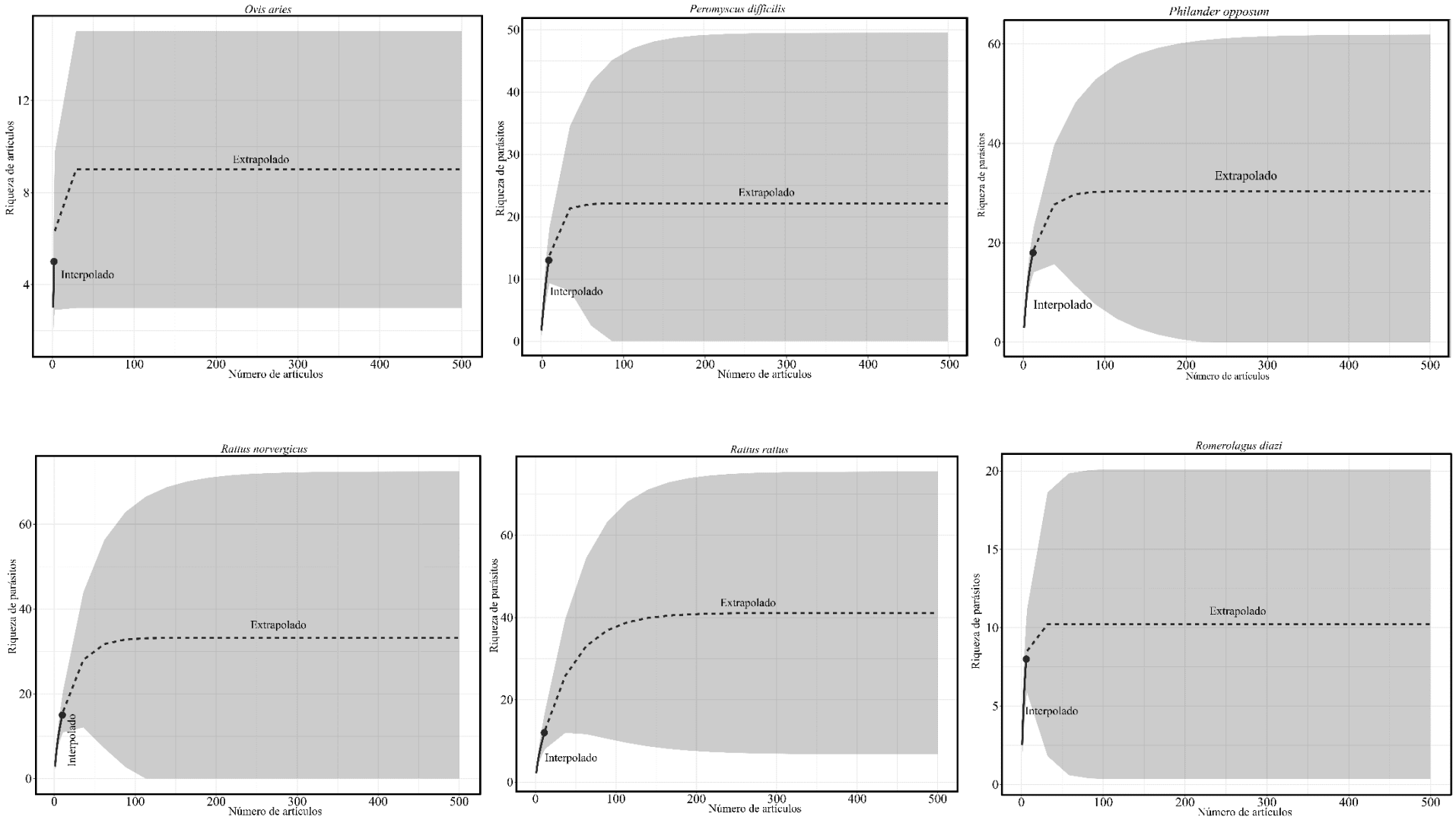
Anexo I. Especies de hospederos que cumplieron con los criterios de selección (5 o más especies de helmintos y 50% o más de cobertura en su curva de acumulación de especies).



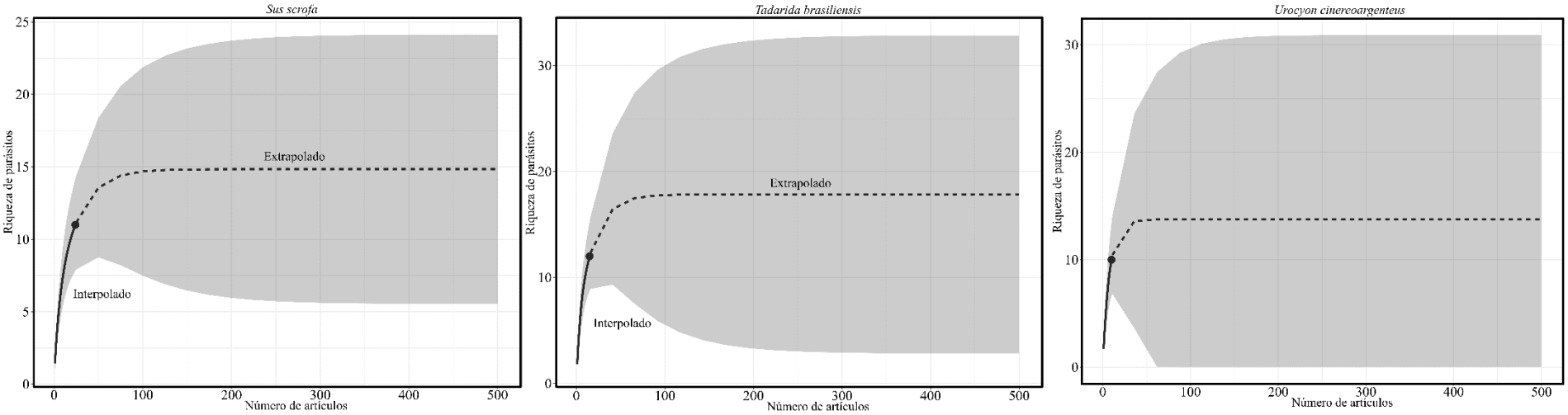
Anexo I. Especies de hospederos que cumplieron con los criterios de selección (5 o más especies de helmintos y 50% o más de cobertura en su curva de acumulación de especies).



Anexo I. Especies de hospederos que cumplieron los criterios de selección (5 o más especies de helmintos y 50% o más de cobertura en su curva de acumulación de especies.



Anexo I. Especies de hospederos que cumplieron los criterios de selección (5 o más especies de helmintos y 50% o más de cobertura en su curva de acumulación de especies.



Capítulo II

Análisis de redes y un enfoque de aprendizaje supervisado de las interacciones helmintos – mamíferos en México

El parasitismo es una de las formas de vida más común en el planeta; debido a esto es casi imposible identificar y caracterizar el gran número de interacciones que ocurren entre parásitos y hospederos. Diferentes asociaciones podrían perderse o generarse debido a cambios ambientales naturales o inducidos por el hombre, teniendo un impacto en la salud humana, animal y del ecosistema. Mediante la teoría de redes, se analizó una base de datos con 2,398 registros que representaban 645 interacciones únicas entre helmintos, mamíferos silvestres, domésticos y el humano. Y usando un enfoque de aprendizaje supervisado, que utiliza características biológicas y funcionales de parásitos y hospederos para generar un modelo el cual proporciona una probabilidad a interacciones no detectadas. Fue posible identificar 297 interacciones no registradas previamente. Nuestro modelo sugiere la necesidad de completar la información biológica y filogenética asociada con los hospederos y los helmintos, permitiendo una mayor eficiencia en la detección de las asociaciones no observadas. En las redes de hospederos-parásitos, los animales domésticos y el humano obtuvieron los mayores valores de centralidad calculada, ya que comparten parásitos con una gran diversidad de otros mamíferos o permiten el enlace con parásitos que no se comparten tanto entre otros hospederos. Nuestros resultados sugieren que los animales domésticos desempeñan un papel en el mantenimiento de parásitos en fauna silvestre y que su presencia facilita la transmisión a nuevos hospederos. Los resultados proponen que enfoques como éstos son una herramienta con un alto potencial para la detección de nuevas interacciones entre parásitos y hospederos, lo que podría tener aplicaciones de gran relevancia para la vigilancia epidemiológica.

Introducción

Dentro de los diferentes tipos de interacciones presentes en la naturaleza, el parasitismo es una de las formas de vida más común, los parásitos se encuentran en prácticamente cada una de las especies de vida libre existentes. Entre ellos los helmintos son un grupo muy abundante; se ha calculado que en promedio una especie de mamífero tiene aproximadamente dos céstodos, dos tremátodos, cuatro nemátodos y uno de cada cuatro tiene un acantocéfalo (Dobson *et al*., 2008). Se estima que en México han sido descubiertos y descritos aproximadamente un 25% de las especies de helmintos en especies silvestres (García-Prieto *et al*., 2012). Estos parásitos a menudo tienen un amplio rango de hospederos y desempeñan un papel ecológico y evolutivo a través de los costos que imponen a la adecuación de sus hospederos al ambiente. Además, tienen un impacto en la salud humana, animal, la producción pecuaria y la conservación animal (Morgan *et al*., 2004; Hotez *et al*., 2008; Park *et al*., 2018).

Las relaciones entre parásitos y hospederos son complejas, dinámicas y ocurren en comunidades con múltiples parásitos y hospederos. Para entender estos complejos sistemas es necesario probar y predecir las diferentes asociaciones de manera experimental o computacionalmente, ya que es prácticamente imposible detectar todas las interacciones (Jordano, 2016). Además, el hecho de que varias interacciones y sus funciones ecológicas puedan originarse o perderse antes de que podamos identificarlas, debido al efecto de cambios ambientales o de las actividades humanas; ha generado un creciente interés por predecir que parásitos se pueden estar compartiendo entre diferentes hospederos.

Para examinar más a fondo la diversidad potencial de los parásitos y sus interacciones, se han utilizado diferentes enfoques como métodos de aprendizaje supervisado y teoría de redes (Poulin & Morand, 2016). Los algoritmos de los métodos de aprendizaje supervisado que han sido utilizados para generar modelos de las distribuciones de especies y para probar hipótesis ecológicas, biogeográficas o evolutivas acerca de ellas (Olden *et al*., 2008). También han sido aplicados para identificar el potencial de diferentes artrópodos para ser vectores de patógenos a partir de las características que otros vectores reconocidos tienen (Han & Yang, 2016) o para identificar interacciones no registradas entre diferentes tipos de parásitos y hospederos (Dallas *et al*., 2017). La teoría de redes y el análisis de sus estructuras han sido usados para identificar especies de hospederos importantes para la emergencia de patógenos e interacciones potenciales entre hospederos y patógenos en diferentes tipos de hábitats, lo que puede jugar un papel importante en la emergencia y propagación de enfermedades (Bordes *et al*., 2017; Nieto-Rabiela *et al*., 2019). Los métodos de aprendizaje supervisado nos permiten abordar problemas complejos con múltiples interacciones, lo que los hace ideales para estudiar los sistemas ecológicos (Olden *et al*., 2008), mientras que las redes permiten identificar los mecanismos de la interacción hospedero-parásito y hacen posible el cálculo de medidas topológicas que describen las tendencias en las que se organizan las interacciones, proporcionando cuantificación matemática de la importancia de las diferentes especies dentro de ellas (Dallas & Cornelius, 2015; Dallas *et al*., 2017)

En medio de los cambios antropogénicos actuales que rompen las barreras entre humanos, animales domésticos y silvestres, facilitando la exposición a diferentes parásitos, herramientas como estás nos permiten identificar y predecir que hospederos son importantes

en la transmisión, mantenimiento y dispersión de parásitos (Gomez *et al*., 2013; Han *et al*., 2015) .

Objetivo

Describir las interacciones observadas y no observadas entre los mamíferos y helmintos de México incluyendo mamíferos domésticos y al humano mediante un enfoque de aprendizaje supervisado y el análisis de la estructura de las redes generadas.

Hipótesis

Los valores de centralidad de los nodos asociados a helmintos y mamíferos se verán modificados por la adición de nuevos enlaces no observados a la red de interacciones.

Material y método

1. Construcción de la base de datos

La base de datos utilizada en este estudio, se construyó a partir del listado taxonómico de especies de helmintos identificados en mamíferos silvestres de México publicado por García-Prieto *et al*. (2012) el cual se actualizó con registros obtenidos de una búsqueda bibliográfica en ISI Web of Science, CAB Abstracts y Biological Abstracts, hasta el 2017. Esta base de datos fue complementada con registros de helmintos en animales domésticos y en humanos obtenidos partir de una revisión bibliográfica (Quiroz Romero, 1987; Lamothe-Argumedo & García-Prieto, 1988) y recursos electrónicos generados por el Departamento de Parasitología de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia y de la UNAM (Alcalá *et al*., 2008; https://datosabiertos.unam .mx/). Además, se realizó una búsqueda en ISI Web of Science

(https://apps.webofknowledge.com) usando las palabras clave “dog”, “cat”, “cattle”, “goat”, “sheep”, “rabbit”, “horse” and “donkey” combinadas con las palabras “helminth” y “Mexico”. Cada registro representó la detección de un parásito en una especie de mamífero. Para cada registro se recopiló la información del hospedero (Especie, Familia), del parásito (Especies, Familia, Clase, Orden, Phyla, Localización en el cuerpo del hospedero, Estadio de desarrollo del parásito), geográfica (Estado, Localidad, Coordenadas) y la referencia bibliográfica.

2. Interacciones no observadas

Para explorar las interacciones no observadas, utilizamos el algoritmo plug-play propuesto por Dallas *et al* (2017). El método fue diseñado para identificar enlaces faltantes, utilizando las características de los hospederos y parásitos, para generar funciones de densidad condicional y de esta manera asignar una probabilidad a las interacciones parásito-hospedero.

Para trabajar con este algoritmo, fueron creados cuatro archivos. El primero contiene las características funcionales de los hospederos: masa corporal (g), tasa metabólica (mLO2hr), porcentaje de plantas en la dieta, porcentaje de invertebrados en la dieta, porcentaje de vertebrados en la dieta, duración de la gestación (días), rango hogareño (km2), tamaño de la camada (número de descendencia), longevidad (meses), ciclo de actividad (diurno, nocturno o crepuscular) y rango de hábitat (suma de las capas de hábitat utilizadas por el hospedero). Estas características se obtuvieron del Animal Diversity Web (Myers *et al*., 2019), publicaciones de la revista Mammalian Species Oxford University Press, el libro

Mammals of México (Ceballos, 2014), el Repositorio Digital Dryad (https://datadryad.org/) y las bases de datos de Pantheria (K. Jones et al., 2009) y Phylacine (Faurvy *et al*., 2018).

En el segundo archivo, utilizamos el superárbol publicado por Faurvy *et al* (2018), para generar una matriz de distancia de hospederos en la base de datos y realizar un análisis de coordenadas principales (PCoA). Este análisis identifica a las especies qué se agrupan según su distancia filogenética, así como su contribución a la variación de cada eje. Utilizamos los primeros 21 ejes de la PCoA, que acumulan el 95% de la varianza en los valores. El tercer archivo contiene las interacciones únicas entre el hospedero y el parásito registradas en nuestra base de datos. El último archivo incluye información acerca de los parásitos: abreviatura del nombre científico, nombre científico, phyla, tipo de ciclo biológico (directo o indirecto), clase taxonómica de los hospederos intermediarios y localización común en el cuerpo de hospedero. En el archivo obtenido, las asociaciones ya registradas en nuestra base de datos o “asociaciones observadas” tenían un valor de probabilidad de 0.25. Para generar la matriz de ausencia / presencia para esta red, asignamos a las interacciones con valores entre 0.20 y 0.25, el valor de 1 (presencia). Se seleccionó este rango de valores porque representan los niveles más altos de probabilidad, calculada a partir de la función de densidad de los valores de idoneidad de la interacción determinados por el algoritmo (Dallas *et al*., 2017).

3. Construcción de la red

Utilizamos las interacciones registradas y no observadas entre los helmintos y sus hospederos definitivos para generar una matriz de presencia / ausencia, donde las

interacciones se representaron con 1 y su ausencia con 0. Esta matriz se usó para construir una red bipartita estática no dirigida. Los mamíferos y parásitos representan los diferentes tipos de nodos y los enlaces entre ellos son las interacciones registradas en nuestra base de datos. Posteriormente las redes se colapsaron por tipo de nodo, es decir, se generó una red de hospederos y una de parásitos. Y finalmente se calcularon las medidas de centralidad de cada red.

4. Medidas de centralidad de la red

Para caracterizar el papel de cada nodo en la red bipartita y las colapsadas, así como su potencial de compartir parásitos, utilizamos medidas de centralidad. Estas medidas fueron el grado, la cercanía, la intermediación y la centralidad de eigen-vector. El grado es el número de enlaces que tiene un nodo (el número de parásitos asociados a un hospedero); la cercanía mide la distancia de un nodo en particular al resto de los nodos e identifica a los hospederos que comparten muchos parásitos con muchos hospederos; la intermediación es el número de veces que un nodo sirve como puente a lo largo del camino más corto entre dos nodos y también hace referencia a los hospederos que comparten parásitos, con hospederos que no comparten muchos parásitos. La centralidad de eigen-value mide la tendencia de los hospederos a compartir parásitos con otros que también comparten muchos parásitos con otros hospederos (Pilosof *et al*. 2015; Dallas *et al*. 2018).

5. Detección de comunidades

La detección de las comunidades en las redes se realizó, mediante la modularidad, una propiedad de las redes que se caracteriza por la formación de grupos de nodos que

interactúan más dentro de su propio grupo que con otros grupos de nodos en la red (Sah *et al*., 2017). Para calcularla se utilizó el método propuesto por Blondel (2008), el cual sigue dos pasos. Primero, asigna una comunidad a cada nodo, luego mide la ganancia o pérdida en el valor de modularidad para cada nodo eliminando o colocando el nodo en las comunidades vecinas. Este proceso se repite hasta que el valor de modularidad no puede aumentar más. Posteriormente, se construye una nueva red, en la que los nodos son las comunidades encontradas en el primer paso. El algoritmo repite ambos pasos hasta que ya no es posible mejorar más el valor de modularidad (Meo *et al*., 2008).

El análisis de redes y la aplicación del algoritmo Plug-play se hizo utilizados las paqueterías de: Amelia, Ape, bipartite, fields, Igraph, metacom, mvtnorm, np, picante, vegan, SPECIES y ROCR del software R (Sing *et al*., 2005; Hayfield & Racine, 2008; Kembel *et al*., 2010; Honaker *et al*., 2011; Wang, 2011; Dallas, 2014; Dormann *et al*., 2015; Oksanen *et al*., 2016; Douglas *et al*., 2017; Paradis & Schliep, 2018; Genz *et al*., 2019).

Resultados

Se obtuvieron 2,398 registros correspondientes a 32 entidades federativas, 117 especies de mamíferos terrestres incluido el humano, 343 especies de helmintos de las cuales 248 son nemátodos, 85 son platelmintos y 10 son acantocéfalos. De las 117 especies de hospederos 8 son animales domésticos, 3 son especies son consideradas no nativas y 104 son animales silvestres. Entre los hospederos mamíferos y los helmintos hay 645 interacciones únicas (Figura 1). El orden taxonómico Chiroptera tuvo el mayor número de hospederos,

parásitos e interacciones registradas, seguidos del orden Rodentia; mientras que Cingulata tuvo el número más bajo de hospederos, parásitos e interacciones (Cuadro 1).

Cuadro 1. Número total de hospederos, helmintos e interacciones asociadas cada orden taxonómico.

Orden	Hospederos	Parásitos	Interacciones
Chiroptera	27	54	136
Rodentia	42	70	128
Carnivora	21	68	113
Cetartiodactyla	9	56	98
Marsupialia	5	32	62
Perissodactyla	3	44	45
Primates	4	31	37
Lagomorpha	5	11	19
Cingulata	1	7	7

La red de interacciones observadas contiene 117 especies de mamíferos asociadas a 343 helmintos (Figura 1) (Cuadro 2); el grado varió de 1 a 40. Siendo *Equus caballus* el nodo con mayor número de parásitos asociados (Cuadro 3). El humano obtuvo el valor más alto de cercanía e intermediación (Cuadro 4 y 5). Mientras que *Bos taurus* fue el nodo con el valor más grande de la centralidad de eigen-vector (Cuadro 6). En la red colapsada de los hospederos, el hombre obtiene el mayor valor de grado (Cuadro 7), *Canis familiaris* el valor más alto de cercanía (Cuadro 8), *Mus musculus* la intermediación más grande (Cuadro 9) y *Mormoops megallophyla* la mayor centralidad eigen-vector (Cuadro 10). Mientras que en la red colapsada de los parásitos *Trichinella spiralis* obtuvo el grado, la cercanía y la intermediación más alta (Cuadro 11, 12, 13) y *Trichostrongylus axei* el valor más grande de centralidad eigen-vector (Cuadro 14).

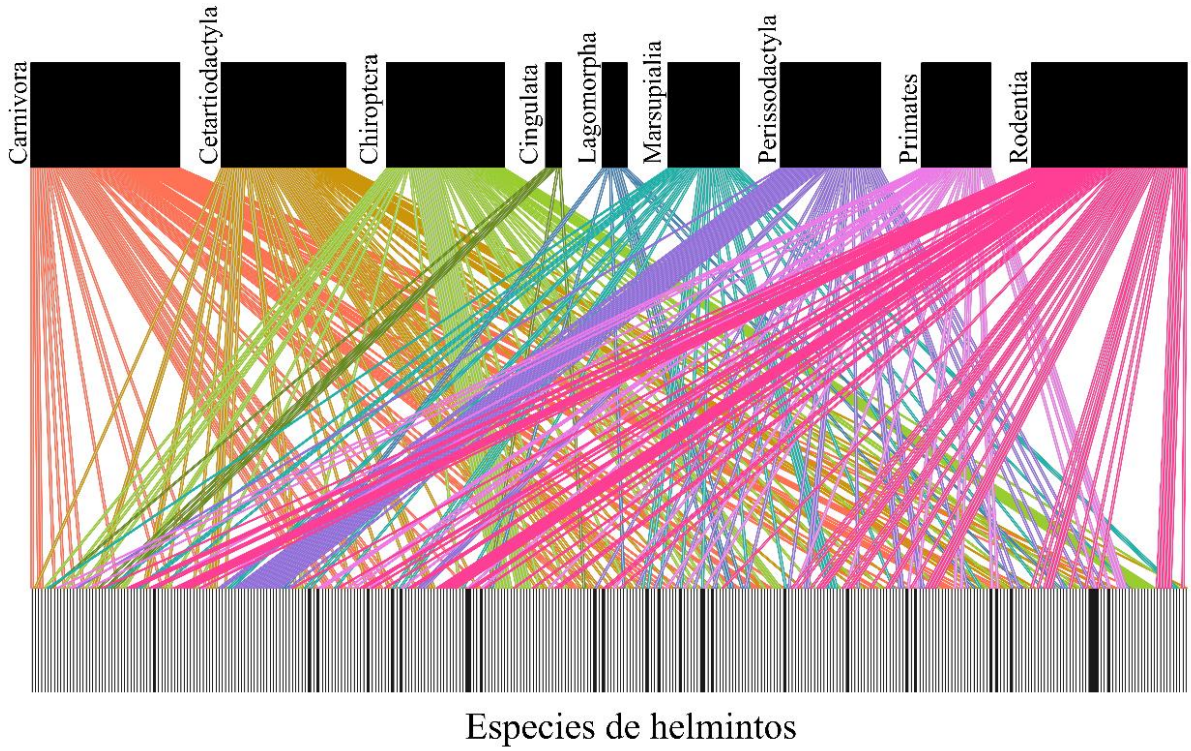


Figura 1. Red bipartita de interacciones entre hospederos y helmintos asociadas a cada orden taxonómico de mamíferos registrada en la base de datos

Cuadro 2. Número de nodos, enlaces y promedio de medidas de centralidad de las redes bipartita y colapsada de interacciones observadas.

Métrica	Red bipartita	Red colapsada (hospederos)	Red colapsada (parásitos)
Número de hospederos	117	117	---
Número de helmintos	343	---	343
Número de enlaces	645	297	3590
Media del grado	2.80	5.07	20.93
Media de la intermediación	470.8	40.50	166.02
Media de la cercanía	$1.13*10^{-5}$	$1.19*10^{-4}$	$2.45*10^{-5}$

Cuadro 3. Nodos con los mayores valores de grado en las redes de interacciones registradas en la base de datos.

Red	Nodo	Orden/ Phyla	Grado
Bipartita	*Equus caballus*	Perissodactyla	40
	Canis familiaris	Carnivora	33
	Bos taurus	Cetartiodactyla	30
	Ovis aries	Cetartiodactyla	25
	Homo sapiens	Primates	24
Colapsada	*Homo sapiens*	Primates	23
(Hospederos)	*Canis familiaris*	Carnivora	20
	Mormoops megallophyla	Chiroptera	16
	Mus musculus	Rodentia	15
	Rattus rattus	Chiroptera	15
Colapsada	*Trichinella spiralis*	Nematoda	118
(Parásitos)	*Trichostrongylus axei*	Nematoda	80
	Hymenolepis diminuta	Platyhelminthes	79
	Fasciola hepatica	Platyhelminthes	62
	Strongyloides papillosus	Nematoda	62

Cuadro 4. Nodos con los mayores valores de cercanía en las redes de interacciones registradas en la base de datos.

Red	Nodo	Orden/ Phyla	Cercanía
Bipartita	*Trichinella spiralis*	Perissodactyla	$1.44*10^{-5}$
	Homo sapiens	Carnivora	$1.44*10^{-5}$
	Hymenolepis diminuta	Cetartiodactyla	$1.44*10^{-5}$
	Canis familiaris	Cetartiodactyla	$1.44*10^{-5}$
	Equus caballus	Primates	$1.41*10^{-5}$
Colapsada	*Canis familiaris*	Carnivora	$1.54*10^{-4}$
(Hospederos)	*Equus caballus*	Perissodactyla	$1.54*10^{-4}$
	Mus musculus	Rodentia	$1.54*10^{-4}$
	Hodomys alleni	Rodentia	$1.54*10^{-4}$
	Peromyscus difficilis	Rodentia	$1.54*10^{-4}$
Colapsada	*Trichinella spiralis*	Nematoda	$3.05*10^{-5}$
(Parásitos)	*Hymenolepis diminuta*	Platyhelminthes	$3.05*10^{-5}$
	Fasciola hepatica	Platyhelminthes	$3.05*10^{-5}$
	Strongyloides papillosus	Nematoda	$3.05*10^{-5}$
	Gnathostoma turgidum	Nematoda	$3.04*10^{-5}$

Cuadro 5. Nodos con los mayores valores de intermediación en las redes de interacciones registradas en la base de datos.

Red	Nodo	Orden/ Phyla	Intermediación
Bipartita	*Homo sapiens*	Primates	$2.09*10^4$
	Trichinella spiralis	Nematoda	$1.60*10^4$
	Equus caballus	Perissodactyla	$1.26*10^4$
	Canis familiaris	Carnivora	$1.23*10^4$
	Hymenolepis diminuta	Platyhelminthes	$8.78*10^3$
Colapsada	*Mus musculus*	Rodentia	521.92
(Hospederos)	*Canis familiaris*	Carnivora	497.00
	Equus caballus	Perissodactyla	463.63
	Homo sapiens	Primates	295.35
	Dipodomys merriami	Rodentia	293.08
Colapsada	*Trichinella spiralis*	Nematoda	$1.12*10^4$
(Parásitos)	*Hymenolepis diminuta*	Platyhelminthes	$3.95*10^3$
	Gnathostoma binucleatum	Nematoda	$3.18*10^3$
	Fasciola hepatica	Platyhelminthes	$2.97*10^3$
	Strongyloides papillosus	Nematoda	$2.97*10^3$

Cuadro 6. Nodos con los mayores valores de centralidad eigen-value las redes de interacciones registradas en la base de datos.

Red	Nodo	Orden/ Phyla	Centralidad de eigen-value
Bipartita	*Bos taurus*	Cetartiodactyla	$2.09*10^4$
	Ovis aries	Cetartiodactyla	$1.60*10^4$
	Capra hircus	Cetartiodactyla	$1.26*10^4$
	Trichostrongylus axei	Nematoda	$1.23*10^4$
	Fasciola hepatica	Platyhelminthes	$8.78*10^3$
Colapsada	*Mormoops megallophyla*	Chiroptera	1
(Hospederos)	*Pteronotus parnelli*	Chiroptera	$7.90*10^{-1}$
	Pternotus dayvi	Chiroptera	$6.79*10^{-1}$
	Natalus mexicanus	Chiroptera	$6.77*10^{-1}$
	Myotis velifer	Chiroptera	$6.32 *10^{-1}$
Colapsada	*Trichostrongylus axei*	Nematoda	1
(Parásitos)	*Fasciola hepatica*	Platyhelminthe	$9.72*10^{-1}$
	Strongyloides papillosus	Nematoda	$9.72*10^{-1}$
	Haemonchus contortus	Nematoda	$9.23*10^{-1}$
	Thysanosoma actinoides	Platyhelminthe	$8.99 *10^{-1}$

El método utilizado detectó 41 comunidades con un valor de modularidad de 0.83 (Anexo I) (Figura 2). 22 comunidades estaban conformadas por solo dos miembros; mientras que la comunidad más grande tenía 67 nodos, que incluían 12 hospederos entre ellos el hombre y carnívoros de las familias Canidae, Felidae y Mephitidae, 55 helmintos y 99 enlaces (Figura 3).

En la red colapsada de los hospederos se detectaron 36 comunidades (Anexo II) la comunidad más grande tuvo 21 nodos y estaba conformada por roedores. Cinco de estas comunidades forman la subred de 58 nodos en la que el hombre comparte enlaces con carnívoros, cetartiodáctilos, perisodáctilos, marsupiales y roedores. Los módulos o comunidades de murciélagos y lagomorfos están separados (Figura 4). En la red colapsada de los helmintos se detectaron también 36 comunidades; la comunidad más grande tiene 62 nodos estos son helmintos asociados a carnívoros y al humano, mientras que las comunidades de parásitos asociadas a murciélagos, conejos y al armadillo, están desconectados de la subred más grande (Figura 5).

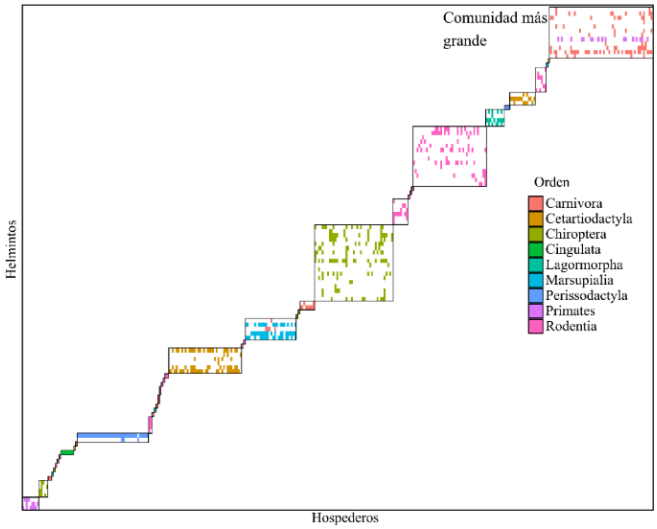


Figura 2. Comunidades detectadas en la red bipartita. Color de las celdas se refiere a orden del hospedero

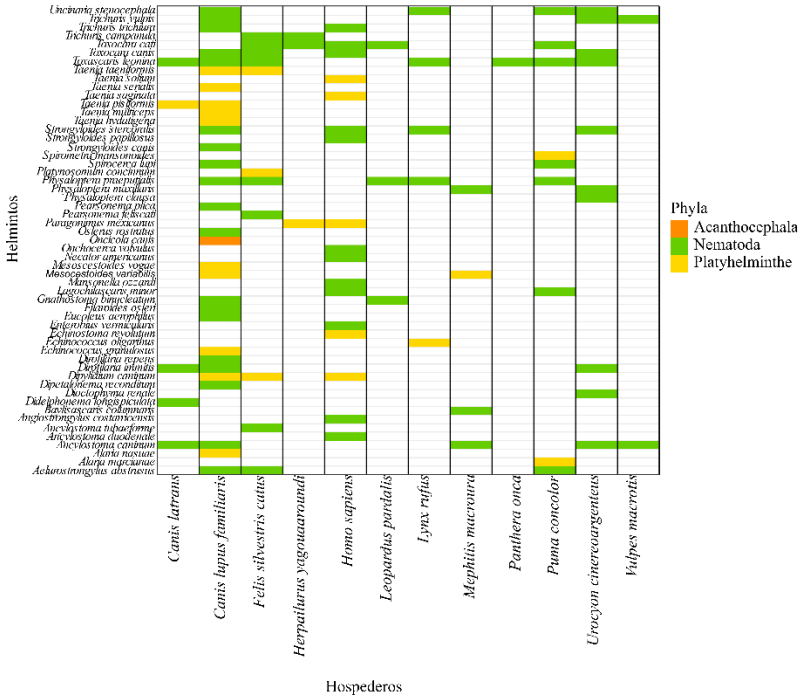


Figura 3. Comunidad más grande detectada en la red bipartita de hospederos mamíferos y helmintos.

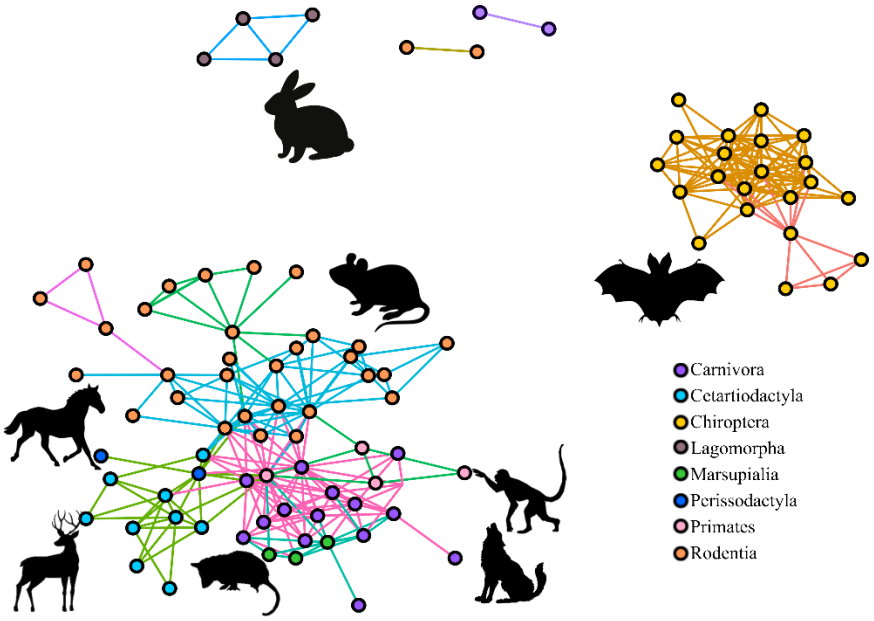


Figura 4. Red hospedero-hospedero de las interacciones observadas. El color en el centro del nodo se refiere al orden taxonómico al que pertenece el mamífero y el color del enlace se refiere a la comunidad detectada (Solo se representan aquellos nodos entre los que había un enlace o más).

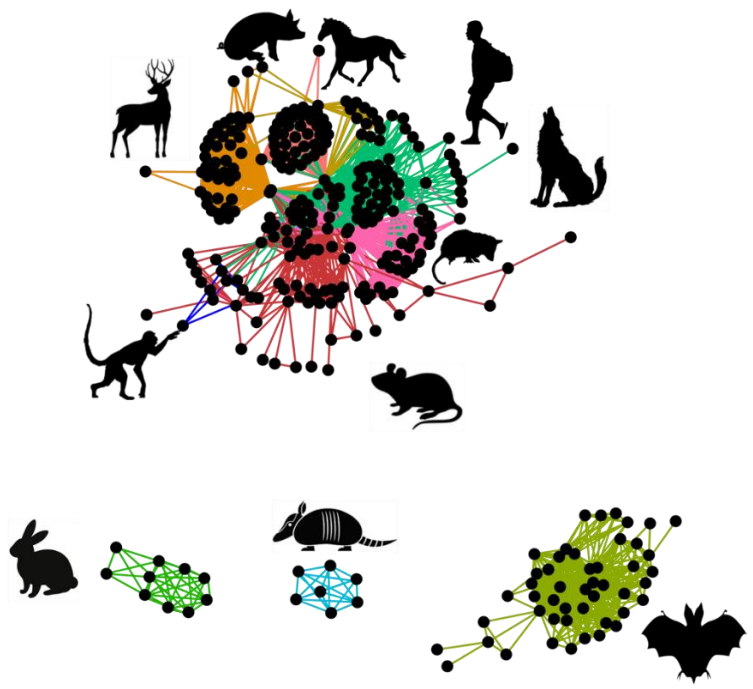


Figura 5. Red parásito-parásito de las interacciones observadas; el color del enlace entre los nodos se refiere a la comunidad detectada.

La red de interacciones no observadas presentó el número inicial de hospederos y parásitos (117 y 343 respectivamente), pero se agregaron 297 enlaces (Figura 6) (Cuadro 7). Los roedores presentan mayor de interacciones con 106 nuevos enlaces, seguidos por los carnívoros y los quirópteros (Cuadro 7). *Equus caballus* fue el nodo con el grado y la intermediación más grande (Cuadro 9, 11). *Felis catus* obtuvo los valores más altos de cercanía (Cuadro 10). Finalmente, *Ovis aries* tiene los valores más altos de centralidad eigen-vector (Cuadro 12).

En las redes colapsadas de hospederos y parásitos, *Alouatta palliata* y *Trichinella spiralis* tuvieron el mayor grado y cercanía (Cuadros 9, 10); mientras que *Peromyscus difficilis* y *Trichinella spiralis* la mayor intermediación (Cuadros 11). *Sylvilagus floridanus* y *Trichostrongylus columbriformis* tuvieron el mayor valor de centralidad de eigen vector (Cuadro 12).

Cuadro 7. Número total de hospederos, helmintos e interacciones agregadas por el algoritmo plug-play asociadas a cada orden taxonómico.

Orden	Hospederos	Parásitos	Interacciones no observadas
Rodentia	**33**	**44**	**106**
Chiroptera	**22**	**19**	**59**
Carnivora	**18**	**18**	**59**
Lagomorpha	**5**	**15**	**33**
Cetartiodactyla	**8**	**9**	**18**
Primates	**3**	**4**	**11**
Perissodactyla	**3**	**7**	**8**
Marsupialia	**3**	**1**	**3**
Cingulata	**0**	**0**	**0**

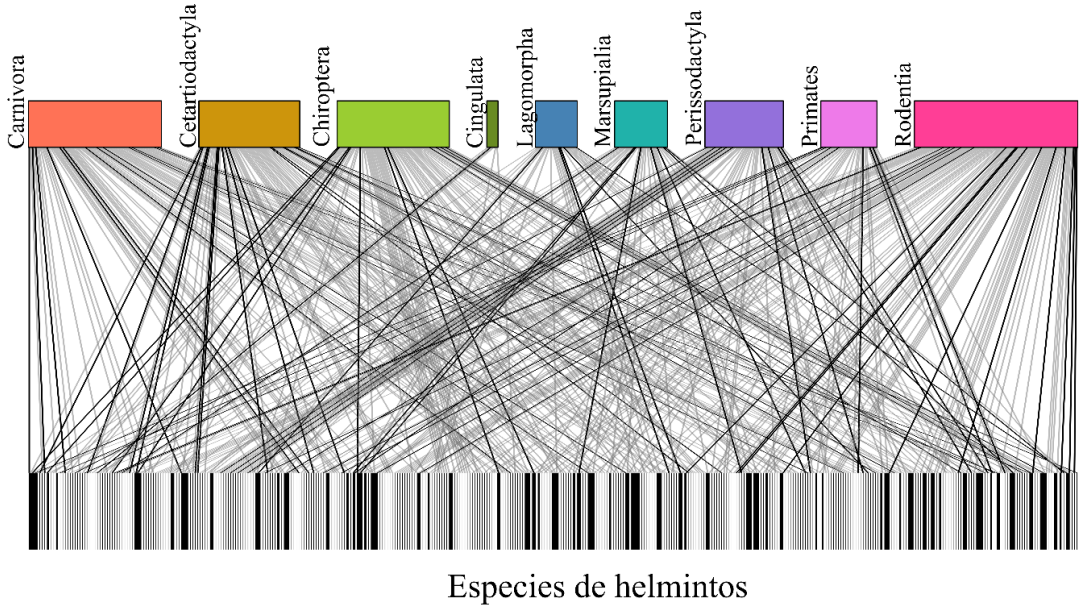


Figura 6. Red bipartita de interacciones observadas (gris) y no observadas (negro) obtenidas con el algoritmo plug-play. El color del rectángulo se refiere al orden taxonómico al que pertenece el hospedero.

Cuadro 8. Número de nodos, enlaces y promedio de medidas de centralidad de las redes bipartita y colapsadas de interacciones observadas-no observadas.

Métrica	Red de bipartita	Red colapsada de hospederos	Red colapsada de parásitos
Número de hospederos	117	117	---
Número de helmintos	343	----	343
Número de enlaces	942	1796	4701
Media del grado	4.09	30.7	27.41
Media de la cercanía	$9.46*10^{-5}$	$1.03*10^{-3}$	$1.95*10^{-4}$
Media de la intermediación	700.18	46.28	229.25

Cuadro 9. Nodos con los mayores valores de grado en las redes de interacciones registradas y no observadas.

Red	Nodo	Orden/ Phyla	Grado
Bipartita	*Equus caballus*	Perissodactyla	41
	Canis familiaris	Carnivora	33
	Bos taurus	Cetartiodactyla	31
	Ovis aries	Cetartiodactyla	28
	Homo sapiens	Primates	24
Colapsada	*Alouatta palliata*	Primates	66
(Hospederos)	*Alouatta pigra*	Primates	65
	Felis catus	Carnivora	63
	Ateles geoffroyi	Primates	60
	Rattus rattus	Rodentia	60
Colapsada	*Trichinella spiralis*	Nematoda	128
(Parásitos)	*Controrchis biliophilus*	Platyhelminthes	107
	Monieza expansa	Platyhelminthes	97
	Aelurostrongylus abstrusus	Nematoda	95
	Gongylonema pulchrum	Nematoda	90

Cuadro 10. Nodos con los mayores valores de cercanía en las redes de interacciones registradas y no observadas.

Red	Nodo	Orden/ Phyla	Cercanía
Bipartita	*Felis catus*	Carnivora	$1.03* 10^{-4}$
	Trichinella spiralis	Nematoda	$1.02* 10^{-4}$
	Ovis aries	Cetartiodactyla	$1.02* 10^{-4}$
	Vexillata convoluta	Nematoda	$1.02* 10^{-4}$
	Aelurostrongylus abstrusus	Nematoda	$1.02* 10^{-4}$
Colapsada	*Alouatta palliata*	Primates	$1.13* 10^{-3}$
(Hospederos)	*Alouatta pigra*	Primates	$1.12* 10^{-3}$
	Sus scrofa	Cetartiodactyla	$1.12* 10^{-3}$
	Procyon lotor	Carnivora	$1.12* 10^{-3}$
	Leopardus pardalis	Carnivora	$1.12* 10^{-3}$
Colapsada	*Trichinella spiralis*	Nematoda	$2.11* 10^{-4}$
(Parásitos)	*Calodium hepaticum*	Nematoda	$2.10* 10^{-4}$
	Moniezia expansa	Platyhelminthes	$2.09* 10^{-4}$
	Toxocara cati	Nematoda	$2.09* 10^{-4}$
	Gongylonema pulchrum	Nematoda	$2.09* 10^{-4}$

Cuadro 11. Nodos con los mayores valores de intermediación en las redes de interacciones registradas y no observadas.

Red	Nodo	Orden/ Phyla	Intermediación
Bipartita	*Equus caballus*	Perissodactyla	16, 324.09
	Canis familiaris	Carnivora	10, 410.63
	Trichinella spiralis	Nematoda	10, 202.69
	Vexillata convoluta	Nematoda	9, 472.92
	Controchis biliophilus	Platyhelminthes	8, 619.02
Colapsada	*Peromyscus difficilis*	Rodentia	219.46
(Hospederos)	*Ateles geoffroyi*	Primates	189.17
	Rattus rattus	Rodentia	187.04
	Procyon lotor	Carnivora	178.29
	Sigmodon hispidus	Rodentia	176.56
Colapsada	*Trichinella spiralis*	Nematoda	$9.02*10^{3}$
(Parásitos)	*Calodium hepaticum*	Nematoda	$3.76*10^{3}$
	Tricostrongylus axei	Nematoda	$3.46*10^{3}$
	Vexillata convoluta	Nematoda	$3.35 *10^{3}$
	Controrchis biliophilus	Platyhelminthes	$3.20*10^{3}$

Cuadro 12. Nodos con los mayores valores de centralidad de eigen-vector en las redes de interacciones registradas y no observadas.

Red	Nodo	Orden/ Phyla	Centralidad de eigen-value
Bipartita	*Ovis aries*	Cetartiodactyla	1
	Perognathus flavus	Rodentia	0.89
	Sylvilagus floridanus	Lagomorpha	0.88
	Bos taurus	Cetartiodactyla	0.87
	Oryctolagus cuniculus	Lagomorpha	0.85
Colapsada (Hospederos)	*Sylvilagus floridanus*	Lagomorpha	1
	Perognathus flavus	Rodentia	0.99
	Orcytolagus cuniculus	Lagomorpha	0.96
	Chaetodipus eremicus	Rodentia	0.88
	Ovis aries	Cetartiodactyla	0.84
Colapsada (Parásitos)	*Trichostrongylus colubriformis*	Nematoda	1
	Chabertia ovina	Nematoda	1
	Trichuris ovis	Nematoda	1
	Skrjabinema ovis	Nematoda	0.89
	Passalurus nonnanulatus	Nematoda	0.87

Detectamos 15 comunidades en la red de interacciones observadas y no observadas, el valor de modularidad general fue de 0.64 (Figura 7). Cinco comunidades estaban conformadas por dos miembros. La comunidad más grande tenía 69 nodos, 17 hospederos pertenecientes a los órdenes Primates y Rodentia, 52 parásitos y 105 interacciones (Anexo IV) (Figura 8).

En la red colapsada de hospederos, se obtuvieron 12 comunidades (Anexo V), la comunidad más grande tenía hospederos de los órdenes Carnivora, Cetartiodactyla, Lagomorpha y Primates; estaba conformada por 25 nodos y 265 enlaces, mientras que en la

red colapsa de los parásitos tuvo 13 comunidades y su comunidad más grande estaba formada por 64 nodos de helmintos asociados a los órdenes Carnivora, Primates y Rodentia (Anexo VI).

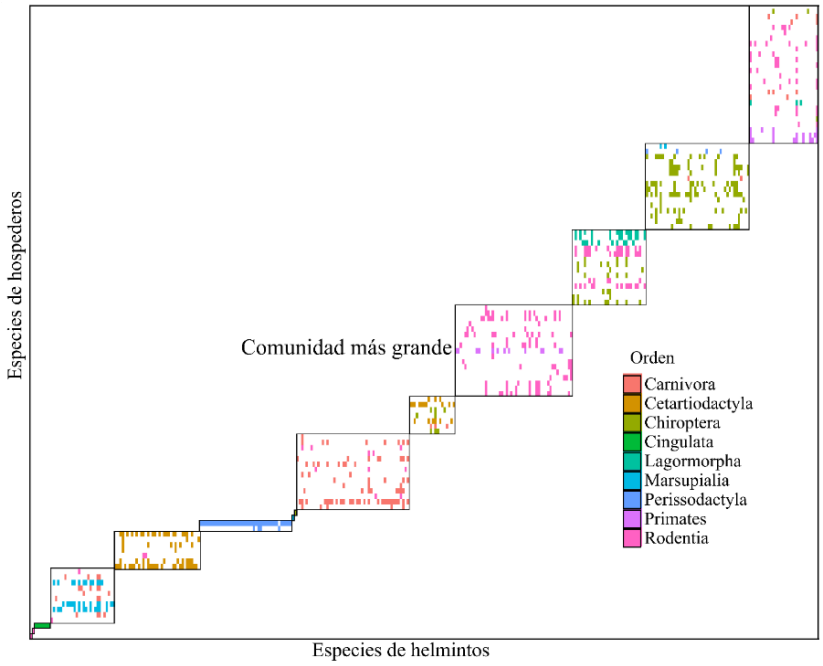


Figura 7. Comunidades detectadas para la red bipartita de interacciones observadas y no observadas; el color de la celda está relacionado con el orden taxonómico del hospedero.

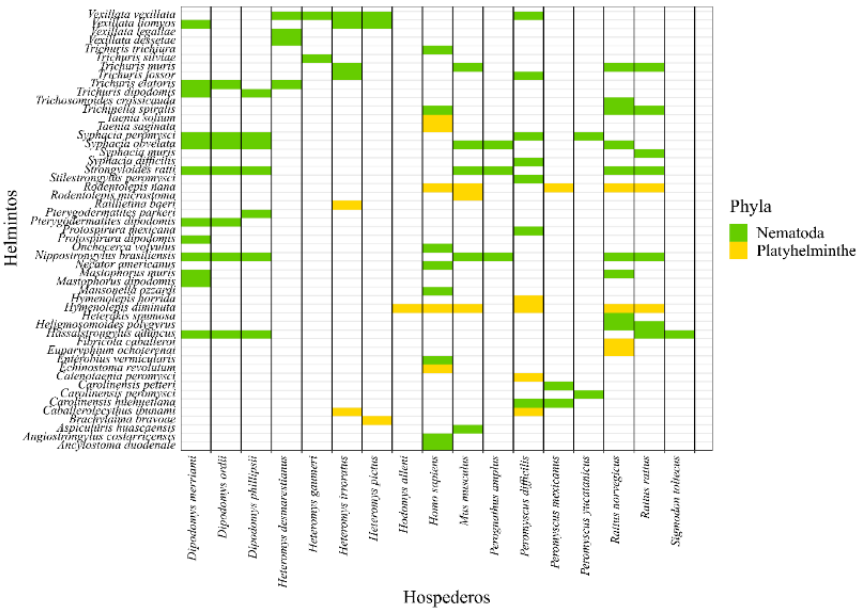


Figura 8. Comunidad más grande detectada de la red bipartita de interacciones observada-no observadas

Discusión

De los 117 hospederos analizados en las redes, además del hombre, 8 son consideradas especies domesticadas, 3 son especies de roedores invasoras sinantrópicas y 104 son especies de fauna silvestre. Los roedores tienen una mayor riqueza de hospederos (42) y de helmintos (70), sin embargo, el mayor número de interacciones registradas pertenecen a los murciélagos (136). Se registró una riqueza observada de 248 nemátodos, 85 platelmintos y 10 acantocéfalos asociados a mamíferos silvestres, domésticos y el humano en México.

En la red bipartita de interacciones observadas, el humano, animales domésticos como *Equus caballus*, *Canis familiaris*, *Bos taurus*, *Ovis aries*, *Capra hircus* y los parásitos *Trichinella spiralis*, *Hymenolepis diminuta*, *Trichostrongylus axei* y *Fasciola hepática* presentan los valores más altos de las medidas de centralidad. Las especies domésticas comparten parásitos con las especies silvestres y con los humanos, ya que comúnmente cohabitan espacios como pastizales y áreas de cultivo o tienen la capacidad de invadir ambientes naturales o seminaturales, por lo que podrían tener un papel clave para la transmisión de parásitos a la fauna silvestre (Walker & Morgan 2014; Wells *et al*. 2015, 2018).

De acuerdo, con nuestras medidas de centralidad el hombre y el perro comparten muchos parásitos con muchos mamíferos (cercanía); pero también tienen parásitos con común con otros mamíferos que comparten pocos parásitos con otros hospederos (intermediación), esto podría representar un potencial de transmisión de parásitos entre

diferentes especies hospedadoras (Dallas *et al*., 2018). Lo que concuerda con lo publicado con Wells *et al*., (2018) este trabajo señala a el hombre y el perro como especies importantes con las que la fauna silvestre podría tener riesgo de compartir parásitos. Se ha descrito que el hombre está involucrado en el mantenimiento del ciclo biológico de *Fasciola hepatica* y *Taenia solium* (Macpherson, 2005) y han sido identificado como una fuente de infección de *Rodentolepis nana* en primates (Thompson, 2015). En el caso de los perros se ha descrito que participan en diferentes ciclos sinantrópicos de especies de *Echinococcus*, además las poblaciones de perros ferales juegan un papel crucial en la contaminación ambiental con huevos de ascáridos como *Toxocara spp.* sirviendo como un puente para este parásito hacia hospederos silvestres (Otranto *et al*., 2015). El caballo (*Equus caballus*) también tiene valores altos de cercanía e intermediación y cuenta con el mayor número de parásitos registrados (40). Sin embargo, de estos solo comparte a *T. spiralis* y *T. axei* con otros órdenes de mamíferos, el resto son helmintos muy asociados a équidos, ya que se alimentan de los nutrientes presentes en las diferentes porciones del intestino de estas especies, por lo que es poco probable que los comparta con otras especies de mamíferos. (Lyons & Tolliver, 2015; Morariu *et al*., 2016)

Especies usadas en la ganadería de México como *Bos taurus*, *Ovis aries*, *Capra hircus* tienen los valores más grande de la centralidad de eigen-value, esta medida ha sido utilizada para identificar hospederos que pueden jugar un papel importante dentro de la red, así como para cuantificar el potencial que tiene para transmitirlo (Pilosof *et al*. 2015; Dallas *et al*. 2018) . Estas tres especies pueden jugar un papel importante en los sistemas parásito-hospedero, ya que por un lado pueden contaminar al ambiente con parásitos resistentes anti-helmínticos, que pueden asociarse a hospederos silvestres y por otro, en el caso de los

sistemas de producción en trashumancia donde el control parasitario es poco, hay un alto riesgo contaminación y por consiguiente de infección para hospederos silvestres que usen los sitios en común. La presencia de esta transmisión entre especies domésticas y silvestre favorece la variabilidad genética de los parásitos y su permanencia en el ambiente (Cerutti *et al*., 2010).

Los parásitos *Trichinella spiralis*, *Fasciola hepática*, *Trichostrongylus axei* y *Hymenolepis diminuta* también presentan un alto valor en las medidas de centralidad. Estas especies tienen una distribución cosmopolita, cuentan con un amplio rango de hospederos mamíferos y pueden infectar al humano (Arai, 1980; Gottstein *et al*., 2009; Archie & Ezenwa 2011; Constable *et al*., 2017). Mientras, que la red bipartita nos permite explorar la asociación entre hospederos y parásitos, las redes colapsadas representan las asociaciones que existen entre nodos del mismo tipo, en este caso entre diferentes hospederos o parásitos. Dentro de los nodos con valores de centralidad más altos de las redes hospedero-hospedero, además del hombre y el perro, también se observan a las especies de roedores: *Rattus rattus*, *Mus musculus*, *Peromyscus difficilis*, *Hodomys alleni* y *Dipodomys merriami*.

Rattus rattus y Mus musculus sobreviven bien en diferentes ambientes y pueden transmitir parásitos a los humanos y especies nativas que habitan en estos ambientes (Witmer & Shiels, 2018). *M. musculus y R. rattus* comparten con parásitos con *Peromyscus difficilis* y *Hodomys alleni* especies endémicas de México. Mientras que *Dipodomys merriami*, el cual tiene un alto valor de intermediación y comparte parásitos con *Rattus norvergicus*, pero también con especies silvestres como *Chaetodipus eremicus*, *Chaetodipus hispidus* y *Heteromys irroratus* las cuáles al igual que *D. merriami* se distribuyen al norte y centro del

país (Ceballos, 2014). La introducción de parásitos asociados a especies invasoras puede tener un impacto en las poblaciones de especies nativas, pero también se reconoce que especies invasoras pueden adquirir y dispersar los parásitos asociados a especies nativas (Loxton *et al*., 2017).

En la red colapsada de hospederos, diferentes especies de murciélagos presentan los valores más altos de centralidad de eigen-value, es decir, tienden a estar conectados con otros hospederos que también tiene muchos enlaces, es posible que estos valores sean el resultado de características relacionadas a su comportamiento social y alimenticio. Por ejemplo, *Mormoops megallophyla* coexiste con colonias de otras especies de murciélagos como *Pteronotus parnelli, Pteronotus dayvi* y *Myotis velifer* (Rezsutek & Cameron 1993). La dieta ya sido señalado como un predictor importante de la cantidad helmintos que se comparten entre las especies (Wells *et al*., 2019). Las especies que obtuvieron la mayor centralidad de eigen-value consumen una dieta basada en insectos (Faurvy *et al*., 2018), lo que podrían facilitar su exposición a las mismas especies helmintos.

En la red colapsada de los parásitos *T. spiralis*, *T. axei*, *H. diminuta* y *F. hepática* siguen apareciendo como nodos de importancia. Otros helmintos que también aparecen son *Strongyloides papillosus, Haemonchus contortus, Thysanosoma actinoides* y *Gnathostoma binucleatum*; los primeros tres son compartidos entre especies de rumiantes domésticos y silvestres (Jacobson *et al*., 1969, Ibrahim *et al*., 2012;), es posible que la domesticación y la movilización de ganado haya influido en la expansión de estos parásitos a especies silvestres (Scott & Sutherland, 2010; Walker & Morgan, 2014). Mientras que *G. binucleatum* que es compartido entre carnívoros y el humano, es transmitido por el consumo de un hospedero

intermediario (copépodo) o uno paraténico (peces, tortugas) y representa un problema de salud pública en México(Lamothe & Caballero, 2002).

En las redes de hospederos y parásitos la formación de comunidades, parece ser resultado de las relaciones evolutivas entre ellos. En general, las especies estrechamente relacionadas tiene características parecidas que las hacen compatibles para compartir parásitos, pero también aquellos hospederos que pertenecen a gremios similares o utilizan los recursos de manera similar pueden ser susceptibles a los mismos parásitos (Walker & Morgan, 2014; Pilosof *et al*., 2015). Dos de las comunidades detectadas en la red bipartita de interacciones observadas presentaban hospederos de diferentes órdenes taxonómicos; la primera contenía carnívoros y marsupiales, en está muchos de los parásitos compartidos eran adquiridos por el consumo del hospederos intermediarios, es posible que el consumo de estos últimos en la dieta juegue un papel importante en la presencia de estos parásitos en diferentes hospederos (Wells *et al*., 2018).

La segunda contenía al humano y carnívoros incluidos el perro y al gato. Se ha descrito que los animales domésticos comparten subconjuntos de fauna parásita con el humano; la cantidad de parásitos que comparten aumenta conforme mayor sea tiempo de domesticación de las especies (Morand *et al*., 2014). La asociación del humano con perros y gatos a lo largo del tiempo, así como sus capacidad de establecerse en diferentes ambientes, ha tenido como resultado que tengan parásitos en común con la fauna silvestre (Wells *et al*., 2018).

Mediante del uso del algoritmo plug-play (Dallas *et al*., 2017) fue posible recuperar 297 interacciones no observadas entre helmintos y mamíferos de México. La mayoría de las interacciones recuperadas fueron en roedores, seguidos de los carnívoros y los quirópteros. Una vez más especies domésticas reciben los valores más altos de las medidas de centralidad, sin embargo, también se detectaron otros mamíferos y helmintos con altos valores de centralidad que presentaban interacciones no observadas.

Dentro de estas se encontraron interacciones viables como las predichas entre *Gongylonema pulchrum*, *Sus scrofa*, *Bassariscus astutus*, *Nasua narica*, *Ateles geoffroyi* y diferentes especies de roedores, este nemátodo ha sido encontrado en una variedad de especies de mamíferos como jabalíes, ciervos, osos, primates e incluso el humano (Anderson 2000; Sato *et al*., 2005; Xiaodan *et al*. 2018). *Calodium hepaticum* tuvo nuevos enlaces con *Ovis aries*, *Ovis canadensis*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Mazama americana*, *Odocoileus virginanus* y *Neotoma nelsoni*. *C. hepaticum* es un nemátodo zoonótico distribuido mundialmente que se asocia principalmente con especies de roedores, pero se ha documentado en al menos 69 especies de otros mamíferos, por lo que se le considera un parásito cosmopolita en ellos (Fuehrer, 2014).

Controrchis biliophilus un tremátodo asociado a primates tuvo nuevas interacciones con especies de marsupiales como *Didelphis marsupialis*, *Philander opposum*, *Tlacuatzin canescens*. Este helminto es adquirido por el consumo de insectos que actúan como sus hospederos intermediarios (Kowalzik *et al*., 2010), por lo que el consumo de insectos en la dieta que presentan estos tres últimas especies de marsupiales generan la

posibilidad de estar expuestos a dicho parásito (Faurvy *et al*., 2018). El algoritmo también generó asociaciones entre *Trichostrongylus columbriformis*, *Oryctolagus cuniculus* y *Sylvilagus floridanus*. A pesar de ser un nemátodo que infecta principalmente a ovejas, *T. columbriformis* ha sido transmitido exitosamente de manera experimental a conejos (Hoste *et al*., 1995). *Perognathus flavus* tuvo nuevos enlaces con *Moniliformis moniliformis* y *Gongylonema mexicanum*. El primero es un acantocéfalo que se asocia a roedores, gatos y perros; tiene como hospedero intermediario cucarachas o escarabajos (Berenji *et al*., 2007) y el segundo es un nemátodo que tiene como hospedero intermediario insecto y se asocia principalmente a marsupiales. *P. flavus* consume un porcentaje de insectos en su dieta (Faurvy *et al*., 2018) lo que hace probable que pueda adquirir a estos helmintos.

Sin embargo, en las especies que obtuvieron los valores más altos de las medidas de centralidad, también se encontraron interacciones no viables o muy poco probables. *Passalurus nonnanulatus* un helminto de ciclo directo asociado con lagomorfos tuvo enlaces no observados con carnívoros, roedores y quirópteros. Mientras que *Skrjabinema ovis* un parásito cosmopolita de borregos y cabras tuvo enlaces nuevos con *Perognathus flavus*, *Sylvilagus floridanus*, *Sylvilagus audobonii*, *Orytolagus cuniculus*, *Chaetodipus eremicus* (Anderson, 2000). Ambos son oxiúridos, que suelen alimentarse de microorganismos endosimbióticos que participan en la descomposición de la celulosa consumida por sus hospederos y usan el contacto cercano o directo para su transmisión. Por lo tanto, se consideran específicos de hospederos e incluso se ha descrito que estos últimos manifiestan comportamientos que facilitan la autoinfección, lo que permite mantener estas asociaciones por largos periodos de tiempo a través de la historia evolutiva de parásitos y hospederos

(Hugot *et al*., 2014). *Chabertia ovina* tuvo enlaces con *Perognathus flavus*, *Sylvilagus floridanus*, *Sylvilagus audobonii*, *Orytolagus cuniculus*, *Chaetodipus eremicus*. Este es un nemátodo que afectan ovejas, cabras, vacas, venado (Herd, 1971). *Vexillata convoluta* también tuvo nuevos enlaces con roedores, carnívoros, primates y quirópteros. A pesar de ser un nemátodo asociado a roedores, sólo ha sido registrados en especies de la familia Geomyidae estos mamíferos viven la mayor parte de su vida bajo tierra, presentan diferentes historias de vida a los mamíferos que viven a nivel de suelo y tienen una estrecha historia coevolutiva con sus parásitos (Hafner *et al*.,2003). Además, al igual que *P. nonnanulatus* y *S. ovis; Chabertia ovina* y *Vexillata convoluta* son parásitos de ciclo directo, lo que dificulta su asociación a otros hospederos, ya que en estos casos en necesaria la presencia del hospedero en espacio y tiempo en el que la larva infectante está disponible (Morgan *et al.*, 2004).

La presencia de interacciones no observadas no viables o poco probables pueden ser un reflejo del efecto que la falta de datos relacionados con las características funcionales de los hospederos tiene en la eficiencia del modelo, estos rasgos son importantes predictores de las interacciones que detecta el algoritmo utilizado en este trabajo (Dallas *et al*., 2017). Por otro lado, la información de los parásitos, también es un importante predictor por lo que datos más específicos acerca de su ciclo biológico como una identificación más detallada de sus hospederos intermediarios, su filogenia y especificidad de hospederos podrían mejorar la eficiencia del modelo (Dallas *et al*., 2017).

Otro factor asociado a la eficiencia del modelo es el número de enlaces que existen en relación a los que podrían existir, muchos de los hospederos en nuestra base de datos solo

presentaban una especie de helminto asociados. Hasta ahora se han registrado 9 especies de acantocéfalos, 166 especies de nemátodos y 74 especies de platelmintos asociados a mamíferos silvestres; por lo que aún existen muchas especies de mamíferos en México, para las que no se tiene registrado ningún helminto. (García-Prieto *et al*., 2014a; García-Prieto *et al*., 2014b; García-Prieto *et al*. 2014c). Esto refleja la importancia continuar con la colecta e identificación de especímenes, para describir las numerosas interacciones que se presentan estos parásitos y mamíferos. A pesar de estas limitantes, esta metodología por un lado nos permitió detectar asociaciones viables o enlaces faltantes en una red interacciones e identificar parásitos que podrían asociarse a nuevos hospederos. Y, por otro lado, al usar las redes fue posible identificar que hospederos podrían estar jugando un rol en la transmisión o mantenimiento de parásitos y observar cómo cambia su importancia dentro de ella cuando se agrega información y nuevas interacciones. Todo lo anterior podría tener relevancia para la vigilancia epidemiológica, así como para la creación de estrategias de control de parásitos que afectan la salud humana, animal y producción pecuaria. Finalmente, este tipo de enfoques también nos brinda información acerca de las diferentes especies helmintos que podrían encontrarse en hospederos a los que no es ha sido posible muestrear con tanta frecuencia, así como de las características asociadas a hospederos y parásitos involucradas en la presencia de dichas asociaciones.

Referencias

Alcalá Canto, J., Figueroa Castillo, J. A., Alberti Navarro, A. B., Posadas Manzano, E., & Cuéllar Ordaz, J. A. (2008). BASE DE DATOS SOBRE REGISTROS DE PARÁSITOS DE RUMIANTES EN MÉXICO.

Amin, O. A. (2013). Classification of the Acanthocephala. *Folia Parasitologica*, *60*(4), 273–305.

Anderson, R. C. (2000). *Nematode Parasites of Vertebrates: their development and transmission*. *Journal of Chemical Information and Modeling* (Vol. 53). Oxford:

CABI. http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004
Anderson, R. C., Chabaud, A. ., & Willmott, S. (1974). *CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates.* Farnham Royal, Buck, England: CAB International.
Arai, H. (Ed.). (1980). *Biology of the Tapeworm Hymenolepis diminuta*. Calgary, Canada: Academic Press.
Archie, E. A., & Ezenwa, V. O. (2011). Population genetic structure and history of a generalist parasite infecting multiple sympatric host species q. *International Journal for Parasitology*, *41*(1), 89–98. http://doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.07.014
Baker, R. J., Jones, J. K., & Carter, D. C. (Eds.). (1976). *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomidae. Part I*. Lubbock, Texas: Special Publications of the Museum, Texas Tech University.
Berenji, F., Fata, A., & Hosseininejad, Z. (2007). A case of Moniliformis moniliformis (Acanthocephala) infection in Iran. *The Korean Journal of Parasitology*, *45*(2), 145–148. http://doi.org/10.3347/kjp.2007.45.2.145
Blondel, V. D., Guillaume, J. L., Lambiotte, R., & Lefebvre, E. (2008). Fast unfolding of communities in large networks. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, *2008*(10), 1–12. http://doi.org/10.1088/1742-5468/2008/10/P10008
Bordes, F., Caron, A., Blasdell, K., de Garine-Wichatitsky, M., & Morand, S. (2017). Forecasting potential emergence of zoonotic diseases in South-East Asia: network analysis identifies key rodent hosts. *Journal of Applied Ecology*, *54*(3), 691–700. http://doi.org/10.1111/1365-2664.12804
Caira, J., & Jensen, K. (2017). *Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth.* Kansas, USA: University of Kansas, Natural History Museum.
Ceballos, G. (Ed.). (2014). *Mammals of Mexico*. Baltimore: John Hopkins University Press.
Cerutti, M. C., Citterio, C. V., Bazzocchi, C., Epis, S., D'Amelio, S., Ferrari, N., & Lanfranchi, P. (2010). Genetic variability of Haemonchus contortus (Nematoda: Trichostrongyloidea) in alpine ruminant host species. *Journal of Helminthology*, *84*(3), 276–283. http://doi.org/10.1017/S0022149X09990587
Choudhury, A., & Dick, T. A. (2000). Richness and diversity of helminth communities in tropical freshwater fishes: Empirical evidence. *Journal of Biogeography*, *27*(4), 935–956. http://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00450.x
Constable, P., Hinchcliff, K., Done, S., & GRÜNBERG, W. (2017). Diseases of the liver. In *Veterinary Medicine: A Textbook of the Diseases of Cattle, Horses, Sheep, Pigs, and Goats* (Elventh, p. 2308). St. Louis, Missouri: Elsevier.
Cooper, N., Griffin, R., Franz, M., Omotayo, M., & Nunn, C. L. (2012). Phylogenetic host specificity and understanding parasite sharing in primates. *Ecology Letters*, *15*(12), 1370–1377. http://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01858.x
Csardi, G., & Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network. *InterJournal Complex Systems*, 1695.
Dallas, T. (2014). metacom: an R package for the analysis of metacommunity structure. *Ecography*, *37*, 402–405.
Dallas, T. A., Aguirre, A. A., Budischak, S., Carlson, C., Ezenwa, V., Han, B., … Stephens, P. R. (2018). Gauging support for macroecological patterns in helminth parasites. *Global Ecology and Biogeography*, *27*(12), 1437–1447. http://doi.org/10.1111/geb.12819
Dallas, T. A., Han, B. A., Nunn, C. L., Park, A. W., Stephens, P. R., & Drake, J. M. (2018).

Host traits associated with species roles in parasite sharing networks. *Oikos*. http://doi.org/10.1111/oik.05602

Dallas, T., & Cornelius, E. (2015). Co-extinction in a host-parasite network: identifying key hosts for network stability. *Scientific Reports*, (13185).

Dallas, T., Park, A. W., & Drake, J. M. (2017a). Predicting cryptic links in host-parasite networks. *PLoS Computational Biology*, *13*(5), 1–15. http://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005557

Dallas, T., Park, A. W., & Drake, J. M. (2017b). Predicting cryptic links in host-parasite networks. *PLoS Computational Biology*, *13*(5), 1–15. http://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005557

De Meo, P., Ferrara, E., Fiumara, G., & Provetti, A. (2011). Generalized Louvain method for community detection in large networks. *Proceedings of the 11th International Conference On Intelligent Systems Design And Application*, 88–93.

Dobson, A., Lafferty, K. D., Kuris, A. M., Hechinger, R. F., & Walter, J. (2008). Homage to Linnaeus: How Many Parasites? How Many Hosts? In J. C. Avise, S. P. Hubbell, & F. J. Ayala (Eds.), *In the Light of Evolution, Volume II: Biodiversity and Extinction* (p. 432). Washington D.C, USA: National Academies Press.

Dormann, M. C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2015). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R Newss*, *8*(2), 2008.

Douglas, N. https://github. com/NCAR/Fields., Reinhard, F., Paige, J., & Stephan, S. (2017). fields: Tools for spatial data. http://doi.org/10.5065/D6W957CT, R package version 9.8-6

Faith, D. . (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, *61*, 1–10.

Faurvy S, D. M., Pedersen, R., Schowanek, S., Antonelli, A., & Svenning, J. (2018). PHYLACINE 1.2: The Phylogenetic Atlas of Mammal Macroecology. *Ecology*, *99*(11), 2626–2626. http://doi.org/https://doi.org/10.1002/ecy.2443

Fernandez, J. A. (2019). The holistic specimen and parasites of mammals. *THERYA*, *10*(2), 65–67.

Fuehrer, H. P. (2014). An overview of the host spectrum and distribution of Calodium hepaticum (syn. Capillaria hepatica): Part 2 - Mammalia (excluding Muroidea). *Parasitology Research*, *113*(2), 641–651. http://doi.org/10.1007/s00436-013-3692-9

García-Prieto, L., Falcón-Ordaz, J., & Guzmán-Cornejo, C. (2012). Helminth parasites of wild Mexican mammals: list of species, hosts and geographical distribution. *Zootaxa*, *3290*, 1–92.

García-Prieto, L., García-Varela, M., & Mendoza-Garfias, B. (2014). Biodiversidad de Acanthocephala en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *85*(SUPPL.). http://doi.org/10.7550/rmb.31684

García-prieto, L., Mendoza-garfias, B., & León, G. P. De. (2014). Biodiversidad de Platyhelminthes parásitos en México Biodiversity of parasitic Platyhelminthes in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *85*, 164–170. http://doi.org/10.7550/rmb.31756

García-prieto, L., Osorio-sarabia, D., & Rafael, M. (2014). Biodiversidad de Nematoda parásitos de vertebrados en México Biodiversity of Nematoda parasites of vertebrates in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *85*, 171–176. http://doi.org/10.7550/rmb.31746

Genz, A., Bretz, F., Miwa, T., Xuefei, M., Leisch, F., Scheipl, F., & Hothorn, T. (2019).

mvtnorm: Multivariate Normal and t Distributions.
Gibbons, L. (2010). *Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates.* Wallinford, England: CAB International.
Gómez-Ortiz, Y., Dominguez-Vega, H., & Moreno, C. E. (2017). Spatial variation of mammal richness, functional and phylogenetic diversity in the Mexican Transition Zone. *Community Ecology*, *18*(2), 121–127. http://doi.org/10.1556/168.2017.18.2.1
Gomez, J. M., Nunn, C. L., & Verdúc, M. (2013). Centrality in primate–parasite networks reveals the potential for the transmission of emerging infectious diseases to humans José María Gómez,a,1 Charles L. Nunn,b and Miguel Verdúc. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *110*(19), 7738–7741.
Gottstein, B., Pozio, E., & Nöckler, K. (2009). Epidemiology, diagnosis, treatment, and control of trichinellosis. *Clinical Microbiology Reviews*, *22*(1), 127–145. http://doi.org/10.1128/CMR.00026-08
Hafner, M. S., Demastes, J. W., Spradling, T., & Freedman, D. L. (2003). Cophylogeny Between Pocket Gophers and Chewing Lice. In R. D. . Page (Ed.), *Tangled trees: Phylogeny, Cospeciation, and Coevolution* (p. 350). Chicago: University of Chicago Press.
Han, B. A., Paul, J., Bowden, S. E., & Drake, J. M. (2015). Rodent reservoirs of future zoonotic diseases, *2015*. http://doi.org/10.1073/pnas.1501598112
Han, B. A., & Yang, L. (2016). Predicting Novel Tick Vectors of Zoonotic Disease. *arXiv Preprint arXiv:160606323*.
Hayfield, T., & Racine, J. S. (2008). Nonparametric Econometrics: The np Package. *Journal of Statistical Software*, *27*(5).
Herd, R. P. (1971). The parasitic life cycle of Chabertia ovina (Fabricius, 1788) in sheep. *International Journal for Parasitology*, *1*(2), 189–199. http://doi.org/10.1016/0020-7519(71)90014-2
Hodda, M. (2011). Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, *3164*, 63–95.
Honaker, J., King, G., & Blackwell, M. (2011). Amelia II: A Program for Missing Data. *Journal of Statistical Software*, *45*(7), 1–47.
Hoste, H., Mallet, S., & Koch, C. (1995). Trichostrongylus colubriformis infection in rabbits: persistence of the distal adaptive response to parasitism after anthelmintic treatment. *Journal of Comparative Pathology*, *113*(2), 145–153.
Hotez, P. J., Brindley, P. J., Bethony, J. M., King, C. H., Pearce, E. J., & Jacobson, J. (2008). Helminth infections : the great neglected tropical diseases. *J Clin Invest*, *118*(4), 1311–1321. http://doi.org/10.1172/JCI34261.tion
Hsieh, T. C., Ma, K. H., & Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(12), 1451–1456. http://doi.org/10.1111/2041-210X.12613
Hugot, J. P., Gardner, S. L., Borba, V., Araujo, P., Leles, D., Da-Rosa, Á. A. S., … Araújo, A. (2014). Discovery of a 240 million year old nematode parasite egg in a cynodont coprolite sheds light on the early origin of pinworms in vertebrates. *Parasites and Vectors*, *7*(1), 1–8. http://doi.org/10.1186/s13071-014-0486-6
Ibrahim, U. I., Mbaya, A. W., Geidam, Y. A., Gambo, H. I., Sanda, K. A., & Kelechi, O. L. (2012). Helminth parasites and reservoir status of captive wild ruminants in the semi-arid region of north-eastern Nigeria. *Veterinary World*, *5*(9), 530–534. http://doi.org/10.5455/vetworld.2012.530-534

Jacobson, R. H., Worley, D. E., & Greer, K. R. (1969). The fringed tapeworm (Thysanosoma actinioides) as a parasite of the rocky mountain elk in Yellowstone National Park. *Wildlife Disease*, *5*(2), 95–98.

Jimenez, F. A., Gardner, S. L., & Notarnicola, J. (2017). Nematodes Associated with Mammals in the Great American Biotic Interchange (GABI). *Oecologia Australis*, *1*(1), 1–16. http://doi.org/10.4257/oeco.2017.2101.01.This

Jones, A., Bray, R. ., & Gibson, D. . (Eds.). (2005). *Keys to the Trematoda Vol.2*. Wallinford, England.

Jones, K., Biey, J., Cardillo, M., Fritz, S., O'Dell, J., Orme, C. D. L., … Purvis, A. (2009). PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology*, 2648.

Jordano, P. (2016). Chasing Ecological Interactions. *PLoS Biology*, *14*(9), 2–5. http://doi.org/10.1371/journal.pbio.1002559

Kamiya, T., O'Dwyer, K., Nakagawa, S., & Poulin, R. (2014). What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biological Reviews*, *89*(1), 123–134. http://doi.org/10.1111/brv.12046

Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., … Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, *26*(11), 1463–1464. http://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166

Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Acklerly, D. D., … Webb, C. O. (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, *26*, 1463–1464.

Kennedy, C. R. (2006). *Ecology of the Acanthocephala*. New York, NY, USA: Cambridge University Press.

Kennedy, C. R., & Bush, A. O. (1992). Species richness in helminth communities: the importance of multiple congeners. *Parasitology*, *104*(1), 189–197.

Kowalzik, B., Pavelka, M., Kutz, S., & Behie, A. (2010). Parasites, primates, and ant-plants: clues to the life cycle of Controrchis spp. in black howler monkeys (Alouatta pigra) in southern Belize. *Journal of Wildlife Diseases*, *46*, 1330–1334.

Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.

Lamothe-Argumedo, R., & Luis, G. P. (1988). *Helmintiasis del hombre en México: Tratamiento y profilaxis*. Ciudad de México: A.G.T Editor S.A.

Lamothe, R., & Caballero, E. (2002). La Gnatostomiasis en México. *Biodiversitas*, *45*, 13–15.

Locke, S., McLaughlin, J., & Marcogliese, D. (2010). DNA barcodes show cryptic diversity and a potential physiological basis for host specificity among Diplostomoidea (Platyhelminthes: Digenea) parasitizing freshwater fishes in the St. Lawrence River, Canada. *Molecular Ecology*, *19*(13), 2813–2827.

Longdon, B., Hadfield, J. D., Webster, C. L., Obbard, D. J., & Jiggins, F. M. (2011). Host phylogeny determines viral persistence and replication in novel hosts. *PLoS Pathogens*, *7*(9), e1002260. http://doi.org/10.1371/journal.ppat.1002260

Loxton, K. C., Lawton, C., Stafford, P., & Holland, C. V. (2017). Parasite dynamics in an invaded ecosystem: Helminth communities of native wood mice are impacted by the invasive bank vole. *Parasitology*, *144*(11), 1476–1489. http://doi.org/10.1017/S0031182017000981

Lyons, E. T., & Tolliver, S. C. (2015). Strongyles in horses. *UKAg Research*.

Morand, S. (2015). (macro-) Evolutionary ecology of parasite diversity: From determinants of parasite species richness to host diversification. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *4*(1), 80–87. http://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2015.01.001

Morand, S., McIntyre, K. M., & Baylis, M. (2014). Domesticated animals and human infectious diseases of zoonotic origins: Domestication time matters. *Infection, Genetics and Evolution*, *24*, 76–81. http://doi.org/10.1016/j.meegid.2014.02.013

Morariu, S., Mederle, N., Badea, C., Gheorghe, D., & Genchi, C. (2016). The prevalence , abundance and distribution of cyathostomins (small stongyles) in horses from Western Romania. *Veterinary Parasitology*, *223*, 205–209. http://doi.org/10.1016/j.vetpar.2016.04.021

Morgan, E. R., Milner-Gulland, E. J., Torgerson, P. R., & Medley, G. F. (2004). Ruminating on complexity: Macroparasites of wildlife and livestock. *Trends in Ecology and Evolution*, *19*(4), 181–188. http://doi.org/10.1016/j.tree.2004.01.011

Myers, P., Espinosa, R., Parr, C. ., Jones, T., Hammond, G. S., & Dewey, T. A. (2019). The Animal Diversity Web (online). Retrieved from https://animaldiversity.org.

Near, T. (2002). Acanthocephalan Phylogeny and the Evolution of Parasitism. *Integrative and Comparative Biology*, *42*, 668–677.

Nieto-Rabiela, F., Wiratsudakul, A., Suzán, G., & Rico-Chávez, O. (2019). Viral networks and detection of potential zoonotic viruses in bats and rodents: A worldwide analysis. *Zoonoses Public Health*, *66*, 655–666.

Nilsson, M. A., Churakov, G., Sommer, M., Tran, N. Van, & Zemann, A. (2010). Tracking Marsupial Evolution Using Archaic Genomic Retroposon Insertions. *PLoS Biology*, *8*(7), e1000436. http://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000436

Oksanen, J., Blanchet, F. ., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., … Szoecs, E. (2016). Package “ vegan ”(Version 2.4-0).

Olden, J. D., Lawler, J. J., & Poff, N. L. (2008a). Machine learning methods without tears: A primer for ecologists. *Quarterly Review of Biology*, *83*(2), 171–193. http://doi.org/10.1086/587826

Olden, J. D., Lawler, J. J., & Poff, N. L. (2008b). Machine Learning Methods Without Tears: A Primer for Ecologists. *The Quarterly Review of Biology*, *83*(2), 171–193. http://doi.org/10.1086/587826

Otranto, D., Cantacessi, C., Dantas-Torres, F., Brianti, E., Pfeffer, M., Genchi, C., … Deplazes, P. (2015). The role of wild canids and felids in spreading parasites to dogs and cats in Europe. Part II: Helminths and arthropods. *Veterinary Parasitology*, *213*(1–2), 24–37. http://doi.org/10.1016/j.vetpar.2015.04.020

Paradis, E., & Schliep, K. (2018). Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, *35*, 526–528.

Park, A. W., Farrell, M. J., Schmidt, J. P., Huang, S., Dallas, T. A., Pappalardo, P., … Davies, T. J. (2018). Characterizing the phylogenetic specialism – generalism spectrum of mammal parasites.

Pilosof, S., Morand, S., Krasnov, B. R., & Nunn, C. L. (2015). Potential parasite transmission in multi-host networks based on parasite sharing. *PLoS ONE*, *10*(3), 1–19. http://doi.org/10.1371/journal.pone.0117909

Poulin, R. (2004). Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology*, *5*(5), 423–434. http://doi.org/10.1016/j.baae.2004.08.003

Poulin, R., Krasnov, B. R., & Mouillot, D. (2011). Host specificity in phylogenetic and

geographic space. *Trends in Parasitology*, *27*(8), 355–61. http://doi.org/10.1016/j.pt.2011.05.003

Poulin, R., & Leung, T. L. F. (2011). Latitudinal gradient in the taxonomic composition of parasite communities. *Journal of Helminthology*, *85*, 228–233. http://doi.org/10.1017/S0022149X10000696

Poulin, R., & Morand, S. (2016). *Parasite biodiversity*. Washingtong: Smiyhsonian Institution Books.

Poulin, R., & Mouillot, D. (2004). The evolution of taxonomic diversity in helminth assemblages of mammalian hosts. *Evolutionary Ecology*, *18*(3), 231–247. http://doi.org/10.1023/B:EVEC.0000035029.55952.68

Preisser, W. (2019). Latitudinal gradients of parasite richness: a review and new insights from helminths of cricetid rodents. *Ecography*, *42*, 1–16. http://doi.org/10.1111/ecog.04254

Quiroz-Martínez, B., & Salgado-Maldonado, G. (2013). Taxonomic Distinctness and Richness of Helminth Parasite Assemblages of Freshwater Fishes in Mexican Hydrological Basins. *PLoS ONE*, *8*(9). http://doi.org/10.1371/journal.pone.0074419

Quiroz Romero, H. (1987). *Parasitologia y enfermedades parasitarias de animales domesticos*. Ciudad de México: Limusa.

Rezsutek, M., & Cameron, G. (1993). Mormoops megallophyla. *Journal of Mammalogy*, (448), 101–114.

Sah, P., Stephan, T. L., P.C., C., Hudson, P. J., & Bansal, S. (2017). Unraveling the disease consequences and mechanisms of modular structure in animal social networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *114*(16), 4165–4170.

Sato, H., Une, Y., & Takada, M. (2005). High incidence of the gullet worm, Gongylonema pulchrum, in a squirrel monkey colony in a zoological garden in Japan. *Veterinary Parasitology*, *127*(2), 131–137.

Scott, I., & Sutherland, I. (2010). *Gastrointestinal Nematodes of Sheep and Cattle: Biology and Control*.

Sing, T., Sander, O., Beerenwinkel, N., & Lengauer, T. (2005). ROCR: visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics*, *21*(20), 7881.

Thompson, R. C. A. (2015). Neglected zoonotic helminths: Hymenolepis nana, Echinococcus canadensis and Ancylostoma ceylanicum. *Clinical Microbiology and Infection*, *21*(5), 426–432. http://doi.org/10.1016/j.cmi.2015.01.004

Torchin, M. E., Miura, O., & Hechinger, R. F. (2015). Parasite species richness and intensity of interspecific interactions increase with latitude in two wide-ranging hosts. *Ecology*, *96*, 3033–3042. http://doi.org/10.1890/15-0518.1

UNAM. (2018). Portal de Datos Abiertos UNAM Colecciones Universitarias e.

Vitone, N. D., Altizer, S., & Nunn, C. L. (2004). Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. *Evolutionary Ecology Research*, *6*(2), 183–199.

Walker, J. G., & Morgan, E. R. (2014). Generalists at the interface: Nematode transmission between wild and domestic ungulates. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, *3*(3), 242–250. http://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.08.001

Walker, J. G., Plein, M., Morgan, E. R., Vesk, P. A., & Walker, J. G. (2017). Uncertain links in host – parasite networks : lessons for parasite transmission in a multi-host system.

Wang, J. (2011). SPECIES: An R Package for Species Richness Estimation. *Journal of Statistical Software*, *40*(9), 1–15.

Wells, K., Gibson, D. I., & Clark, N. J. (2019). Global patterns in helminth host specificity: phylogenetic and functional diversity of regional host species pools matter. *Ecography*, *42*(3), 416–427. http://doi.org/10.1111/ecog.03886

Wells, K., Morand, S., Gibson, D. I., Clark, N. J., Mccallum, H. I., & Ribas, A. (2018). Global spread of helminth parasites at the human – domestic animal – wildlife interface, (May 2017), 1–12. http://doi.org/10.1111/gcb.14064

Wells, K., O'Hara, R. B., Morand, S., Lessard, J. P., & Ribas, A. (2015). The importance of parasite geography and spillover effects for global patterns of host-parasite associations in two invasive species. *Diversity and Distributions*, *21*(4), 477–486. http://doi.org/10.1111/ddi.12297

Willig, A. M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal Gradients of Biodiversity : Pattern , Process , Scale , and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *34*, 273–309. http://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032

Witmer, G. ., & Shiels, A. . (2018). Ecology, impacts, and management of invasive rodents in the United States. In W. C. Pitt, J. C. Beasley, & G. . Witmer (Eds.), *Ecology and Management of terrestrial vertebrate invasive species in the United States* (pp. 193–219). Boca Raton, Florida: CRC Press.

Xiaodan, L., Zhensheng, W., Ying, H., Hongwei, L., Jianqiu, J., Peiru, Z., … Zhimin, Y. (2018). Gongylonema pulchrum infection in the human oral cavity: A case report and literature review. *Oral Surgery, Oral Medicine, Oral Pathology and Oral Radiology*, *125*(3), e49–e53. http://doi.org/10.1016/j.oooo.2017.11.019

Anexo I. Comunidades detectada en la red bipartita de interacciones observadas**.**

Comunidad	Nodos	Hospederos	Parásitos	Enlaces
1 (Primates)	12	3	9	13
2 (Chiroptera)	9	4	5	9
3 (Carnivora)	3	1	2	2
4 (Marsupilia)	2	1	1	1
5 (Chiroptera)	2	1	1	1
6 (Rodentia)	2	1	1	1
7 (Rodentia)	2	1	1	1
8 (Rodentia)	2	1	1	1
9 (Cingulata)	8	1	7	7
10 (Chiropteta)	2	1	1	1
11 (Carnivora)	2	1	1	1
12 (Perissodactyla)	41	2	39	40
13 (Rodentia)	6	4	2	7
14 (Carnivora)	2	1	1	1
15 (Lagomorpha)	2	1	1	1
16 (Carnivora)	2	1	1	1
17 (Carnivora)	3	2	1	2
18 (Rodentia)	3	2	1	2
19 (Rodentia)	2	1	1	1
20 (Rodentia)	2	1	1	1
21 (Rodentia)	3	1	2	2
22 (Cetartiodactyla)	46	6	40	74
23 (Rodentia)	2	1	1	1
24 (Rodentia)	2	1	1	1
25 (Carnivora) (Marsupialia)	33	5	28	60
26 (Chiroptera)	2	1	1	1
27 (Chiroptera)	2	1	1	1
28 (Carnivora)	10	2	8	9
29 (Chiroptera)	60	17	43	121
30 (Rodentia)	13	5	8	15
31 (Rodentia)	2	1	1	1
32 (Rodentia)	2	1	1	1
33 (Rodentia)	2	1	1	1
34 (Rodentia)	54	14	40	75
35 (Lagomorpha)	14	4	10	18
36 (Perissodactyla)	3	1	2	2
37 (Cetartiodactyla)	17	3	14	17
38 (Rodentia)	12	6	6	11
39 (Marsupialia)	2	1	1	1
40 (Chiroptera)	2	1	1	1
41 (Carnivora) (primates)	67	12	55	99

Anexo II. Comunidades formadas en la red de interacciones observadas colapsada de hospederos.

Comunidad	Hospederos	Enlaces
1 (Chiroptera)	4	6
2 (Carnivora)	1	0
3 (Marsupialia)	1	0
4 (Chiroptera)	1	0
5 (Rodentia)	1	0
6 (Rodentia)	1	0
7 (Rodentia)	1	0
8 (Cingulata)	1	0
9 (Chiroptera)	1	0
10 (Carnivora)	1	0
11 (Carnivora)	1	0
12 (Lagomorpha)	1	0
13 (Canivora)	1	0
14 (Chiroptera)	17	92
15 (Rodentia)	2	1
16 (Rodentia)	1	0
17(Rodentia)	1	0
18 (Rodentia)	1	0
19 (Cetartiodactyla) (Perissodactyla)	10	21
20 (Rodentia)	1	0
21 (Rodentia) (Primates)	9	13
22 (Rodentia)	1	0
23 (Marsupialia) (Carnivora)	5	7
24 (Chiroptera)	1	0
25 (Chiroptera)	1	0
26 (Rodentia)	21	53
27 (Rodentia)	1	0
28 (Rodentia)	1	0
29 (Rodentia)	1	0
30 (Lagomorpha)	4	5
31 (Perissodactyla)	1	0
32 (Carnivora)	2	1
33 (Rodentia)	3	3
34 (Marsupialia)	1	0
35 (Chiroptera)	1	0
36 (Carnivora) (Cetartiodactyla) (Primates)	15	50

Anexo III. Comunidades formadas en la red de interacciones observadas colapsada de parásitos.

Comunidad (Orden de mamíferos a los que los helmintos están asociados)	Parásitos	Enlaces
1 (Carnivora)	1	0
2 (Cetartiodactyla)	10	0
3 (Cingulata)	7	21
4 (Marsupialia)	30	350
5 (Chiroptera)	1	0
6 (Rodentia)	1	0
7 (Rodentia)	1	0
8 (Marsupialia)	1	0
9 (Rodentia)	1	0
10 (Perissodactyla)	39	705
11 (Cetartiodactyla)	45	660
12 (Chiroptera)	1	0
13 (Carnivora)	1	0
14 (Rodentia)	1	0
15 (Rodentia)	1	0
16 (Chiroptera)	1	0
17 (Marsupialia)	1	0
18 (Chiroptera)	1	0
19 (Chiroptera)	1	0
20 (Carnivora)	1	0
21 (Chiroptera)	48	387
22 (Lagomorpha)	10	35
23 (Lagomorpha)	1	0
24 (Carnivora) (Primates)	62	753
25 (Chiroptera)	1	0
26 (Primates)	7	14
27 (Rodentia)	1	0
28 (Rodentia)	1	0
29 (Rodentia)	1	0
30 (Rodentia)	1	0
31 (Carnivora)	2	1
32 (Perissodactyla)	2	1
33 (Chiroptera)	1	0
34 (Rodentia)	2	1
35 (Rodentia)	1	0
36 (Rodentia)	1	0

Anexo IV. Comunidades formadas en la red bipartita (interacciones observadas y obtenidas por el algoritmo plug-play).

Comunidad	Nodos	Hospederos	Parásitos	Enlaces
1 (Rodentia)	2	1	1	1
2 (Rodentia)	2	1	1	1
3 (Cingulata)	8	1	7	7
4 (Rodentia)	2	1	1	1
5 (Carnivora) (Marsupialia) (Rodentia)	36	9	27	56
6 (Cetartiodactyla) (Rodentia)	44	7	37	67
7 (Perissodactyla)	42	2	39	43
8 (Marsupialia)	2	1	1	1
9 (Chiroptera)	2	1	1	1
10 (Carnivora) (Rodentia)	63	14	49	86
11 (Carnivora) (Cetartiodactyla) (Chiroptera)	27	7	18	30
12 (Primates) (Rodentia)	68	17	51	105
13 (Chiroptera) (Lagomorpha) (Rodentia)	46	14	32	111
14 (Carnivora) (Chiroptera) (Marsupialia) (Perissodactyla)	61	16	45	127
15 (Carnivora) (Chiroptera) (Lagormorpha) (Primates) (Rodentia)	55	24	31	81

Anexo V. Comunidades formadas en la red colapsada de hospederos (interacciones observadas y obtenidas por el algoritmo plug-play).

Comunidad	Hospederos	Enlaces
1 (Chiroptera)	1	0
2 (Marsupialia)	1	0
3 (Rodentia)	1	0
4 (Carnivora) (Chiroptera) (Marsupialia) (Perissodactyla)	14	55
5 (Chiroptera) (Marsupialia)	13	61
6 (Carnivora) (Cetartiodactyla) (Lagomorpha) (Primates)	25	269
7 (Carnivora) (Cetartiodactyla) (Chiroptera) (Rodentia)	20	149
8 (Carnivora) (Cetartiodactyla) (Chiroptera) (Lagormorpha)(Primates)(Rodentia)	23	136
9 (Cingulata)	1	0
10 (Perissodactyla) (Rodentia)	16	59
11 (Rodentia)	1	0
12 (Rodentia)	1	0

Anexo VI. Comunidades formadas en la red colapsada de parásitos (interacciones observadas y obtenidas por el algoritmo plug-play).

Comunidad (Orden de mamíferos a los que los helmintos están asociados)	**Parásitos**	**Enlaces**
1 (Rodentia)	1	0
2 (Rodentia)	1	0
3 (Perissodactyla)	39	705
4 (Cetartiodactyla)	46	710
5 (Rodentia)	1	0
6 (Carnivora) (Primates) (Rodentia)	64	756
7 (Cingulata)	7	21
8 (Carnivora) (Marsupialia) (Rodentia)	35	363
9 (Marsupialia)	1	0
10 (Chiroptera)	1	0
11(Chiroptera) (Perissodactyla) (Rodentia)	59	355
12 (Cetartiodactyla) (Chiroptera) (Lagomorpha) (Rodentia)	43	167
13(Chiroptera) (Rodentia)	45	399