



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
Posgrado en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal

Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia

**Efecto de la fragmentación del paisaje sobre el ensamblaje de
murciélagos, prevalencia y variantes de rabia a diferentes escalas
espaciales.**

Tesis que para optar el grado de Maestra en Ciencias

Presenta:

Sandra Ivette Rodríguez Trujillo

Tutor principal: **Dr. Gerardo Suzán Azpiri (FMVZ-UNAM)**

Comité tutor:

Dra. Elizabeth Loza Rubio (INIFAP)

Dr. Oscar Rico Chávez (FMVZ-UNAM)

Ciudad Universitaria, CD. MX., Agosto, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal – FMVZ, académicos del Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM, por brindarme la formación y apoyo durante mi proceso de formación profesional.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico, sin el cual no habría sido posible el desarrollo ni la culminación de este trabajo.

Al programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, por el financiamiento de este proyecto.

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) CENID-MICROBIOLOGÍA) y en especial a la Dra. Elizabeth Loza Rubio, Dra. Edith Rojas Anaya, Dra. Rocío y Mtro. Fernando Cerón Téllez por su apoyo durante mi estancia en esta institución.

Al Dr. Gerardo Suzán Azpiri director de esta tesis, por la confianza, paciencia, apoyo, guía, motivación, y enseñanzas durante este proceso. Gracias por enseñarme a través de tu autenticidad como ser humano, que la investigación científica tiene como base la coherencia y compromiso que tenemos con nosotros mismos.

A los miembros de mi comité tutor, el Dr. Óscar Rico Chávez y la Dra. Elizabeth Loza Rubio y miembros del jurado por sus valiosas aportaciones, críticas y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Enfermedades y Una Salud, especialmente a quienes nos apoyaron en las salidas de campo durante los muestreos del proyecto, y no menos importante a las personas de las comunidades que nos recibieron siempre con los brazos abiertos en los sitios de muestreo.

Agradecimientos personales

A mis padres Luis y Maura, no me alcanzará la vida ni las palabras para terminar de agradecerles todo lo que han hecho por mí, más allá de su apoyo y su amor incondicional, la bendición que tengo de compartir esta vida con ustedes en infinita. A mi hermano Alberto, si existe una definición de lo que significa hermano que el mundo quiera conocer, bastará con que les cuente de ti, eres mis ojos cuando la razón me falla, eres la luz en mi camino cuando siento que estoy perdida, ustedes son mi hogar, mi talismán y mi lugar seguro.

A mi tía Lupe, que a pesar de los años tu recuerdo y amor siempre me acompañan y me guían.

A mis tíos, primos y familia, gracias por el apoyo, amor y risas, ustedes son el sostén de esta hermosa vida que he tenido.

A Samanta, Paulina Walbey, Ana Laura, Juan Daher, Fabiola Nieto, Julio Barrón, Víctor, Rafa y Meibi por la amistad, enseñanzas y compañía que me brindaron en este espacio, el LEEyUS y más allá de sus paredes.

A Diana Zamora, por la amistad, enseñanzas, aventuras y paciencia que compartiste conmigo antes y durante mi estancia como estudiante de posgrado. El resultado y frutos de esta tesis espero que los disfrutes tanto como yo por el esfuerzo compartido.

A mis amigos Robert, Dulce, Ceci, Ximena, Julio Miranda porque nuestra amistad trasciende tiempo y espacio.

¡A todos ustedes muchas gracias! en esta vida y en las que siguen estoy segura nos seguiremos acompañando.

Índice

Resumen	1
Capítulo I.....	3
Especificidad filogenética de variantes de virus de rabia en murciélagos neotropicales.....	3
1.-Resumen.....	4
2.-Introducción	6
3.-Antecedentes	7
4.-Objetivos.....	9
5.-Métodos.....	9
6.-Resultados	11
7.-Discusión.....	20
8.- Conclusiones	23
Literatura citada.....	24
Capítulo II.....	29
Efecto de la estructura del paisaje en el ensamblaje de murciélagos y prevalencia de rabia en el sureste de México: un análisis multiescalar.	29
1.-Resumen.....	30
2.-Introducción	32
3.-Antecedentes	34
3.1 Cambios en la estructura del paisaje: Alteración de la biodiversidad y la emergencia de enfermedades infecciosas.....	34
3.2 Pérdida y fragmentación del hábitat: Emergencia de enfermedades infecciosas... ..	37
3.3. Importancia de los murciélagos y virus de la rabia como modelos de estudio: Respuesta del ensamblaje de quirópteros a los cambios en el paisaje.	40
4.-Objetivo general.....	44
4.1 Objetivos particulares.....	44
5.-Hipótesis	45
6.-Metodología	45
6.1. Área de estudio y procesamiento de imágenes.....	45
6.2. Análisis de muestras y determinación de hospederos susceptibles.....	47
6.3. Análisis de datos.....	48

6.3.1. Correlación de la estructura del paisaje con la estructura del ensamblaje de murciélagos y prevalencia de rabia.	49
7.-Resultados.	51
7.1. Estructura del ensamble de murciélagos	51
7.2. Estructura del paisaje	57
7.3. Respuesta del ensamble de murciélagos a la estructura del paisaje: un enfoque multiescalar.	59
7.3.1. Respuesta del ensamble de murciélagos hospederos a la estructura del paisaje.	62
7.3.2. Respuesta de la diversidad funcional, filogenética y equitatividad funcional a la estructura del paisaje.	65
7.3.3. Respuesta de la diversidad beta taxonómica a la estructura del paisaje.....	70
7.4. Prevalencia de rabia y estructura del paisaje.....	71
8. Discusión.....	74
9.-Conclusiones	80
Literatura citada.....	82
Material suplementario.....	92

Resumen

La deforestación en los trópicos es un problema creciente a nivel mundial, de las consecuencias más importantes de este proceso que se han documentado son la pérdida y fragmentación del hábitat y pérdida de la biodiversidad. La pérdida de cobertura forestal, y los procesos asociados a la transformación del paisaje por actividades humanas como la agricultura, ganadería, y el aumento de asentamientos humanos tienen efectos en la estructura y dinámica de comunidades de murciélagos a nivel funcional, taxonómico y filogenético, además se sabe que afectan la dinámica de infecciones que tienen un impacto en la salud pública y animal como es el caso del virus de la rabia.

El aumento de ganado y la deforestación en la región biogeográfica Neotropical, han ocasionado que las poblaciones de murciélagos hematófagos aumenten, además la prevalencia de la enfermedad ha aumentado incluso en murciélagos no hematófagos, y actualmente los casos mortales de rabia en humanos se deben principalmente a la transmisión por murciélagos. La caracterización antigénica de variantes rábicas ha mostrado asociaciones específicas con diferentes especies de murciélagos hematófagos y no hematófagos. Es por ello que se ha logrado comprender el posible origen de transmisión de dichas variantes virales en la región biogeográfica Neotropical del continente.

A pesar de que se conoce el papel de los murciélagos en la dinámica de la rabia, poco se sabe de los factores evolutivos, micro y macroecológicos y paisajísticos que favorecen la presencia y transmisión de la rabia en murciélagos. También cabe destacar que, los murciélagos se encuentran en uno de los grupos taxonómicos con mayor diversidad mundial, son dispersores de semillas, polinizadores, controladores de plagas, y bioindicadores del estado de conservación de los ecosistemas.

Es por ello que en esta tesis utilizamos como modelo de estudio a los murciélagos y el virus de la rabia para analizar a diferentes escalas de análisis factores evolutivos, ecológicos y antropogénicos asociados a la infección.

En el primer capítulo evaluamos la especificidad filogenética entre variantes rábicas y diferentes especies de murciélagos reportadas a escala macroecológica (continental).

Encontramos que existe especificidad filogenética ($Z < 0$) en 9 de las 11 variantes antigénicas reportadas para murciélagos en Latino América y dos de las variantes antigénicas reportadas (V3 Y V4) no muestran especificidad filogenética ($Z > 1$), las cuales corresponden a las especies *Desmodus rotundus* y *Tadarida brasiliensis*, esto podría explicarse por rasgos funcionales y un ancestro en común entre estas dos especies. Tal resultado nos lleva a encaminar futuras investigaciones y búsqueda de respuestas hacia, atributos ecológicos, geográficos, funcionales o filogenéticos que expliquen dicha especificidad.

En el segundo capítulo planteamos como objetivo principal analizar el efecto de fragmentación del paisaje en la prevalencia de rabia, respuesta funcional, taxonómica y filogenética de ensamblajes de murciélagos a escala regional (paisajística) y local. En este capítulo observamos que la pérdida de hábitat tiene efectos mayores que la fragmentación de hábitat *per se* sobre la estructura del ensamblaje de murciélagos.

El estudio a diferentes escalas de análisis nos permitió observar efectos dependientes de la escala de análisis no sólo en la estructura del ensamblaje de murciélagos sino también en la seroprevalencia de rabia.

Por lo tanto, concluimos que a escala continental el estudio de variantes antigénicas desde diferentes aproximaciones podría proporcionar información importante sobre las variables ecológicas, geográficas o taxonómicas que influyen en la transmisión y diferenciación de variantes de la rabia. Y a nivel regional y local concluimos que la composición y no la configuración del paisaje tiene una influencia mayor en la determinación de la estructura del ensamblaje de murciélagos y seroprevalencia de rabia en el sureste de México.

Proponemos que la preservación de extensiones de cobertura forestal nativa en los trópicos no sólo es primordial para la conservación de especies si no también podría prevenir el aumento de la prevalencia de rabia en los trópicos.

Capítulo I

Especificidad filogenética de variantes de virus de rabia en murciélagos neotropicales



Desmodus rotundus

Foto: Jesús Ernesto Pérez Sánchez

1.-Resumen

La rabia es una enfermedad viral que provoca encefalomiелitis causada por un virus que pertenece al género de los *Lyssavirus*. En las últimas tres décadas se han desarrollado técnicas de caracterización antigénica que han permitido el conocimiento de diferentes variantes de rabia.

Estas caracterizaciones han podido demostrar las asociaciones que existen entre las diferentes variantes y hospederos, ya que estas variantes muestran asociaciones específicas con sus hospederos y han sido agrupadas filogenéticamente en función de su distribución geográfica y secuenciación genética de las especies virales, así como de sus hospederos aportando información sobre su diversidad, distribución geográfica y persistencia en el tiempo y espacio.

Sin embargo, la especificidad de dichas variantes en el orden de los quirópteros ha sido poco explorada a nivel macroecológico y evolutivo. En el presente estudio se realizó un análisis para determinar la especificidad filogenética de las variantes del virus de rabia asociadas a murciélagos en el continente americano por medio del cálculo del agrupamiento filogenético de las variantes, además se determinó la relación de la especificidad de las variantes del virus con su área de distribución de los hospederos. Se realizó una búsqueda bibliográfica en Web of Science y se construyó una base de datos con registros de variantes del virus de rabia asociadas a murciélagos.

El agrupamiento filogenético se calculó usando un súper árbol de mamíferos y se usó como indicador de la especificidad filogenética. De acuerdo con el análisis las variantes 3 y 4 no mostraron especificidad filogenética ($pd.obs.z < 0$) entre las diferentes especies reportadas, en contraste, el resto de las variantes reportadas (E, Eu, H, M, N, V11, V5, V6, V9) mostraron una agrupación filogenética con las especies hospederas ($pd.obs.z > 1$). No se encontró una relación entre el área de distribución de los hospederos con el agrupamiento filogenético ($R^2 = -0.0999$, $p = 0.7688$).

La relación del número de variantes por especie y con el área de distribución de las especies muestra una tendencia en función del aumento de esta (R^2 adj =0.2049, $p = 0.005$). Las especies con un área mayor de distribución podrían estar más expuestas a variantes de rabia que se comparten con otras especies independientemente de su relación filogenética, este estudio nos permite encaminar futuras investigaciones para explicar a través de diferentes aproximaciones ecológicas, geográficas o funcionales la especificidad filogenética de las variantes de rabia en el continente americano.

2.-Introducción

El virus de la rabia pertenece a la familia *Rhabdoviridae*, es uno de las once especies virales o genotipos (genotipo 1) del género *Lyssavirus*. El ARN de este virus está conformado por una cadena de ARN monocatenaria (en sentido negativo 3'- 5') no segmentada. La nucleoproteína (N), fosfoproteína (P) y RNA polimerasa (L) junto con el RNA viral, conforman el Complejo Ribonucleoproteínico y es la Nucleoproteína la encargada de proteger al ARN viral del reconocimiento inmune innato (Vargas-García y Cárdenas-Lara et al., 1996).

Los genes que codifican para la formación de la membrana y envoltura de lipoproteínas en forma de “bala”, típica de los Lyssavirus son los genes de la proteína M y proteína G. Se sabe que la proteína G es la encargada de conferir al virus unión con el receptor de la célula, inducción de anticuerpos neutralizantes y la patogenicidad, la proteína M se encargará de inducir la liberación de la célula en donde se replica el virus (Vargas-García y Cárdenas-Lara et al., 1996).

Durante décadas se han realizado estudios en donde se ha determinado que los principales hospederos de este virus son mamíferos carnívoros, sin embargo, también se encuentra muy a menudo en el orden de los quirópteros y en especies domésticas.

A Partir de estas asociaciones virus-especie se han identificado dos diferentes ciclos de infección; uno es el ciclo silvestre el cual está relacionado con mamíferos carnívoros y murciélagos y el ciclo urbano, en el cual están involucrados principalmente perros y gatos (De Mattos et al., 1999; Rupprecht et al., 2002; Fooks et al., 2009; Hayman, 2016).

Las interacciones con humanos y alguno de los diferentes hospederos al virus de rabia cada vez es más estrecha y han provocado la transmisión a humanos debido a mordeduras; es por ello que el virus de la rabia es el virus más importante del género *Lyssavirus*, (De Mattos et al., 1999; Banyard et al., 2013).

Aunque en algunos países de América se ha eliminado la rabia urbana por la vacunación de perros y gatos, el ciclo silvestre de la rabia se mantiene debido a los murciélagos (Arellano-Sota, 1993; Ruiz y Chávez, 2010), se han presentado casos de rabia en humanos causados por especies de murciélagos hematófagas y no hematófagas, de tal manera que el conocimiento y monitoreo de las especies de murciélagos que mantienen el ciclo de infección junto con la caracterización antigénica de variantes del virus en murciélagos hospederos es muy importante para el manejo y control de esta enfermedad en países del continente Americano (Loza-Rubio et al., 2000; Favi et al., 2002; Badilla et al., 2003; Nadin-Davis et al., 2017; Bernal-León et al., 2021).

Por ejemplo, en cada ciclo ya sea silvestre o urbano, se ha observado que las variantes tienen asociaciones con hospederos específicos, como la variante antigénica “2” se encuentra comúnmente en el género *canis* (e.g. perro) y las variantes antigénicas “3”, “6”, “4”, “9” se encuentran en murciélagos insectívoros (Escobar et al., 2015; Nadin-Davis et al., 2017).

Sin embargo, la dinámica de transmisión y mantenimiento de la enfermedad en el ciclo urbano ha sido bastante estudiado y esclarecido pero el papel de los murciélagos en el ciclo silvestre aún es desconocido ya que existen muy pocos estudios en América sobre el diagnóstico de las variantes antigénicas del virus de rabia y sus respectivos hospederos (Schneider et al., 2005, Ruiz y Chávez, 2010; Escobar et al., 2015; Garcés-Ayala et al., 2017).

3.-Antecedentes

La aplicación y desarrollo de anticuerpos monoclonales y otras técnicas moleculares como PCR-rt son una herramienta muy importante para conocer el origen de diferentes variantes antigénicas (Yang et al., 1998; Velasco-Villa et al., 2002; Constantine et al, 2009) por ejemplo la identificación del gen que codifica a la nucleoproteína (N) en el genoma del virus de la rabia y estudios filogenéticos de parte de la secuencia del genoma viral, han permitido que se identifiquen asociaciones comunes entre las diferentes variantes y sus hospederos (Tordo et al., 1986; Tordo et al., 1993, Nadin y Loza, 2006).

Es por lo anterior que a través de las variantes antigénicas se puede rastrear el origen del virus de la rabia entre los distintos hospederos, al igual que los períodos de incubación, cambios histopatológicos, duración de la enfermedad y el comportamiento durante la infección son distintos entre especies en función de dichas variantes (Constantine et al., 1967, Loza-Rubio et al., 2012).

La diferenciación genética además parece proporcionar un potencial de adaptación del virus (Kissi et al., 1999) y determina diferencias en la patogenicidad en diferentes especies de murciélagos (Dietzschold et al., 1983; Smith, 1988; Morimoto et al., 1998). De tal manera que, la caracterización de estas variantes permite determinar el origen de la infección en casos de rabia en casos de infección en humanos (Morimoto et al., 1996; Constantine et al., 2009).

De tal manera que, la caracterización molecular de las variantes de virus de rabia, el monitoreo constante de hospederos, la actualización y notificación de reportes de rabia en América puede permitir la comprensión de la epidemiología de la rabia en hospederos silvestres, principalmente en murciélagos (De Mattos, et al., 1999; Velasco-Villa et al., 2006; Zarza-Villanueva et al., 2017).

Por otro lado, se sabe que los diferentes hospederos del género *Lyssavirus*, tienen una estrecha relación filogeográfica (Nadin- Davis et al., 2001; Escobar et al., 2015) y en el caso de las diferentes variantes pertenecientes al virus de la rabia se ha destacado que existe una barrera filogenética en la transmisión de variantes del virus de rabia entre especies de murciélagos, desde la fase de infección inicial como en el mantenimiento de la enfermedad (Streicker et al., 2010).

Además de estas restricciones filogeográficas, la ecología de la rabia parece estar relacionada con factores intrínsecos de la ecología de sus hospederos, especialmente características como la alimentación, comportamiento y distribución de las especies hospederas (Webster et al., 1986; Constantine et al., 2009).

Es por ello, en el presente capítulo se realizó un análisis para determinar la especificidad filogenética de las variantes del virus de rabia asociadas a murciélagos Neotropicales por medio del cálculo del agrupamiento filogenético (Poulin et al., 2011) y se determinó la

relación de la especificidad de las variantes con el área de distribución de los hospederos (rango de distribución en Km²).

Este análisis permitió obtener un acercamiento a la comprensión de la dinámica ecológica, funcional y filogenética de las variantes rábicas y de sus hospederos en la región Neotropical.

4.-Objetivos

- Analizar la situación actual de caracterización y reportes de variantes rábicas asociadas a murciélagos en países de la región biogeográfica Neotropical.
- Determinar la especificidad filogenética de las variantes del virus de rabia asociadas a murciélagos Neotropicales.
- Determinar si la especificidad filogenética de las variantes del virus de rabia, está asociada con el rango de distribución geográfica de sus hospederos murciélagos neotropicales.

5.-Métodos

Se realizó una búsqueda sistemática en los sitios Web of Science (web of knowledge), Google Scholar, Word Wide Science, National Center for Biotechnology (NCBI), Redalyc, de artículos publicados con las palabras clave: “Bat rabies in Americas”, “characterization of rabies virus in...(“país”)”, “Bats infected with rabies”.

Como criterio de inclusión se registraron todas las publicaciones que hayan determinado la presencia y caracterización de variantes por pruebas de anticuerpos y técnicas moleculares tanto en inglés como en español. Sólo se tomaron en cuenta para el análisis estadístico los registros que hayan llegado a la caracterización molecular e identificación de la variante de rabia en alguna especie de murciélago en América.

Los registros de variantes y especies reportadas fueron corroborados en el trabajo de Constantine (2009) la cual es la mayor compilación de reportes de murciélagos positivos a

rabia en América Latina y de Escobar et al., (2015) para variantes de rabia en murciélagos. Se registraron todos los reportes encontrados por los buscadores hasta el año 2018. Se construyó una base de datos a partir de los estudios publicados en donde se registró el nombre de la especie de murciélago, variante antigénica del virus, gremio trófico, familia y el rango de distribución de cada especie en km².

El rango de distribución fue obtenido a partir de la base de datos PANTHERIA la cual incluye a nivel de especie características clave de la historia de vida, ecológicas y geográficas de todos los mamíferos conocidos existentes compilados a partir de la literatura (Jones et al, 2009).

Con ayuda del súper árbol de mamíferos de Bininda-Emonds et al. (2007), se extrajo la filogenia de las especies registradas con alguna variante de nuestra base de datos, usando la paquetería *picante* (Kembel et al., 2010), implementada en el software libre R.

Posteriormente se calculó el agrupamiento filogenético como indicador de la especificidad filogenética (Poulin et al., 2011). Para obtener dicho indicador se calculó el tamaño estandarizado de la diversidad filogenética de los hospederos asociados a las diferentes variantes de virus de rabia con ayuda de la paquetería “*picante*” (Kembel et al., 2010) implementada en un software libre (R).

Se calculó el promedio aleatorio de la diversidad filogenética dado por un modelo nulo que toma en cuenta la frecuencia de las observaciones, en este caso, el número de reportes de variantes en cada hospedero, para compararlo con la diversidad filogenética observada (pd.obs).

Además, se realizó un modelo lineal simple para determinar la relación de la especificidad del hospedero y el número de variantes por especie de murciélago con el rango de distribución de las especies hospederas.

6.-Resultados

La base de datos final incluyó 26 artículos reportados desde 1950 a 2018 de acuerdo con nuestros criterios para realizar este análisis, se registraron 192 individuos de 40 especies diferentes de murciélagos con diagnóstico positivo al virus de rabia en 22 países de América que se encuentran dentro de la región biogeográfica Neotropical.

Sin embargo, para los objetivos de este estudio sólo se utilizó la información de 69 registros (individuos diagnosticados con alguna variante rábica) en 12 países, de los cuales corresponden a 29 especies diferentes de murciélagos asociados a 11 variantes antigénicas de virus de rabia detectadas con alguna técnica de diagnóstico molecular o anticuerpos (**Cuadro 1**).

Cuadro 1. Registros a nivel de país de las especies de murciélagos con alguna variante de virus de rabia presente en 12 países de América. Variante antigénica por país: *Eptesicus spp.*; Eu: *Eumops spp.*; H: *Histiotus spp.*; M: *Myotis spp.*; N: *Nyctinomops spp.*

Espece	Familia	Gremio trófico	Variante antigénica	País
<i>Histiotus montanus</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	H	Argentina
<i>Myotis sp</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	M	Argentina
<i>Myotis nigricans</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	M	Argentina
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Molossidae	Insectívoro	V4	Argentina
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Molossidae	Insectívoro	V6	Argentina
<i>Eptesicus furinalis</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	E	Argentina
<i>Lasiurus cinereus</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	V6	Argentina
<i>Lasiurus borealis</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	V6	Argentina
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Argentina
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Bolivia
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V5	Bolivia
<i>Cynomops abrasus</i>	Molossidae	Insectívoro	M	Brasil
<i>Eptesicus furinalis</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	V4	Brasil
<i>Eptesicus furinalis</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	E	Brasil
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	E	Brasil
<i>Eumops auripendulus</i>	Molossidae	Insectívoro	V3	Brasil

<i>Eumops auripendulus</i>	Molossidae	Insectívoro	Eu	Brasil
<i>Histiotus velatus</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	H	Brasil
<i>Lasiurus cinereus</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	V6	Brasil
<i>Lasiurus ega</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	V3	Brasil
<i>Molossus molossus</i>	Molossidae	Insectívoro	V3	Brasil
<i>Molossus molossus</i>	Molossidae	Insectívoro	V4	Brasil
<i>Molossops neglectus</i>	Molossidae	Insectívoro	V3	Brasil
<i>Molossus rufus</i>	Molossidae	Insectívoro	V3	Brasil
<i>Myotis albescens</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	M	Brasil
<i>Myotis levis</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	M	Brasil
<i>Myotis nigricans</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	M	Brasil
<i>Myotis nigricans</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	V4	Brasil
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Molossidae	Insectívoro	N	Brasil
<i>Nyctinomops macrotis</i>	Molossidae	Insectívoro	N	Brasil
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Molossidae	Insectívoro	V4	Brasil
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	Frugívoro	V3	Brasil
<i>Artibeus fimbriatus</i>	Phyllostomidae	Frugívoro	V3	Brasil
<i>Artibeus planirostris</i>	Phyllostomidae	Frugívoro	V3	Brasil
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Brasil
<i>Diphylla ecaudata</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Brasil
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	V4	Colombia
<i>Eptesicus brasiliensis</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	V3	Colombia
<i>Molossus molossus</i>	Molossidae	Insectívoro	V4	Colombia
<i>Molossus molossus</i>	Molossidae	Insectívoro	V3	Colombia
<i>Carollia perspicillata</i>	Phyllostomidae	Frugívoro	V4	Colombia
<i>Phyllostomus hatatus</i>	Phyllostomidae	Frugívoro	V4	Colombia
<i>Uroderma bilobatum</i>	Phyllostomidae	Frugívoro	V4	Colombia
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V5	Colombia
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Colombia
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Costa Rica
<i>Histiotus macrotus</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	H	Chile
<i>Histiotus montanus</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	H	Chile
<i>Lasiurus cinereus</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	V6	Chile
<i>Myotis chiloensis</i>	Vespertilionidae	Insectívoro	M	Chile

<i>Tadarida brasiliensis</i>	Molossidae	Insectívoro	V4	Chile
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Molossidae	Insectívoro	V9	Chile
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Chile
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V5	Chile
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Ecuador
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Guyana Francesa
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Molossidae	Insectívoro	V9	México
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Molossidae	Insectívoro	V5	México
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Molossidae	Insectívoro	V4	México
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Phyllostomidae	Frugívoro	V3	México
<i>Artibeus lituratus</i>	Phyllostomidae	Frugívoro	V3	México
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V11	México
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	México
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V5	México
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Perú
<i>Molossus molossus</i>	Molossidae	Insectívoro	V4	Uruguay
<i>Tadarida brasiliensis</i>	Molossidae	Insectívoro	V4	Uruguay
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Uruguay
<i>Desmodus rotundus</i>	Phyllostomidae	Hematófago	V3	Venezuela

Dentro de los reportes publicados encontramos que la riqueza de especies por país que se han reportado con alguna variante de virus de rabia, Brasil presentó la mayor riqueza con 21 especies de murciélagos diferentes, seguida de Argentina con 7 especies, Chile y Colombia con 6 especies, en México 4, Uruguay 3, Bolivia, Costa Rica, Ecuador, Guyana Francesa, Perú y Venezuela, han reportado una sola especie diferente respectivamente (**Figura 1**).

Riqueza de especies

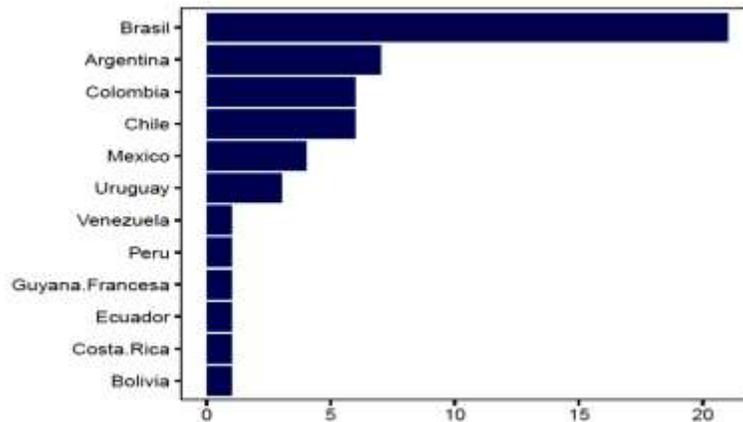


Figura 1. Riqueza de especies de murciélagos neotropicales reportados con alguna variante de rabia.

En relación al número de variantes antigénicas reportadas y el nivel trófico de los hospederos se observó un número mayor de variantes antigénicas (10 AgV) asociadas a murciélagos insectívoros, seguido del gremio de los murciélagos hematófagos (3 AgV) y por último los murciélagos frugívoros presentaron el menor número de variantes antigénicas asociadas (2 AgV). La variante “3” asociada al murciélago vampiro común *Desmodus rotundus* ha sido reportada en los tres gremios tróficos de esta caracterización (**Figura 2**).

El país en donde se han reportado el mayor número AgV asociadas a murciélagos es Brasil (9 AgV), seguido de Chile (7 AgV), Argentina (6 AgV) y México (5 AgV) continuando Colombia (3 AgV), Uruguay (2 AgV) y Bolivia (2 AgV). Venezuela, Perú, Guyana Francesa, Ecuador y Costa Rica son los países con menos reportes de variantes antigénicas asociadas a murciélagos en América con una sola variante respectivamente (**Figura 3**).

Sin embargo, la familia con más número de especies con registros de variantes antigénicas fue la Familia Vespertilionidae (12 especies), seguida de la Familia Phyllostomidae (9 especies) y por último la Familia Molossidae (8 especies) (**Figura 4**).

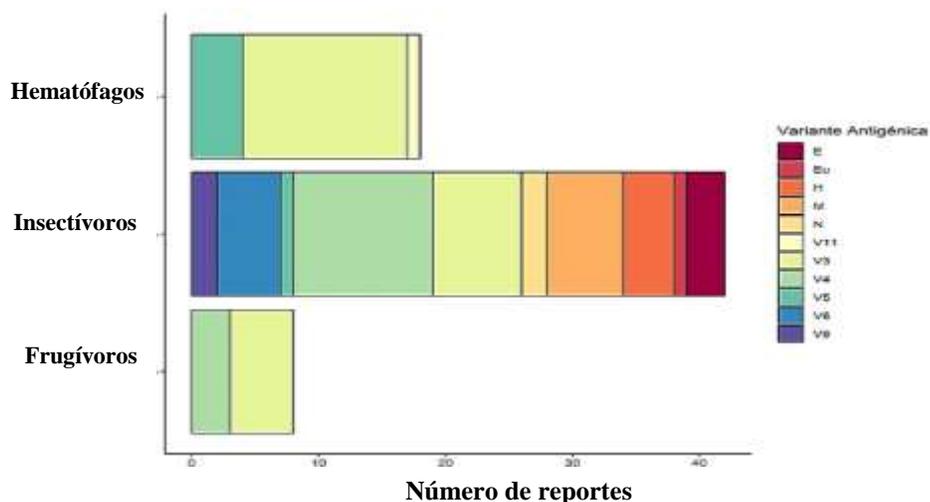


Figura 2. Relación de número de reportes de variantes de virus de Rabia con el gremio trófico de murciélagos neotropicales.

Se observó un mayor número de variantes reportadas en la Familia Molossidae, seguido de la Familia Vespertilionidae y por último la Familia Phyllostomidae con 8, 6 y 4 variantes respectivamente.

Por otro lado, la familia con más número de géneros de murciélagos que se tiene registro con variantes fue la Familia Phyllostomidae (6 géneros), seguida de la Familia Molossidae (5 géneros) y por último la Familia Vespertilionidae (4 géneros).

Las especies con mayor número de variantes antigénicas asociadas fueron *Tadarida brasiliensis* (4 AgV), *Eptesicus brasiliensis* (3 AgV) y *Desmodus rotundus* (3 AgV).

La variante V3 Asociada al murciélago común *Desmodus rotundus* junto con la variante V4 asociada al murciélago insectívoro de cola libre *Tadarida brasiliensis*, fueron las dos únicas variantes que no mostraron especificidad filogenética asociada a los hospederos, la V3 ha sido registrada en 12 especies de murciélagos, mientras que la V4 ha sido reportada en 8 diferentes especies. Por otro lado, las especies restantes mostraron especificidad filogenética con alguna variante de virus de rabia (**Cuadro 2**).

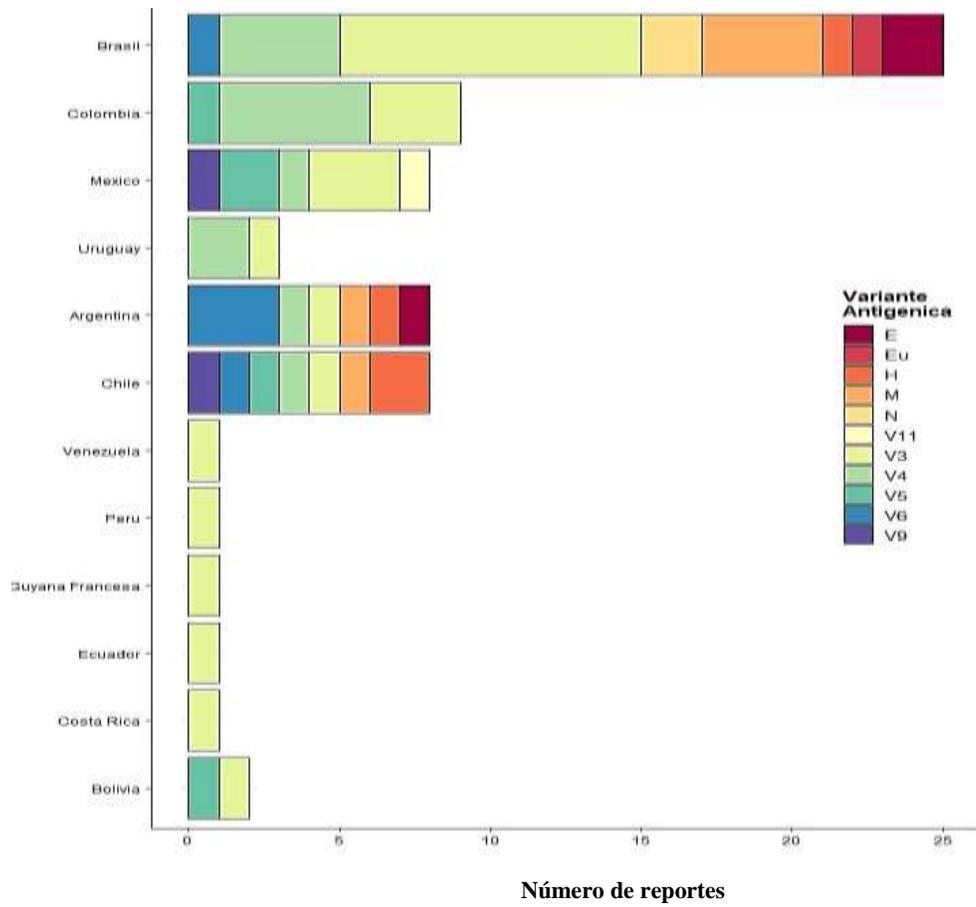


Figura 3. Relación del número de variantes reportadas por país en murciélagos neotropicales.

Cuadro 2. Valores estandarizados de agrupamiento filogenético de las diferentes variantes de rabia asociadas a murciélagos. Los valores de z (marcados en rojo) menores a 0, sugieren una especificidad filogenética, por el contrario, valores mayores a 1 no muestran especificidad filogenética, runs = número de ejecuciones (iteraciones) del análisis, nTaxa= número de especies de murciélagos asociadas.

AgV	ntaxa	pd.obs.z	runs
E	2	-1.39320817	999
Eu	1	-1.59692924	999
H	3	-1.51411704	999
M	5	-0.32004691	999
N	2	-1.58797049	999
V11	1	-1.86021051	999
V3	12	2.73997302	999
V4	8	1.93104484	999
V5	2	-0.64447275	999
V6	3	-0.71547212	999
V9	1	-1.74726743	999

Por último, a través de un modelo linear simple se determinó la relación de la especificidad del hospedero (**Figura 5**) y el número de variantes (**Figura 6**) con el rango de distribución de las especies hospederas.

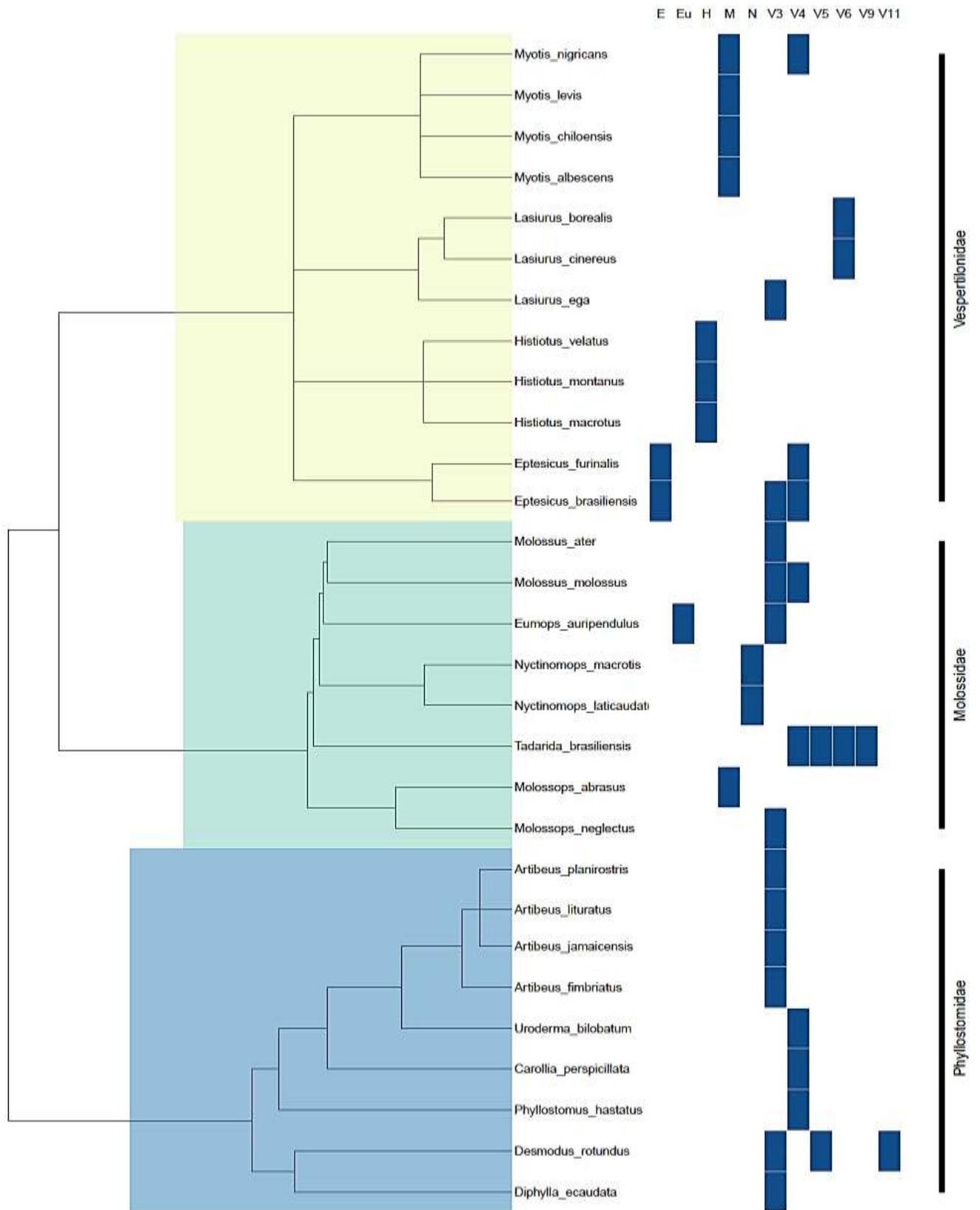


Figura 4. Árbol filogenético de las especies de murciélagos Neotropicales asociadas a variantes de virus de rabia.

Podemos observar que la mayoría de las especies de murciélagos hospederas de variantes rábicas (representadas por 7 de las diferentes variantes: V6, V5, V9, V11, E, Eu y N) tienen un amplio rango de distribución y muestran especificidad filogenética con sus hospederos. Sin embargo, no existe un patrón de relación significativo entre el rango de distribución de los hospederos y la especificidad filogenética de las variantes. La tendencia del agrupamiento filogenético de las variantes (Especificidad filogenética) es con las especies de murciélagos hospederos *per se*, no con la distribución de estos.

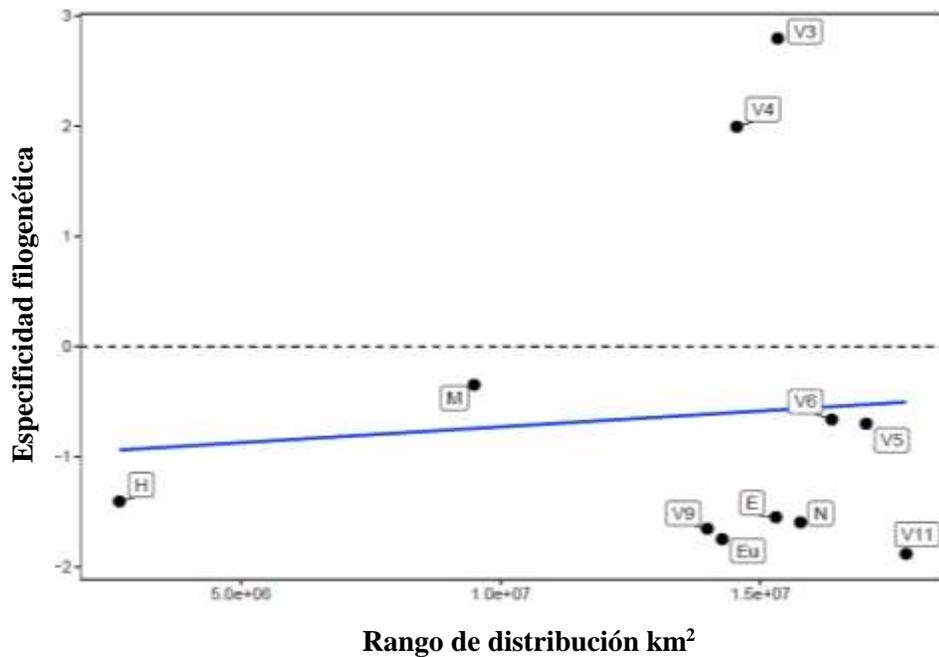


Figura 5. Relación entre el promedio del rango de distribución geográfica de los hospederos y la especificidad filogenética de variantes antigénicas R^2 adj = -0.0999 valor $p = 07688$.

En el segundo análisis encontramos que la relación del número de variantes por especie y su rango de distribución muestra una tendencia en función del aumento del rango de distribución de las especies hospederas.

Otro aspecto relevante que observamos en este trabajo fue que la mayoría de especies de murciélagos hospederos a variantes antigénicas (10 AgV) son murciélagos insectívoros. Estos datos coinciden con los reportes en Norteamérica que mencionan que entre 1951 y 2006, los 51 casos reconocidos de rabia humana en los EE. UU. y Canadá son de origen de murciélagos insectívoros (Constantine, 2009). Lo que también implica la importancia de enfocar futuras investigaciones en este gremio de murciélagos en el Neotrópico.

Los resultados de este trabajo muestran que existen al menos tres variantes diferentes asociadas a *Desmodus rotundus* además esta especie tiene el mayor número de reportes de caracterización de variantes, esto coincide con el estudio realizado (De Mattos et al., 2001) en donde se observó que el virus de la rabia del murciélago vampiro se divide en al menos tres variantes geográficamente distintas, esto implica que la gran capacidad de este murciélago de albergar diferentes variantes antigénicas; sin embargo el número de reportes publicados enfocados en esta especie también puede tener un sesgo de información al tratarse de principal especie hospedera de rabia parálitica en países Neotropicales (Zarza-Villanueva et al., 2017; De Mattos et al., 1999).

También pudimos observar que *Tadarida brasiliensis* es la especie con mayor número de variantes antigénicas y reportes en América Neotropical, la investigación dirigida a esta especie puede deberse también a los sesgos enfocados en las recientes apariciones de anticuerpos del virus de la rabia en diferentes países (Steece y Altenbach., 1989; Yung et al., 2002).

La variante V3 Asociada al murciélago común *Desmodus rotundus* junto con la variante V4 asociada al murciélago insectívoro de cola libre *Tadarida brasiliensis*, en este trabajo, fueron las dos únicas variantes que no mostraron especificidad filogenética asociada a los hospederos, esto puede explicarse por el tipo de alimentación y refugio de los murciélagos hematófagos, puesto que se ha observado que los murciélagos hematófagos y los murciélagos frugívoros utilizan los mismos lugares de refugio en México (Forment et al., 1971) y este mismo comportamiento podría estar sucediendo en otras zonas tropicales, en donde *Tadarida brasiliensis* y *Desmodus rotundus* comparten rango de distribución con otras especies, por lo que atributos funcionales (rango hogareño) podrían influir considerablemente las tasas de transmisión de virus entre individuos de la misma especie.

Aunado a este supuesto los resultados mostrados en un análisis filogenético (Hughes et al., 2005) sugieren que las variantes antigénicas de rabia asociadas a *Desmodus rotundus* y *Tadarida brasiliensis* comparten un ancestro común con un hospedero principal responsable de introducir la rabia en murciélagos en América del Norte, aunque la ruta evolutiva no es clara, estos resultados sugieren que las variantes de estas dos especies son de las más antiguas en el continente lo que representa una ventaja para la dispersión y divergencia evolutiva en variantes del virus en diferentes especies de murciélagos lo que podría explicar su baja especificidad.

Por lo tanto, la transmisión del virus entre especies podría ser un mecanismo de diferenciación de variantes de virus a lo largo del tiempo y zona geográfica en específico (Constantine, 2009).

En los resultados de este trabajo se observa que no existe relación entre la especificidad de murciélagos hospederos reportados en los neotrópicos con alguna variante rábica y su rango de distribución geográfica, esto puede explicarse a través de que, en un rango geográfico, cualquier especie de patógeno (en este caso variante rábica) estará expuesto a huéspedes potenciales, y estas especies a su vez cambian en composición y densidad relativa de una localidad a otra independientemente de su relación filogenética (Poulin et al., 2011).

La idea anterior se relaciona con los resultados que obtuvimos en donde se observó una tendencia positiva en relación al número de variantes por especie con el rango de distribución de dichas especies. Es decir que, posiblemente las especies con un rango de distribución mayor como *Tadarida brasiliensis*, *Desmodus rotundus* o *Eptesicus brasiliensis* (especies con mayor número de AgV asociadas) podrían estar más expuestas a diferentes variantes antigénicas de otras especies de murciélagos, independientemente de su relación filogenética, el rango de distribución de los individuos hospederos estaría determinando una tendencia a albergar un número mayor de variantes antigénicas de rabia.

8.- Conclusiones

Las variantes del virus de la rabia son una variable importante para determinar la especificidad filogenética del virus en murciélagos y posibles patrones de emergencia de enfermedades en otros taxones, la caracterización de dichas variables aporta información valiosa para determinar el origen de enfermedades infecciosas y de la transmisión inter e intra específicas.

Por otro lado, los países con mayor diversidad de especies de murciélagos en América Neotropical están relacionados con un número elevado de murciélagos hospederos de variantes rábicas, por lo que se necesita mayor información de la caracterización de variantes antigénicas en países con alta diversidad de quirópteros para determinar los potenciales hospederos del virus desde diferentes aproximaciones (Taxonómicas, funcionales, filogenéticas y paisajísticas).

Existe un reto en América Latina por las limitaciones en el procesamiento y caracterización de variantes rábicas en diferentes especies de mamíferos, especialmente en murciélagos. Además, proponemos enfocar investigaciones acerca de los mecanismos que pueden influir en la transmisión inter e intra especie para determinar el posible origen de la infección.

Este estudio nos revela una aproximación para futuras investigaciones y búsqueda de respuestas hacia la relación que tiene los países con mayor biodiversidad de murciélagos y la cantidad de variantes antigénicas en el Neotrópico.

La escala utilizada en este análisis (macroecológico) y el agrupamiento filogenético como medida de especificidad aportan información general que a otras escalas de análisis es difícil de dimensionar y evaluar en relación a la ecología de enfermedades.

Literatura citada

- Arellano-Sota C. (1993). Control of bovine paralytic rabies in Latin America and the Caribbean World. *Animal Review*, 76:19-26.
- Badilla X, Pérez-Herra V, Quirós L, Morice A, Jiménez E, Sáenz E, et al. (2003). Human rabies: a reemerging disease in Costa Rica?. *Emerging Infectious Diseases*, 9:721-3.
- Banyard, A. C., Hayman, D. T. S., Freuling, C. M., Müller, T., Fooks, A. R., Johnson, N. (2013). Bat Rabies. *Rabies*, 215–267.
- Bininda-Emonds, O.R.P., M. Cardillo, K.E. Jones, R.D.E. Macphee, R.M.D. Beck, R. Grenyer, S.A. Price, R.A. Vos, J.L. Gittleman and A. Purvis. (2007). The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, 446:507–512.
- Constantine DG. (2009). Bat rabies and other Lyssavirus infections. In: Blehert D, editor. Reston, Virginia: U.S. Geological Survey, p. 68
- Constantine, D.G., (1967), Rabies transmission by air in bat caves: Atlanta, Ga., National Communicable Disease Center, Public Health Service Publication, 1617, 51.
- De Mattos, C.A., Favi, M., Yung, V., Favoretto, S., Morais, N., Lazio-Rubio, E., Aguilar-Setiéo, A., and De Mattos, C.C. (2001). Antigenic and genetic characterization of rabies virus in the Americas: International Seminar on Bats as Rabies Transmitters, December 3–6, São Paulo, Brasil, Programs and Abstracts, p. 39–40.
- De Mattos CC, De Mattos CA, Loza-Rubio E, Aguilar-Setién A, Orciari LA, Smith JS. (1999). Molecular characterization of rabies virus isolates from Mexico: implications for transmission dynamics and human risk. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 61:587-97.
- Dietzschold B, Wunner WH, Wiktor TJ, et al. (1983). Characterization of an antigenic determinant of the glycoprotein that correlates with pathogenicity of rabies virus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. PNAS, 80: 70-4.

- Escobar E., Peterson, L., Favi, A.T., Yung, M., Medina-Vogel, G. (2015). Bat-borne rabies in latin america. *Revista Do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 57(1): 63–72.
- Favi M, De Mattos C, Yung V, Chala E, López LR, De Mattos CC. (2002). First case of human rabies in Chile caused by an insectivorous bat virus variant. *Emerging Infectious Diseases*, 8:79-81.
- Fooks, A.R., Johnson, N., and Rupprecht, C. E. (2009). Rabies. *Vaccines for Biodefense and Emerging and Neglected Diseases*, 609–630.
- Forment, W.L.; Schmidt, U.; Greenhall, A.M. (1971). Movement and population studies of the vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Mexico. *Journal of Mammalogy*, 52: 227–228.
- Hayman, D. T. S. (2016). Bats as Viral Reservoirs. *Annual Review of Virology*, 3(1): 77–99.
- Hughes, G.J., Orciari, L.A., & Rupprecht, C.E. (2005). Evolutionary timescale of rabies virus adaptation to North American bats inferred from the substitution rate of the nucleoprotein gene. *The Journal of general virology*, 86 Pt 5: 1467-74.
- Kembel S.W., Cowan P.D., Helmus M.R., Cornwell W.K., Morlon H, Ackerly D.D., Blomberg S.P. Webb C.O. (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26: 1463–1464.
- Kissi, B., Badrane, H., Audry, L., Lavenu, A., Tordo, N., Brahimi, M., Bourhy, H. (1999). Dynamics of rabies virus quasispecies during serial passage in heterologous hosts. *Journal of General Virology*, 80: 2041–2050.
- Loza Rubio E, De Mattos CC, Aguilar Setien A, De Mattos CA. (2000). Molecular characterization of rabies virus isolated from a non-haematophagous bat in Mexico City. *Veterinaria México OA*, 31: 147–152.
- Loza-Rubio, Elizabeth, Nadin-Davis, Susan A., Morales Salinas, Elizabeth. (2012). Caracterización molecular y biológica del virus de la Rabia que circula en zorrillos de México enfocado a la variante del gen de la fosfoproteína (P). *Revista Mexicana de Ciencias Pecuarias*, 3(2): 155-170.
- Legendre P, Desdevises Y, Bazin E. (2002). A statistical test for host-parasite coevolution. *Systematic Biology*, 51(2):217–234.

- McCracken, G.F., McCracken, M.K., and Vawter, T., (1994). Genetic structure in migratory populations of the bat *Tadarida brasiliensis mexicana*: Journal of Mammalogy, 75: 500–514.
- Morimoto, K., Hooper, D. C., Carbaugh, H., Fu, Z. F., Koprowski, H. and Dietzhold, B. (1998). Rabies virus quasispecies: implications for pathogenesis. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. PNAS, 95: 3152–3156.
- Morimoto, K., Patel, M., Corisdeo, S., Hooper, D. C., Fu, Z. F., Rupprecht, C. E., Koprowski, H. & Dietzschold, B. (1996). Characterization of a unique variant of bat rabies virus responsible for newly emerging human cases in North America. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. PNAS, 93: 5653–5658.
- Nadin-Davis S.A., Huang W., Armstrong J., Casey G.A., Bahloul C, Tordo N., Wandeler A.I. (2001). Antigenic and genetic divergence of rabies viruses from bat species indigenous to Canada. Virus Research, 74(1–2): 139–156.
- Nadin- Davis A.S., Loza-Rubio E. (2006). The molecular epidemiology of rabies associated with Chiropteran host in Mexico. Virus Research, 17: 215-226.
- Nadin-Davis, S., Alnabelseya, N., & Knowles, M. K. (2017). The phylogeography of *Myotis* bat-associated rabies viruses across Canada. PLOS Neglected Tropical Diseases, 11(5).
- Nieto-Rabiela F., Suzán G., Rico-Chavez O., Wiratsudakul A. (2018). Viral metacommunities associated to bats and rodents at different spatial scales. Community Ecology, 19(2): 168-175.
- Nogueira, M., de Lima, I., Moratelli, R., Tavares, V., Gregorin, R., and Peracchi, A. (2014). Checklist of Brazilian bats, with comments on original records. Check List, 10(4): 808-821.
- Poulin R., Krasnov B.R., Mouillot D. (2011). Host specificity in phylogenetic and geographic space. Trends in Parasitology, 27(8):355–361.
- Poulin R., Krasnov B.R., Mouillot D. and Thieltges D.W. (2011). The comparative ecology and biogeography of parasites. Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences, 366 (1576): 2379–90.

- Rico-Chávez O., Ojeda-Flores R., Sotomayor Bonilla J., Zambrana Torrelío C., Loza Rubio E., Alonso Aguirre A., Suzán G. (2015). Viral diversity of bat communities in human-dominated landscapes in Mexico. *Veterinaria México OA*, 2(1):1–22
- Ruiz M., and Chavez C. B. (2010). Rabies in Latin America. *Neurological Research*, 32:272–277.
- Rupprecht C.E., Hanlon C.A., Hemachudha T. (2002). Rabies re-examined. *Lancet Infectious Diseases*, 2:327-43.
- Rupprecht C.E., Kuzmin I., and Meslin F. (2017). Lyssaviruses and rabies: current conundrums, concerns, contradictions and controversies. *F1000Research*, 6, 184.
- Schneider M. C., Belotto A., Ade, M. P., Leanes L. F., Correa E., Tamayo H., Medina G., and Rodrigues M. J. (2005). Epidemiologic situation of human rabies in Latin America in 2004. *Epidemiology*, 26:2–4.
- Smith J.S. (1996). New aspects of rabies with emphasis on epidemiology, diagnosis, and prevention of the disease in the USA: *Clinical Microbiology Reviews*, 9: 166–176.
- Smith J.S. (1988). Monoclonal antibody studies of rabies in insectivorous bats of the United States. *Reviews of Infectious Diseases*, 10: 637–643.
- Sodre M. M., da Gama A. R., and de Almeida, M. F. (2010). Updated list of bat species positive for rabies in Brazil. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 52:75–81.
- Steece, R., & Altenbach, J. S. (1989). Prevalence of rabies specific antibodies in the mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*) at lava cave, New Mexico. *Journal of Wildlife Diseases*, 25(4): 490–496.
- Streicker D. G., Turmelle A. S., Vonhof M. J., Kuzmin, I. V., McCracken G. F., and Rupprecht, C. E. (2010). Host phylogeny constrains cross-species emergence and establishment of rabies virus in bats. *Science*, 329:676–679.
- Suzán G., García-Peña G.E., Castro-Arellano I., Rico-Chavez O., Rubio A.M, Tolsá M.J., Roche B., Hosseini P.R., Rizzoli A., Murray K.A., Zambrana-Torrelío C., Vittecoq M., Bailly X., Aguirre A.A., Daszak P., Prieur-Richard A.H., Mills J.N. and Guégan J.F. (2015). Metacommunity and phylogenetic structure determine wildlife and zoonotic infectious disease patterns in time and space. *Ecology and Evolution*, 5:865–873.

- Suzán G., Marcé E., Giermakowski J.T., Mills J.N., Ceballos G., Ostfeld R.S., Armien B., Pascale J.M., Yates T.L. (2009). Experimental evidence for reduced rodent diversity causing increased hantavirus prevalence. *Plos One*, 4(5).
- Tordo N., Badrane H., Bourhy, H., Sacramento D. (1993) . Molecular epidemiology of Lyssaviruses: focus on the glycoprotein and pseudogenes. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, 60: 315–323.
- Tordo N., Poch O., Ermine A., Keith G., Rougeon F. (1986). Walking along the rabies genome: Is the large G-L intergenic region a remnant gene? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. PNAS, 83: 3914–3918.
- Velasco-Villa A., Orciari L. A., Juarez-Islas V., Gomez-Sierra M., Padilla-Medina I., Flisser A., Souza V., Castillo, A., Franka R., Escalante-Mane M., Sauri-Gonzalez I., and Rupprecht C. E. (2006). Molecular diversity of rabies viruses associated with bats in Mexico and other countries of the Americas. *Journal of Clinical Microbiology*, 44:1697–1710.
- Webster W.A., Casey G.A., Charlton K.M. (1986). Major antigenic groups of rabies virus in Canada determined by anti-nucleocapsid monoclonal antibodies. *Comparative Immunology, Microbiology and Infectious Diseases*, 9: 59–69.
- Yang J., Hooper D.C., Wunner W.H., Koprowski H., Dietzschold B., Fu Z.F. (1998). The specificity of rabies virus RNA encapsidation by nucleoprotein. *Virology*, 242: 107– 117.
- Yung, V., Favi, M., & Fernández, J. (2002). Genetic and antigenic typing of rabies virus in Chile. *Archives of Virology*, 147(11): 2197–2205.

Capítulo II

Efecto de la estructura del paisaje en el ensamblaje de murciélagos y prevalencia de rabia en el sureste de México: un análisis multiescalar.



Diphylla ecaudata

Foto: Jesús Ernesto Pérez Sánchez

1.-Resumen

En el sureste de México existe una alta tasa de deforestación desde el siglo pasado, principalmente se debe al cambio de uso de suelo para actividades ganaderas, agrícolas y crecimiento de las zonas urbanas.

Las alteraciones del paisaje por estas actividades humanas ocasionan procesos como la fragmentación y pérdida de hábitat y los efectos que tienen sobre las especies aún son incomprendidos y variables según el grupo taxonómico. Los murciélagos a través de diversos estudios han mostrado ser excelentes bioindicadores ante las alteraciones en el paisaje ya que algunas especies son dependientes de ciertos hábitats conservados o, por el contrario, otras especies son capaces de habitar y utilizar espacios con altos grados de perturbación humana. Además de estas características ecológicas que distinguen a los murciélagos, en México se han reportado casos de rabia por mordeduras de murciélagos al ganado y humanos.

En este capítulo se relacionó el efecto de la fragmentación del paisaje y pérdida de hábitat con la estructura del ensamblaje de murciélagos y prevalencia de rabia. El estudio se realizó en catorce sitios distribuidos en los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán en donde se analizó el efecto que tiene el porcentaje de asentamientos humanos, pastizales, cobertura forestal y grado de fragmentación de cada sitio y en diferentes escalas espaciales. Identificamos que existen patrones de respuesta de los murciélagos en la estructura del ensamblaje. Tales patrones nos indican que existe un efecto negativo mayor con la pérdida de hábitat que con la fragmentación del hábitat *per se*.

También se observó que el porcentaje de superficies de asentamientos humanos y el porcentaje de superficies de pastizales inducidos actúan como filtradores ambientales para la selección de murciélagos generalistas y hospederos al virus de la rabia debido al incremento de los asentamientos humanos y reducción de la cobertura forestal.

Los atributos funcionales como tipo de alimentación y tamaño corporal de las especies les podrían conferir capacidades diferentes para poder utilizar y habitar estos mosaicos en el paisaje (asentamientos humanos y pastizales) sugerimos que estos factores están relacionados con el aumento de la seroprevalencia de rabia en paisajes antropizados independientemente de la escala de análisis.

Un aspecto importante de mencionar es que la estructura del paisaje parece tener una influencia mayor que la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de los murciélagos en la seroprevalencia de rabia en murciélagos en paisajes antropizados del sureste de México debido a que podrían estar implicados otros factores paisajísticos y ambientales en la transmisión de dicha enfermedad.

Sugerimos que incluir los diferentes componentes de la diversidad (taxonómico, funcional y filogenético) en conjunto con análisis paisajísticos y ambientales en estudios de ecología de enfermedades permitirán entender dinámicas de transmisión y mantenimiento de diferentes enfermedades zoonóticas en zonas de alto grado de perturbación y transformación.

2.-Introducción

La fragmentación y pérdida de hábitat son procesos generalmente ocasionados por actividades humanas que ocurren a escala de paisaje (Laurance et al. 2011; Arroyo-Rodríguez et al., 2017b).

Dicho concepto de paisaje, es definido como una porción de un ecosistema compuesto por parches de distintos tipos y formas de coberturas, y su tamaño a definir dependerá de la capacidad de los individuos para interactuar y utilizar los recursos en el tiempo y el espacio.

En ecología del paisaje existen dos conceptos fundamentales para analizarlo: Configuración y Composición del paisaje. Estos dos conceptos de análisis se basan en la obtención de índices como grado de fragmentación, densidad de borde, conectividad, distancia entre parches, etc., los cuales son utilizados para analizar la Configuración del Paisaje.

E índices como el porcentaje de coberturas, tamaño de los parches, tamaño de la matriz o matrices, etc. son utilizados para analizar la Composición del paisaje (Dunning et al., 1992; Baudry et al., 2003; Fahrig, 2003; Vila-Subirós et al., 2006; Galán-Acedo et al., 2019).

No obstante, es importante señalar que procesos como la pérdida y la fragmentación del hábitat son diferentes y sus efectos pueden variar entre especies. Puesto que se ha observado que la pérdida de hábitat tiene efecto negativo mayor en algunos grupos taxonómicos que la fragmentación de hábitat *per se* (Fahrig, 2003; Fahrig, 2011; Arroyo-Rodríguez et al., 2016; Galán-Acedo et al., 2019).

Esto podría depender de varios factores como el tamaño de la población, capacidad de dispersión de los individuos, escala de análisis espacial, dieta, incluso la interacción de factores. (Fahrig, 2003; Benítez-Malvido y Arroyo-Rodríguez, 2008).

Para evaluar los efectos de dichos procesos y la respuesta de los individuos, se ha propuesto utilizar el paisaje como la unidad de análisis, y como se mencionó anteriormente será definido dependiendo de la forma en que los organismos perciben y utilizan el ambiente, es por ello que evaluar la respuesta desde una aproximación funcional, taxonómica y filogenética es de suma importancia para entender patrones y dinámicas de ensamble de las

comunidades (Fahrig et al., 2013; Suzán et al. 2015; García-Morales et al. 2016; Arroyo-Rodríguez et al., 2017b ; Rocha et al. 2017a).

Sin embargo, los efectos que inciden en las especies y los patrones de respuesta a veces sólo son observables a ciertas escalas de análisis de paisajes, por lo que se han propuesto los análisis espaciales multiescalares. Estos análisis están diseñados para obtener la escala que está teniendo un efecto mayor o menor sobre el taxón estudiado (Fahrig, 2011; Miguët et al., 2016).

El análisis consiste en delimitar círculos concéntricos de diferentes radios a partir de un sitio de muestreo (Buffers) y caracterizar la estructura del paisaje de dichos círculos y obtener la relación máxima entre variables como la diversidad, abundancia o riqueza de especies y la estructura paisajística (Configuración y Composición) (Fahrig, 2011; Arroyo-Rodríguez et al., 2016).

Estas aproximaciones han sido utilizadas para poder comprender los mecanismos que determinan o están implicados en algún grado tanto en la estructura de ensamblajes de hospederos como en la prevalencia de virus zoonóticos en ambientes antropizados. Sin embargo, los efectos independientes de la fragmentación y pérdida del hábitat sobre la prevalencia de enfermedades infecciosas y hospederos en México han sido poco explorados. (Brearley et al., 2012; Suzán et al., 2015).

En paisajes antropizados, los mecanismos que influyen en la transmisión, emergencia y prevalencia de enfermedades infecciosas pueden ser variables, sin embargo, se ha propuesto que la pérdida de diversidad, pérdida de hábitat y fragmentación del paisaje son algunos de los principales factores (Suzán et al., 2009; Morante-Filho et al., 2016).

Entre algunos de estos mecanismos se pueden mencionar: el aumento en la tasa de contacto inter e intraespecies por el aumento en la densidad poblacional de hospederos y vectores ya sea por la reducción de hábitat o aumento del rango de desplazamiento, incluso un aumento en la respuesta del stress fisiológico y reducción de la respuesta inmune, entre otros (Suzán et al., 2009; Keesing et al., 2010; Martín et al. 2010; Brearley et al., 2013; Wilkinson et al., 2018).

El estudio de la diversidad tanto de hospederos como de patógenos en países tropicales es de suma importancia ya que en la década pasada (2000-2012) se estimó que la pérdida anual de bosques es en promedio 2.101 km² por año a nivel mundial. En el sureste de México y Centroamérica la cubierta forestal pasó de 2,62 millones de hectáreas a 1,63 millones de hectáreas entre 1991 a 2016 (Aguirre y Sukumar, 2016; FAO,2020).

3.-Antecedentes

3.1 Cambios en la estructura del paisaje: Alteración de la biodiversidad y la emergencia de enfermedades infecciosas.

A pesar de los diversos mecanismos que promueven el origen y transmisión de enfermedades infecciosas, se sabe que, para evitar estos procesos una de las principales acciones es conservar la biodiversidad ante la fragmentación y pérdida de hábitat. Por esta razón el análisis de la diversidad en sus diferentes componentes podría ser una herramienta muy importante para evaluar el efecto que tienen los cambios en la estructura del paisaje sobre las especies hospederas, y prevalencia de enfermedades. (Fahrig et al., 2011; Fahrig, 2003; McCallum y Dobson, 2002; Brearley et al. 2013; Aguirre y Sukumar 2016).

Se ha propuesto que el proceso de fragmentación del paisaje posee tres etapas que una vez iniciadas son continuas en el tiempo y espacio. La primera implica la reducción del tamaño de los fragmentos, la segunda el aumento de la distancia entre los fragmentos, y la tercera el aumento del efecto borde sobre las especies (supervivencia o muerte de individuos) (Fahrig, 2003).

Una de las maneras indirectas de evaluar la supervivencia es analizando la abundancia de especies, esta métrica en particular resulta ser una de las métricas más importantes en la ecología de enfermedades. Los cambios en la abundancia pueden deberse principalmente a

cambios en la disponibilidad de recursos, aumento de la supervivencia de especies generalistas y a su vez disminución de las especialistas, mayor o menor facilidad dispersión, etc. (Okanga et al 2013; Carrara et al 2019; Gibb et al., 2020).

Se sabe también que tanto la riqueza y abundancia de hospederos de algunas enfermedades disminuyen o aumentan en función de las zonas urbanas. Además, en algunos casos el aumento de la diversidad implica una fuente de nuevos patógenos (Schmidt y Ostfeld, 2001; Keesing et al., 2010; Gibb et al., 2020).

Aunque la transmisión de patógenos no siempre depende de la densidad del hospedero (densodependiente), la reducción de la diversidad puede aumentar la transmisión de enfermedades cuando las especies que sobreviven son hospederas y desaparecen las que no son hospederas, por ejemplo los hospederos de los patógenos que causan enfermedades como el Virus del Oeste del Nilo, el Síndrome pulmonar por Hantavirus y la Bartonelosis, los cuales se ha observado que aumentan en abundancia a medida que se pierde la diversidad (Kosoy et al. 1997; Allan et al. 2009; Suzán et al. 2009; Keesing et al., 2010).

Cabe destacar que el concepto de diversidad puede ser analizado desde múltiples aproximaciones (e.g. taxonómica, funcional y filogenética) (Salgado-Negret et al., 2015).

Por su parte Whittaker (1960) propuso una división de la diversidad en componentes para el análisis en diferentes escalas. Al número total de especies de una región lo denominó diversidad gamma, el cual es resultado de la combinación de la diversidad alfa (el número de especies en el conjunto de las localidades estudiadas) y la diversidad beta (diferencia en la composición de especies entre estas localidades) y esta división puede ser aplicada en las diferentes aproximaciones de análisis de la diversidad (Whittaker, 1960).

Intrínsecamente la diversidad taxonómica tiene un papel principal en los mecanismos de la emergencia y transmisión de enfermedades, sin embargo, existen otros factores que podrían determinar estos procesos en las especies, tal es el caso de la diversidad funcional y filogenética (Violle et al., 2007; Nieto-Rabiela et al. 2018).

Desde la perspectiva de la diversidad funcional, se sabe que los atributos funcionales son características fisiológicas medidas a nivel individual que no solo inciden en el éxito biológico, sino que también muestran interacciones con el ambiente ya sea al responder a cambios en el ambiente (rasgos respuesta) y/o reflejar el impacto sobre alguna propiedad de

la comunidad o procesos ecosistémicos (rasgos efecto) a través de sus relaciones con el crecimiento, reclutamiento y mortalidad de los individuos (Lavorel y Garnier 2002; Violle et al., 2007; Luck et al., 2012).

Ya que es probable que la dinámica de transmisión sea el proceso más importante para determinar el impacto de un patógeno en una población de hospederos, es muy importante considerar la respuesta del hospedero pues podría determinar la prevalencia de la enfermedad. Puesto que, lo que determina que un hospedero sea resistente a la pérdida de diversidad también puede hacerlo susceptible a la infección y transmisión de patógenos, esto se ha analizado a través de los rasgos funcionales (Keesing et al., 2010; Brearley et al., 2012).

Por ejemplo, se ha propuesto que la diversidad de hospederos podría estar determinada por rasgos funcionales. La resiliencia de las especies hospederas frente a las perturbaciones en el hábitat, se comprueba por el aumento en su abundancia (relacionado con un ritmo de vida más rápido) (Keesing et al., 2010; Wang et al., 2019; Ramírez- Mejía et al., 2020).

Algunos de los rasgos funcionales que se han utilizado como indicadores de la respuesta a los efectos que tiene la fragmentación del paisaje son el sexo, masa corporal, edad, gremio trófico, área de distribución y ámbito hogareño (Estrada et al., 1993; Farneda et al., 2015; Rocha et al., 2017a; Rocha et al., 2017b).

La diversidad funcional y la diversidad filogenética han sido evaluadas de manera conjunta para entender el ensamble y respuesta de algunas comunidades frente a fragmentación y pérdida de hábitat. Por ejemplo, en una comunidad de escarabajos se observó que: las especies raras tienen más probabilidades de disminuir que las especies abundantes, que el tamaño corporal no se tuvo una relación con la respuesta a la fragmentación, entre las especies que disminuyeron, fueron los depredadores (Davies et al. 2010).

La filogenia también influye en la composición de los ensambles de especies, y al respecto se ha propuesto la hipótesis de que los valores de diversidad filogenética de aves serán menores comparados con la diversidad taxonómica en fragmentos de hábitat grandes e interconectados, debido a que esta última es más sensible pero solo si se alcanzan ciertos umbrales de métricas de fragmentación (Belcik et al., 2020).

Aunado a lo anterior, se ha mostrado que podrían existir restricciones filogenéticas en el proceso de infección y mantenimiento interespecie de variantes de rabia en murciélagos de

Norteamérica (Streicker et al. 2010). También se ha mostrado que los mamíferos estrechamente relacionados filogenéticamente con los humanos tienen más probabilidades de ser reservorios zoonóticos (Olival et al. 2017).

Por lo tanto, los rasgos funcionales y la filogenia de las especies hospedadoras pueden ser muy importantes para la dinámica de emergencia y transmisión de patógenos. Por lo que, evaluar la respuesta de los ensamblajes de hospedadores y el análisis de la biodiversidad en estas tres diferentes aproximaciones (taxonómico, funcional y filogenético) son importantes para la comprensión de los patrones de emergencia de enfermedades ante el cambio de la estructura de los paisajes (Hayman et al., 2016; Milholland et al., 2018; Belcik et al. 2020).

3.2 Pérdida y fragmentación del hábitat: Emergencia de enfermedades infecciosas.

Desde hace siglos las actividades humanas han implicado la disminución y fragmentación de hábitat disponible. Estas actividades pueden aumentar la exposición de las personas a nuevos agentes infecciosos y a su vez el aumento de una posible propagación (Patz et al., 2000; Keesing et al., 2010; Aguirre y Sukumar, 2017; Wilkinson et al, 2018).

Los asentamientos humanos derivan en el aumento en la demanda de alimentos y por lo tanto en el cambio de uso de suelo, esto tiene un impacto en la estructura de las comunidades, por ejemplo, las especies generalistas tienden a modificar su rango de distribución a nuevos hábitats dando pie a la proliferación de patógenos y hospedadores (Patz et al., 2000).

A partir de estos sucesos se han observado diferentes escenarios en donde los animales domésticos y especies silvestres coexisten, dando pie a una posible transmisión de enfermedades zoonóticas entre sí (Chaves et al. 2021), de tal manera que la transformación del paisaje y la pérdida de hábitat están derivando en interfaces en donde ocurren sucesos de transmisión de enfermedades (Gibb et al., 2020).

Específicamente se ha encontrado a través de modelos de predicción que los bordes de fragmentos de hábitats forestales en zonas tropicales son las zonas en donde se asume que ocurre el contacto patógeno – hospedero (Wilkinson et al, 2018) y que el mayor riesgo de dispersión de patógenos ocurre en niveles intermedios de pérdida de hábitat, mientras que

las epidemias más grandes, aunque raras se deben principalmente a cambios extremos en la estructura de los paisajes (Faust et al., 2018).

Otra evidencia de estos efectos se ha observado en la influencia de los bordes de humedales sudafricanos y la conectividad de áreas urbanas y agrícolas tienen un efecto negativo en las aves al disminuir la riqueza y abundancia, además de que aumenta la prevalencia de malaria, siendo mayor en paisajes agrícolas que en zonas urbanas (Okanga et al., 2013).

Se ha observado también que la prevalencia del Virus de Distemper Canino (CDV) en el zorro rojo (*Vulpes vulpes*) en zonas urbanas disminuyó en un 66% en función del aumento de la urbanización, por el contrario, áreas naturales menos perturbadas se identificaron como de alto riesgo para la transmisión del CDV (Gras et al., 2018).

Aunque los mecanismos y efectos de la transmisión y emergencia de enfermedades infecciosas son variables se ha demostrado que en su mayoría (60,3 %) son de origen zoonótico y provienen de animales silvestres (71,8 %) y probablemente se deben a interacciones inter o intraespecíficas (Jones et al., 2013; Rulli et al., 2017; Wilkinson et al., 2018).

Por otro lado, la fragmentación del hábitat también altera las redes alimenticias de las especies hospedadoras, por ejemplo, los organismos en niveles tróficos más altos existen en densidades bajas cuando estas desaparecen después de la fragmentación o disminución del hábitat, sus presas también tienden a disminuir, por lo que resulta en la extinción local de las especies depredadoras y posteriormente un aumento en la densidad de presas que podrían ser hospedadoras de algún patógeno (Patz et al., 2000).

Estos cambios en el ensamblaje de especies debido a la transformación del paisaje se han analizado desde perspectivas multiescalares, espaciales y temporales. Por ejemplo, a través de la eliminación selectiva experimental de diferentes especies de roedores la seroprevalencia de Hantavirus aumenta en los bordes de paisajes perturbados a diferencia de zonas conservadas, esto sugiere que la diversidad podría reducir las tasas de encuentro entre especies hospedadoras infectadas y susceptibles (Suzán et al., 2009).

Además, también se ha documentado que la prevalencia de Hantavirus aumenta debido a la reducción del área del parche por la fragmentación del hábitat y está asociada con el

aumento de la abundancia de hospederos al virus y una disminución de la riqueza de los mamíferos no hospederos (Rubio et al, 2014).

Este mismo efecto de la fragmentación de hábitat en la reducción de la diversidad de especies de mamíferos en fragmentos pequeños se observó en los bosques de Estados Unidos de América, lo que ocasionó un aumento en la densidad de población de ratones de patas blancas (*Peromyscus leucopus*), huésped natural de la bacteria *Borrelia burgdorferi*, principal causante de la enfermedad de Lyme (Allan et al, 2003).

Por otra parte, un estudio realizado en Brasil, se observó que el aumento de la prevalencia de *Trypanosoma cruzi* en fragmentos inmersos en matrices ganaderas y agrícolas en comparación con un Parque Nacional, se correlacionó positivamente con la pérdida de la diversidad local de pequeños mamíferos (Vaz et al., 2007).

En contraste con estos estudios, en algunos países de Europa se realizó un estudio con *Turdus merula* para determinar la prevalencia de paludismo y garrapatas, y se observó que había una disminución en la prevalencia en la mayoría de las zonas urbanas (Evans et al., 2009).

Anteriormente, en Estados Unidos de América, se determinó que la prevalencia de infección por el Virus del Oeste del Nilo analizada tanto en los vectores (mosquitos del género *Culex* spp.) como en los múltiples hospederos (principalmente aves), disminuyó con el reemplazo de los humedales por cobertura terrestre. Por lo que, los efectos de la cobertura terrestre sobre la distribución de enfermedades están mediados por procesos complejos a nivel de la comunidad, independientemente de la abundancia de los vectores u hospederos (Ezenwa et al., 2007).

Estos ejemplos de cambios en el ensamblaje, distribución y comportamiento de hospederos y vectores debido a transformación del paisaje han sido documentados como los mecanismos más comunes que impulsan la transmisión y origen de enfermedades infecciosas (Gottdenker et al., 2014).

Como se ha descrito los efectos de los cambios en la estructura del paisaje sobre las especies, transmisión y prevalencia de enfermedades pueden ser variables, incluso contradictorios, sin embargo, entender los mecanismos y factores determinantes, permitirán disminuir la incertidumbre con respecto a la dirección y magnitud de las alteraciones antropogénicas en el paisaje (Baldomenico y Begon, 2010; Gottdenker et al., 2014).

3.3. Importancia de los murciélagos y virus de la rabia como modelos de estudio: Respuesta del ensamblaje de quirópteros a los cambios en el paisaje.

Los murciélagos son el segundo orden de mamíferos (Chiróptera) más diverso del mundo, consta de más de 1000 especies que se distribuyen en casi todo el mundo y alrededor de 130 especies habitan en México, ocupando el quinto lugar mundial en diversidad. Su larga historia evolutiva que se remonta desde hace aproximadamente 50 millones de años, explica en términos evolutivos la gran diversidad y la capacidad de vuelo, única en los mamíferos (Medellín et al. 2008).

De hecho, la capacidad de volar les ha permitido dispersarse por todos los continentes (excepto la Antártida), ocupar diferentes ambientes y por lo tanto diversificar sus hábitos de alimentación. En México habitan murciélagos que se alimentan de frutos, néctar, insectos, peces (y otros animales) y tres especies que se alimentan de sangre de otros vertebrados. Por esta razón su presencia es importante en la regulación de la estructura y función de los ecosistemas, ya que regulan las poblaciones de insectos, son polinizadores y dispersores de semillas (Estrada et al., 1993, Medellín et al. 2008).

Además, ante los cambios en el hábitat la capacidad de volar les ha permitido adaptarse y habitar en diferentes tipos de coberturas en un paisaje transformado por actividades humanas (Heer et al., 2015; Arroyo-Rodríguez et al., 2016).

Otro aspecto importante de resaltar en este grupo de mamíferos es que están asociados con una gran diversidad de virus (Calisher et al., 2006; Abundes-Gallegos et al., 2018), por ejemplo, Lyssavirus, Hantavirus, Flavivirus, Hepacivirus, Dengue, además han sido asociados como reservorios naturales de Henipavirus, Coronavirus y Ébola (Hayman et al., 2012; Moratelli y Calisher, 2015; Han et al. 2015; Ranjan et al., 2016;).

En este sentido la larga historia evolutiva de los murciélagos ha permitido que una gran diversidad de virus coevolucionen y sean reservorios naturales de patógenos como Henipavirus, Coronavirus y Ébola (Hayman et al., 2012; Moratelli y Calisher, 2015; Han et al. 2015; Ranjan et al., 2016;) y que existan barreras filogenéticas que determinan las tasas de transmisión viral entre especies de murciélagos (Streicker et al., 2010).

También se ha destacado que los cambios en la composición de las comunidades de virus en murciélagos a través de gradientes antropogénicos mostraron una fuerte dependencia del recambio filogenético de hospederos (Rico-Chávez et al., 2015).

Uno de los factores indirectos pero determinantes que evolutivamente permitieron a los murciélagos desarrollar estos mecanismos de coevolución y ser hospederos de una amplia gama de virus, es la capacidad de volar, ya que, al desarrollar huesos huecos para reducir su masa corporal, no tienen médula ósea para producir células B, esta característica inmunológica podría ser esencial para que no desarrollen una enfermedad aparente ante estos patógenos (Dobson, 2005).

Aunado a esto, los rasgos funcionales y características ecológicas como el sexo, masa corporal, longevidad, ámbito hogareño, gremio trófico, Familia, área de distribución, se han utilizado como indicadores respuesta a los efectos que tiene la fragmentación del paisaje en los ensamblajes de murciélagos y su capacidad de adaptación (Rocha et al., 2017a; Rocha et al., 2017b; Farneda et al., 2015).

Por si fuera poco, dentro de los patógenos compartidos con humanos en hospederos silvestres, especialmente los murciélagos comprenden la mayor proporción de especies (18 a 72%) y abundancia total (21%) en ecosistemas secundarios, agrícolas y urbanos (Gibb et al., 2020).

Además, dentro de la mayoría de los órdenes, las especies no hospederas tienden a disminuir con mayor frecuencia en respuesta a la alteración del hábitat en comparación con las hospederas, este proceso se ha observado particularmente en murciélagos ya que pueden disminuir hasta en un 43 %, por lo que se resalta la importancia global de este taxón como hospederos zoonóticos (Gibb et al., 2020).

Estas variaciones en la estructura de los ensamblajes de murciélagos tanto de hospederos como de no hospederos en diferentes ambientes, puede ser reflejo y consecuencia de los cambios en la estructura del paisaje y al mismo tiempo determinar como consecuencia la prevalencia de enfermedades (Captivo et al., 2014; Rico-Chávez et al., 2015).

Esta capacidad de adaptación de los murciélagos a ambientes antropizados aumentan la probabilidad de contacto y transmisión de patógenos a humanos directamente o a través de hospederos intermedios (Han et al., 2015). Por ejemplo, en granjas porcinas cerca del bosque tropical en el norte de Malasia, el virus Nipah pasó por primera vez del murciélago *Pteropus* spp. a cerdos y de allí a criadores de cerdos (Chua et al., 1999).

De tal manera que el estudio de los murciélagos desde diferentes aproximaciones de la diversidad (taxonómica, funcional y filogenética) para describir los ensamblajes de especies puede ser de utilidad para evaluar los efectos de la fragmentación del paisaje, y la integración de un enfoque paisajístico y ecológico a diferentes escalas espaciales, pueden ser herramientas indispensables para comprender los patrones de aparición y transmisión de enfermedades infecciosas que están relacionadas con la ecología de sus hospederos, como es el caso del virus de la rabia (Suzán et al. 2012; García- Morales et al., 2013; García- Morales et al., 2016)

Referente a la rabia en los murciélagos se sabe que está estrechamente relacionada con la ecología y filogenia de sus hospederos, por ejemplo, las estrategias de alimentación (murciélagos hematófagos), migración o comportamiento social, por ejemplo en murciélagos con hibernaciones prolongadas como *Eptesicus fuscus*, el virus se mantiene en su sistema hasta que los murciélagos entran de nuevo en actividad terminando el invierno evitando la desaparición epizootica del virus (Nadin-Davis et al., 2001; Constantine et al., 2009; Streicker et al.2010; George et al., 2011).

En esta misma especie de murciélago insectívoro, se han encontrado anticuerpos neutralizantes del virus de la rabia, lo que demuestra que algunos individuos pueden ser inmunes contra este virus (Trimarchi y Debbie, 1977).

Como complemento a estas evidencias de la respuesta de los murciélagos a los cambios en el paisaje y su importancia en la transmisión y mantenimiento de la rabia, la implementación de técnicas como la serología permite determinar la prevalencia y su relación con factores ecológicos como la filogenia. Por ejemplo, la diversidad beta filogenética y la seroprevalencia de rabia en murciélagos en un gradiente de perturbación, muestran una relación positiva, ya que el 54% de la variación de la seroprevalencia es explicada por dicha diversidad (Rico- Chávez et al., 2015).

Además de ha demostrado que existe una diferencia en la seroprevalencia de anticuerpos neutralizantes del virus de la rabia en *Eptesicus fuscus* entre hembras y machos, edades y temporalidad de muestreo del estudio (O'Shea et al. 2014; Rico- Chávez et al., 2015).

En relación al impacto de la rabia en México y la transmisión por murciélagos, se sabe que el murciélago *Desmodus rotundus* es el principal transmisor de la rabia paralítica. Se han realizado estudios que demuestran que la mayor parte del territorio mexicano es idóneo para la distribución de este murciélago y específicamente en el sureste de México su distribución puede cambiar debido al cambio climático (Lee et al., 2012; Zarza- Villanueva et. al., 2017).

En México, 25 estados se encuentran vigilancia epidemiológica permanente por autoridades mexicanas, que abarcan desde el norte del país en Sonora hasta el estado de Chiapas, y desde el sur de Tamaulipas hasta la península de Yucatán. Esta parte del territorio es considerada la zona endémica de rabia paralítica bovina, y está definida por los casos positivos a rabia, condiciones ambientales y presencia del murciélago *Desmodus rotundus* (SENASICA, 2021).

Sin embargo, la transmisión del virus de la rabia y variantes antigénicas de dicho virus no se restringen al murciélago hematófago. La transmisión del virus inter-especie en el ciclo silvestre en México es principalmente por especies como *Desmodus rotundus*, *Artibeus jamaicensis*, y *Tadarida brasiliensis*. Las variantes antigénicas 11, 3, 8 y 9 se han asociado mayormente por estudios moleculares y evolutivos a estas especies, y tales variantes se han encontrado circulando en especies domésticas y reportes de rabia en humanos (De Mattos et al., 1999).

Otro estudio en México demostró que en tres coatís (*Nasua narica*) se originó una nueva variante rábica a partir de la variante 9 asociada a *Tadarida brasiliensis*, ésta variante mostró un 99,7 % de similitud con otra variante aislada anteriormente en una zona geográfica distinta (Oaxaca, México) y fue causante de infecciones humanas (Aréchiga- Ceballos et al., 2010).

Éstas interacciones inter e intra-específicas muestra que especies de murciélagos no hematófagas también tienen un papel crucial en el origen, mantenimiento y transmisión de la rabia en México.

Es conveniente destacar la importancia del estudio y la búsqueda de patrones que puedan proporcionar información sobre los mecanismos y dinámicas a nivel de ensamblajes de murciélagos que surgen en ambientes perturbados de la prevalencia de rabia.

Abordar el estudio de la prevalencia de rabia en el sureste de México desde aproximaciones ecológicas y paisajísticas a diferentes escalas de manera integral nos permitirá proponer estrategias para futuras investigaciones en relación con la ecología de la rabia y sus hospederos, así como para la conservación y manejo de estas comunidades ante el cambio y transformación constante de los ecosistemas.

4.-Objetivo general

Analizar la relación de la estructura del paisaje con la diversidad taxonómica, funcional y filogenética de los ensamblajes de murciélagos hospederos y no hospederos de rabia, así como con la seroprevalencia de rabia a diferentes escalas espaciales en los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán.

4.1 Objetivos particulares

- Determinar la diversidad taxonómica, funcional y filogenética, así como la equitatividad funcional y taxonómica del ensamblaje de murciélagos hospederos y no hospederos del virus de rabia en los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán.
- Determinar índices de composición y configuración del paisaje, así como la relación de estos índices con la estructura de los ensamblajes de murciélagos hospederos y no hospederos a diferentes escalas espaciales en paisajes antropizados de los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán.
- Determinar la seroprevalencia de rabia en los murciélagos de los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán y la relación de la prevalencia de rabia con la estructura del ensamble de murciélagos y con la estructura del paisaje.

5.-Hipótesis

La estructura y características del paisaje determinarán la estructura de los ensamblajes de murciélagos y por lo tanto la prevalencia de rabia.

6.-Metodología

6.1. Área de estudio y procesamiento de imágenes.

El presente estudio se llevó a cabo en tres estados del sureste de México, específicamente en los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán durante dos años consecutivos en dos temporadas diferentes (**Figura 1**). Esta zona presenta una alta diversidad de murciélagos, y altas tasas de deforestación y cambio de uso de suelo. Se seleccionaron 14 sitios distribuidos en los tres diferentes estados, todos separados por al menos 2 km de distancia entre ellos, asumiendo que los datos del muestreo son estadísticamente independientes.

El área de estudio se caracteriza por tener paisajes fragmentados en diferentes etapas de perturbación, con predominio de actividades agrícolas y ganaderas (pastizales inducidos), acahuales, y en menor medida bosque primario continuo. La vegetación distintiva es bosque tropical perennifolio, bosque tropical subcaducifolio; y bosque tropical caducifolio (Rzedowski; 2006).

Se utilizaron imágenes del satélite Sentinel 2 en la plataforma de libre acceso Copernicus Hub, (enero de 2016 a diciembre de 2017), las cuales tienen una resolución de 10-20 metros por pixel, lo que permitió hacer una clasificación supervisada de 7 Clases en cada uno de los sitios de muestreo (Urbano, cuerpos de agua dulce, pastizales inducidos, vegetación natural, agricultura, suelo desprovisto de vegetación) la clasificación se realizó con el software libre QGis 3.8 (SIG) y el complemento *LecoS* (Landscape Ecology Statistics).

A través de este complemento se obtuvieron los índices de las variables predictivas (cobertura de asentamientos humanos, cobertura de manejo agrícola, cobertura forestal, cobertura de pastizales, grado de fragmentación y densidad de borde).

Con ayuda del software se determinaron seis buffers o áreas de amortiguamiento a partir del centroide de cada sitio de muestreo. Cada buffer delimitaba una unidad paisajística diferente de 1, 2, 4, 6, 8 y 10 km de radio respectivamente alrededor de cada sitio (García Morales et al. 2016; Neuweiler, 2000) (**Figura 2**) (Ver detalles en material complementario).

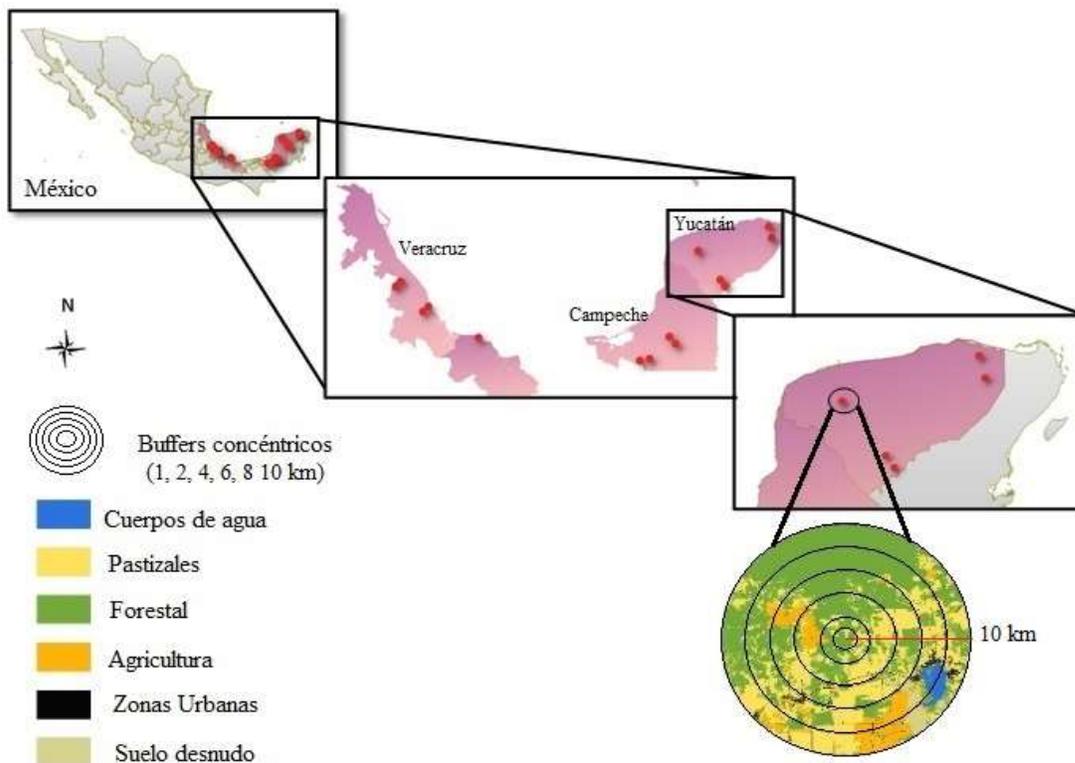


Figura 1.- Localización geográfica de los sitios de muestreo y las clases generadas en la clasificación supervisada que muestran los diferentes mosaicos en las escalas de paisaje (Buffers concéntricos).

La escala más pequeña determinada en este estudio (1 km) se delimitó en función del ámbito hogareño de algunas especies de murciélagos más pequeñas y medianas. Especies del género *Glossophaga* y *Sturnira* (50 y 1.400 m (media = 636 ± 511 m)) (Lemke 1984; Fenton et al., 2000). Se delimitó una escala de 10 km para evaluar el efecto sobre el ensamblaje de murciélagos a partir de otros estudios realizados en donde la escala máxima analizada son 5 km (Gorresen y Willig., 2005).

En la evaluación de la estructura del paisaje se determinó el porcentaje de cobertura forestal como medida de pérdida de hábitat a escala paisajística (10 km) en cada sitio de muestreo. Las unidades de paisaje, representan un gradiente de pérdida de vegetación alrededor de cada sitio (**Cuadro 7**) (Ver detalles en material suplementario).

En cada sitio se colocaron 10 redes de niebla durante 3 noches consecutivas, y permanecían abiertas durante cinco horas después del atardecer, las redes se separaron al menos 50 metros entre sí. Para medir el esfuerzo de muestreo, se consideró la operación una red de 12 x 2.5m como 1 hora-red (Ralph et al., 1996).

Los individuos capturados se identificaron por especie (Medellín y Arita, et al., 2008) y se registraron medidas morfométricas como sexo, estado reproductivo, peso y largo de antebrazo siguiendo las metodologías propuestas por Kunz (1988) y Jones et al (1996). Se colectó una muestra de sangre de la vena braquial en papel Nobuto® (Bevins et al., 2016), una vez procesados se liberaron a los individuos.

6.2. Análisis de muestras y determinación de hospederos susceptibles.

Las muestras de sangre obtenidas en Nobutos, fueron reconstituidas en 200 µL de Buffer de Salina Fosfatos (PBS) para su posterior detección de anticuerpos contra rabia por medio de la prueba ELISA *Eli-Rab*®, la cual reporta una sensibilidad y especificidad determinada por Chi-cuadrada de 90% y 93% respectivamente. Los análisis se llevaron a cabo en el Centro Nacional de Microbiología Veterinaria del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), en la Ciudad de México.

Las especies que se consideraron como hospederos susceptibles a rabia son aquellas que han sido reportadas en México como positivas a través de diagnóstico molecular o seroprevalencia (Velasco-Villa et al., 2006; Rico-Chávez, 2015).

6.3. Análisis de datos.

Se evaluó la completitud del muestreo por sitio a través de la construcción de curvas de acumulación y la extrapolación de estas con ayuda de paquetería ‘iNEXT’ (interpolation and extrapolation of Hill number) (Hsieh y Chao, 2019). La cobertura por sitio de muestreo superó el 90% de la riqueza esperada (**Cuadro 1**) (Material suplementario).

Para el análisis de la estructura del ensamble de murciélagos se consideraron como variables respuesta la abundancia, factor de equitatividad, diversidad taxonómica, funcional y filogenética, así como equitatividad funcional y diversidad beta taxonómica (Baselga, 2010).

El índice de equitatividad fue estimado utilizando el factor de equitatividad propuesto por Jost (2010): $EF = EF = 2D/0D$. Cuando la comunidad tiene valor de 1 es completamente equitativa, y se aproxima a 0 a medida que la comunidad es más inequitativa y se interpreta como proporción de especies dominantes dentro de una comunidad (Jost, 2010).

Particularmente para los análisis de diversidad taxonómica se utilizaron medidas de diversidad verdadera a través de los números de Hill, los cuales incluyen diversidad de orden 0 (0Q, riqueza de especies), orden 1 (1Q, exponencial de la entropía de Shannon y orden 2 (2Q, inverso de Simpson) (Jost, 2006).

Estos análisis fueron obtenidos por medio de la paquetería HillR (Li, 2019). Para la diversidad funcional se utilizaron rasgos funcionales de tipo respuesta (Códova-Tapia y Zambrano, 2015) estrategia de forrajeo (Dosel, follaje, sotobosque), hábitat de forrajeo (Zonas densas, abiertas), vulnerabilidad, gremio trófico, antebrazo y peso. Se calculó por medio de la paquetería FD (Laliberté y Shipley, 2015).

La diversidad filogenética se obtuvo por medio de la construcción de un árbol filogenético extraído del árbol de mamíferos de Bininda-Emonds et al. (2007). Este análisis se realizó con la paquetería Picante (Kembel et al., 2010) (Tabla 2) (Material suplementario).

Por último, se calculó la diversidad beta taxonómica a nivel estatal y regional a través de la paquetería HillR, además de un análisis complementario con ayuda de la librería betapart (Baselga & Orme, 2013) en el cual se obtienen dos componentes a través de la partición del índice de Sorensen, este análisis proporciona un valor de recambio (BSim) y uno de anidamiento (BSne) de especies (Baselga, 2010). Se construyeron matrices de distancia (diversidad beta taxonómica) con el mismo supuesto anterior de la partición del índice de Sorensen.

Este análisis proporciona tres matrices de disimilitud por pares entre sitios muestreados (i) recambio, (ii) anidamiento y (iii) disimilitud total (es decir, la suma de ambos componentes). Y, por otro lado, se calculó una matriz de distancia utilizando los valores de distancia de las métricas del paisaje (variables predictivas) y se construyeron dendrogramas para la visualización de los valores (**Figura 3**) (Material suplementario). Con estas matrices se realizaron pruebas Mantel (diversidad beta taxonómica ~ Variables predictivas), el cual hace una correlación a través de permutaciones aleatorias.

Para la determinación de prevalencia por sitio de muestreo se utilizó la paquetería “Prevalence” la cual hace una estimación bayesiana de la prevalencia real a partir de la prevalencia aparente obtenida mediante pruebas individuales de las muestras.

6.3.1. Correlación de la estructura del paisaje con la estructura del ensamblaje de murciélagos y prevalencia de rabia.

En la implementación de modelos de inferencia múltiple se realizó una prueba entre las variables predictivas para evitar errores de multicolinealidad en los modelos de correlación múltiple. Se calcularon los valores del factor de inflación de la varianza (VIF). Valores de $VIF > 4$ indican que existe una posible colinealidad entre variables, mientras que valores de $VIF > 10$ indican una colinealidad severa (Neter et al., 1990; Chatterjee et al., 2000).

Las variables explicativas que se utilizaron para el modelo fueron: 1) Porcentaje de cobertura de asentamientos humanos, 2) Porcentaje de manejo agrícola, 3) Porcentaje de cobertura forestal, 4) Porcentaje de cobertura de pastizales, 5) grado de fragmentación y 6) densidad de borde. Cabe destacar que las variables de manejo agrícola y densidad de borde presentaron una alta colinealidad en todos los modelos por lo cual se decidió excluirlas del análisis.

El grado de fragmentación del paisaje se calculó a partir del número de parches de cobertura forestal entre el total del área (Ha) de cada unidad paisajística. Y los porcentajes de cada cobertura se calcularon a partir del total del área (m²) de cada unidad paisajística y el área total de cada tipo de cobertura.

Para la evaluación se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) y el método modelos de inferencia múltiple (multimodel averaging approach; Burnham y Anderson, 2002). Para las variables de respuesta tipo conteo se fijó un error tipo Poisson, y para las variables restantes un error tipo Gaussian.

El método utiliza el Criterio de Información Akaike (AIC) para calcular la plausibilidad de cada uno de los modelos posibles (a partir de todas las combinaciones de variables, probabilidad que tiene cada modelo de ser el mejor modelo explicativo para cada variable de respuesta) e identifica la importancia relativa de cada predictor en cada escala espacial. Se seleccionan los modelos que la sumatoria $\sum Akaike Wi \geq 0.95$ (confianza del 95% de que el set de modelos seleccionados incluye el “mejor modelo” que explica cada variable de respuesta y para la selección del mejor modelo, se consideró una $\Delta AICc < 2$. Diferencias en AIC menores a dos (i.e. $\Delta(q)AICc < 2$) indican que ambos modelos son igualmente plausibles (Burnham y Anderson, 2002; Grey et al., 2008). Por lo que se identificaron todos los modelos con $\Delta(q)AICc < 2$.

Para conocer los efectos de las variables predictivas sobre las variables respuesta se calculó el promedio de sus estimadores en todos los modelos y su varianza incondicional, además de la dirección de la asociación (positiva o negativa) de tal manera que se generó un grupo de modelos plausibles que explican cada variable de respuesta (Burnham y Anderson, 2002; Whittingham et al., 2005).

Para validar estos modelos se calculó la bondad de ajuste del modelo completo (i.e. aquel que incluye todas las variables explicativas) comparado con el modelo nulo (i.e. aquel que incluye sólo el intercepto). Para ello se calculó la devianza explicada por el modelo completo en comparación con el modelo nulo (Crawley, 2007).

Todos los análisis de correlación fueron realizados con las paqueterías MASS, rJava, nnet, carData, Car, qcc, leaps, glmulti, AICcmodavg, aod, pscl, splines, survival, lattice, Matrix, lme4.

Se analizó la relación de la prevalencia de rabia, la estructura de la comunidad de murciélagos (diversidad taxonómica, funcional y filogenética, rasgos funcionales, riqueza y abundancia de la comunidad) como variables respuesta, con la estructura del paisaje (variables explicativas).

Y además se analizó la prevalencia de rabia como variable respuesta con la estructura de la comunidad de murciélagos (variables explicativas).

Todos los análisis de datos fueron realizados en el software libre R (R Core Team, 2020).

7.-Resultados.

7.1. Estructura del ensamble de murciélagos

En este estudio se capturaron 1744 individuos, los cuales pertenecen a 3 familias diferentes y representaron a 27 especies. La familia dominante fue Phyllostomidae (24 especies), seguida de Mormoopidae (3 especies) y Natalidae (1 especie). En términos regionales (Veracruz, Campeche y Yucatán) las dos especies más abundantes fueron *Artibeus jamaicensis* y *Artibeus lituratus*, las cuales representaron el 39 % y 17 % respectivamente del total de individuos capturados, seguidas de las dos especies registradas en la región del género *Sturnira* (*Sturnira parvidens* y *Sturnira hondurensis*) (Subfamilia Stenodermatinae) **(Cuadro 2)**.

Cuadro 2.- Especies registradas, número de individuos por especie y proporción de especies hospederas susceptibles a rabia. ECM (Ensamble completo de murciélagos) HOPS (Especies hospederas susceptibles).

Familia	Subfamilia	Especie	No. Ind.	% ECM	% HOSP
Phyllostomidae		<i>Artibeus jamaicensis</i>	690	39	39
Phyllostomidae		<i>Artibeus lituratus</i>	310	17	17
Phyllostomidae		<i>Artibeus phaeotis</i>	74	4	4
Phyllostomidae		<i>Artibeus toltecus</i>	4	0.2	0
Phyllostomidae		<i>Artibeus watsoni</i>	7	0.4	0
Phyllostomidae	Carollinae	<i>Carollia perspicillata</i>	82	4.7	0
Phyllostomidae	Carollinae	<i>Carollia sowelli</i>	30	1.7	1.7
Phyllostomidae		<i>Centurio senex</i>	16	0.9	0
Phyllostomidae		<i>Chiroderma salvini</i>	7	0.4	0
Phyllostomidae		<i>Chiroderma villosum</i>	1	0.06	0
Phyllostomidae		<i>Chrotopterus auritus</i>	2	0.1	0
Phyllostomidae	Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	57	3.2	3.2
Phyllostomidae	Desmodontinae	<i>Diphylla ecaudata</i>	1	0.06	0.05
Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Glossophaga commissarisi</i>	17	0.9	0.9
Phyllostomidae		<i>Glossophaga soricina</i>	90	5.1	5.1
Phyllostomidae		<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	2	0.1	0
Phyllostomidae		<i>Lophostoma evotis</i>	1	0.06	0
Phyllostomidae		<i>Micronycteris microtis</i>	1	0.06	0
Mormoopidae		<i>Mormoops megalophylla</i>	5	0.2	0
Natalidae.		<i>Natalus stramineus</i>	1	0.06	0
Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Phyllostomus discolor</i>	32	1.8	0
Phyllostomidae		<i>Platyrrhinus helleri</i>	8	0.4	0
Mormoopidae		<i>Pteronotus davyi</i>	2	0.1	0
Mormoopidae		<i>Pteronotus parnelli</i>	7	0.4	0.4
Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira hondurensis</i>	133	7.6	7.6
Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira parvidens</i>	139	7.9	7.9
Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Uroderma bilobatum</i>	25	1.4	1.4

Resulta interesante observar que la abundancia de *Artibeus jamaicensis* fue alta en el estado de Veracruz y Yucatán, en comparación con el estado de Campeche. A diferencia de *Artibeus lituratus* la cual se registró con una alta abundancia en este último estado, y la segunda más abundante es *Sturnira hondurensis*.

El 44% (12 especies) del total de especies registradas en este estudio, han sido reportadas como especies hospederas susceptibles al virus de rabia y el 90% del total de individuos capturados en la región son consideradas especies susceptibles (**Cuadro 2**) podemos observar este patrón cuando hacemos la comparación de abundancias considerando sólo las especies hospederas (EFH) *versus* el ensamble completo (EFC) , la proporción de especies hospederas dominantes en Veracruz y Yucatán fue mayor que la proporción del ensamble completo, y la abundancia tendió a disminuir (**Figura 4a,4b**), mientras en que en el estado de Campeche tanto la abundancia como la proporción de especies hospederas mantuvieron la misma tendencia versus ensamble completo (**Figura 5**).

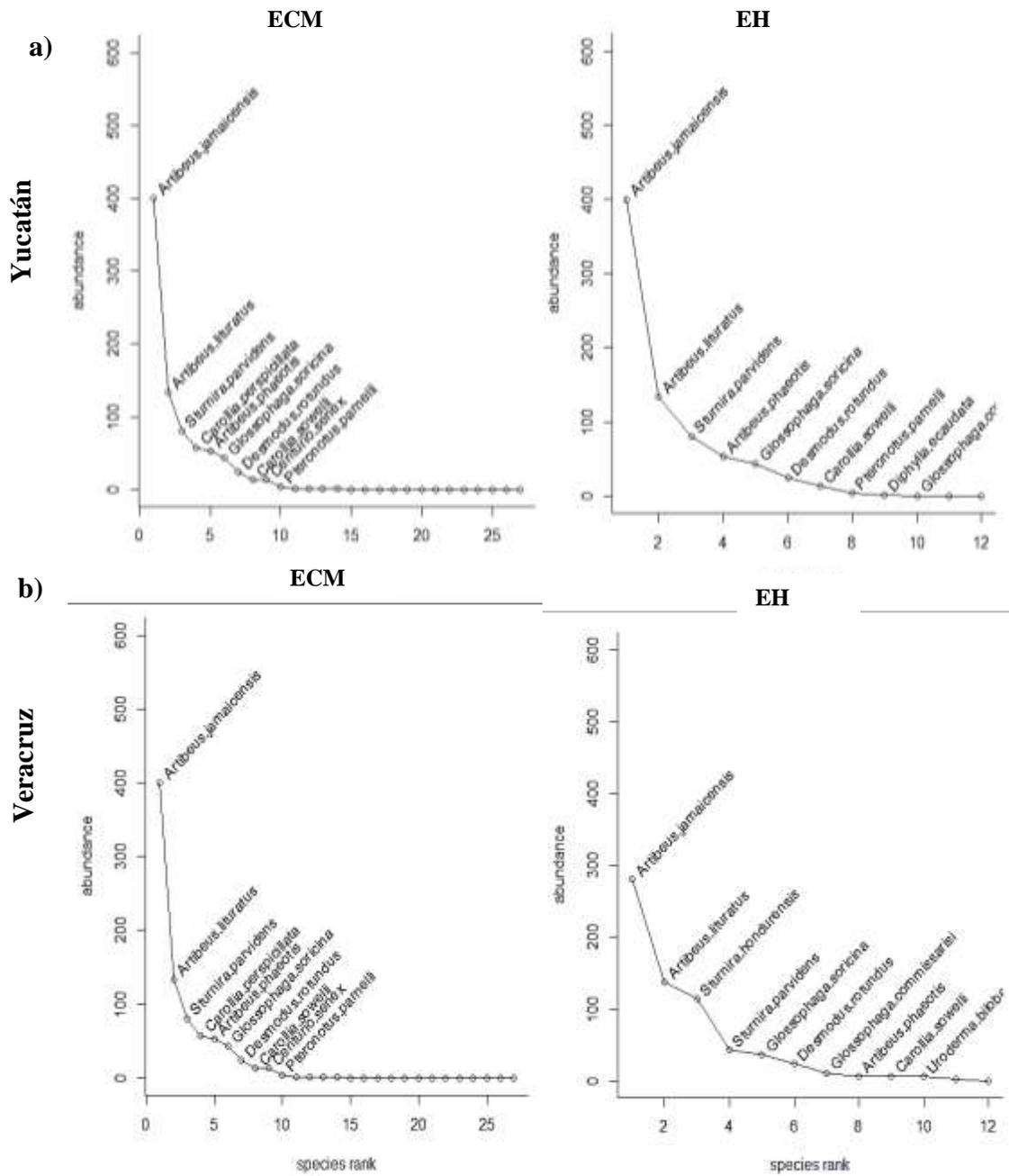


Figura 4.- Número de individuos por especie de murciélagos colectados. Comparación entre el ensamble completo de murciélagos (ECM) y el ensamble de murciélagos hospederos susceptibles a rabia (EH) del estado de Veracruz y Yucatán.

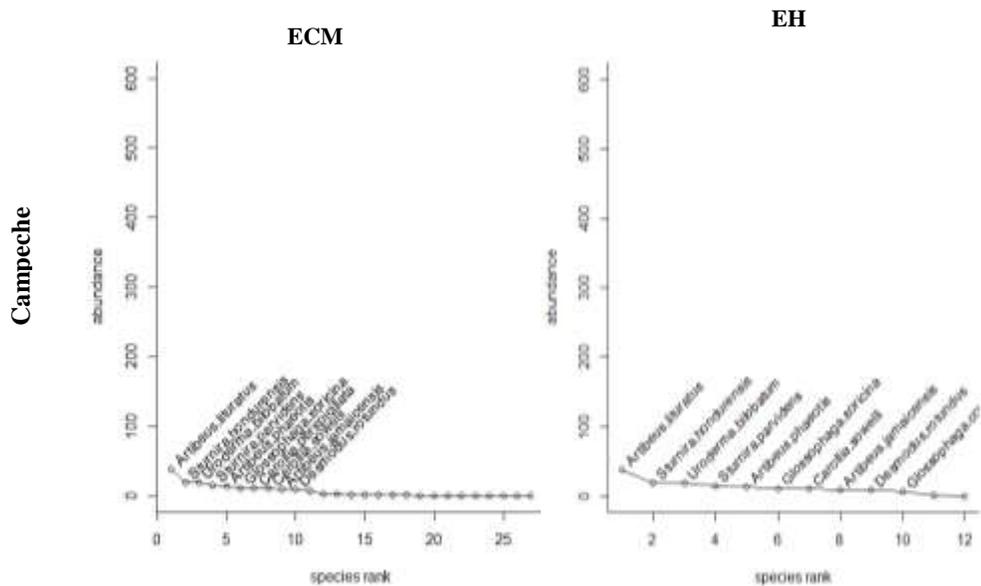


Figura 5.- Número de individuos por especie de murciélagos colectados. Comparación entre el ensamble completo de murciélagos (ECM) y el ensamble de murciélagos hospederos susceptibles a rabia (EH) del estado de Campeche.

Particularmente, observamos que la abundancia de especies dominantes en el estado de Veracruz y Yucatán es similar entre ellos. De igual manera la equitatividad entre los sitios de estos dos estados tiende a 0, es decir que la proporción de especies dominantes es más inequitativa. En el estado de Campeche podemos observar un efecto contrario, la abundancia es menor en las especies dominantes y la equitatividad tiende a 1, es decir la proporción de especies dominantes es más equitativa (**Cuadro 3**).

Por otro lado, cuando analizamos la diversidad beta y sus componentes, encontramos que a nivel regional el recambio (beta.SIM) determinó el ensamble de las especies. Este mismo patrón lo observamos en el estado de Campeche. El componente de anidamiento (beta.SNE, pérdida de especies) determinó el ensamble en el estado de Yucatán para ambos ensambles.

Cuadro 3.- Valores de equitatividad para el ensamble completo de murciélagos y para el ensamble de hospederos susceptibles en los diferentes sitios de muestreo.

Estado	Sitio	EFC	EFH
Yucatán	1	0.3666026	0.42857143
Yucatán	2	0.24362833	0.34392167
Yucatán	3	0.47245383	0.50286033
Yucatán	4	0.390026	0.41224229
Yucatán	5	0.31591333	0.31591333
Veracruz	6	0.522925	0.522925
Veracruz	7	0.544957	0.61730213
Veracruz	8	0.4949	0.5805338
Veracruz	9	0.20244736	0.28565786
Veracruz	10	0.29582544	0.39130922
Campeche	11	0.64646467	0.68642863
Campeche	12	0.58313157	0.7132571
Campeche	13	0.72489967	0.8470588
Campeche	14	0.4699187	0.58647133

Cuadro 4.- Valores de los componentes de la beta diversidad taxonómica regional y por estado. Los valores se muestran para el ensamble completo de murciélagos y para el ensamble de murciélagos hospederos.

	beta.SIM	beta.SNE	beta.SOR	beta.SIMH	beta.SNEH	beta.SORH
REGIONAL	0.6178571	0.1539979	0.771855	0.5114943	0.1695564	0.6810507
Veracruz	0.3414634	0.2936717	0.6351351	0.1851852	0.2648148	0.45
Campeche	0.4	0.1578947	0.5578947	0.2173913	0.2201087	0.4375
Yucatán	0.1842105	0.2196356	0.4038462	0.1034483	0.1743295	0.2777778

En la evaluación de la estructura del ensamble de especies hospederas susceptibles podemos observar que el patrón observado anteriormente se mantuvo, excepto en el estado de

Veracruz, en donde el recambio (beta. SNEH), determinó la estructura del ensamble completo y el anidamiento determino la estructura del ensamble de hospederos (**Cuadro 4**).

La relación de diversidad y beta taxonómica en términos generales mostró ser mayor en el estado de Campeche en comparación con Yucatán y Veracruz para el ensamble completo y en el ensamble de hospederos susceptibles (**Cuadro 5**).

Cuadro 5.- Valores de diversidad beta taxonómica y sus componentes a nivel regional y estatal del ensamble completo de murciélagos y del ensamble de hospederos susceptibles.

	q1 gamma	q1 beta	q1 betaH
Veracruz	6.907386	1.491864	1.362362
Campeche	11.35768	1.678955	1.545225
Yucatán	5.068171	1.170687	1.115459

7.2. Estructura del paisaje

En el análisis de la estructura del paisaje observamos que el sitio 6, localizado en el estado de Veracruz, presentó la mayor deforestación (pérdida de hábitat), se observó un porcentaje de cobertura forestal sólo del 9.8 % en la escala paisajística más grande utilizada en este estudio (10 km de radio / buffer) (**Cuadro 6**).

Mientras que el sitio 5 localizado en el estado de Yucatán en esta misma escala (10 km) tuvo el 74 %; el mayor porcentaje de cobertura forestal de todos los sitios analizados (**Cuadro 6**).

Así mismo, un patrón importante que se observó es que los sitios 5 y 6 mostraron ser los dos sitios con una mayor y menor deforestación respectivamente en todas las escalas analizadas (excepto sitio 5, escala 1 km) (**Cuadro 7**) (Ver detalles en material suplementario).

En contraste, observamos que el grado de fragmentación del hábitat (mayor y menor) no estuvo asociado con ninguno de los sitios anteriores, es decir, fue independiente de la cantidad de cobertura forestal en todas las escalas analizadas (**Cuadro 7**) (Ver detalles en material suplementario).

Cuadro 6.- Porcentajes de cobertura forestal (FC) y grado de fragmentación del hábitat (FG) a escala de paisaje (10 km) de todos los sitios muestreados en los estados de Yucatán, Veracruz y Campeche.

Sitio	Estado	FC (%)	FG
1	Yucatán	47.0429754	0.03746013
2	Yucatán	72.3901045	0.01872948
3	Yucatán	67.5776079	0.02142052
4	Yucatán	59.6620908	0.03998869
5	Yucatán	74.4652036	0.02458906
6	Veracruz	9.82013612	0.05619251
7	Veracruz	54.9215596	0.169
8	Veracruz	23.9950403	0.16876549
9	Veracruz	33.2091486	0.07629116
10	Veracruz	22.0608235	0.0349
11	Campeche	45.4460217	0.02905775
12	Campeche	29.2763322	0.03609869
13	Campeche	64.9623616	0.01507804
14	Campeche	52.5502999	0.02155292

En relación al grado de fragmentación del hábitat, pudimos observar que el sitio 13 en el estado de Campeche presentó el menor grado de fragmentación (0.015). y el sitio 7 en el estado de Veracruz, fue el sitio con mayor fragmentación (0.169) en la escala paisajística más grande utilizada en este estudio en ambos sitios (10 km de radio / buffer) (**Cuadro 6**).

De manera general cuando analizamos cada una de las unidades de paisaje (escalas) por estado, independientemente de los sitios de muestreo observamos algunos patrones de respuesta en cuanto a la pérdida y fragmentación del hábitat.

En todas las escalas analizadas, el estado de Yucatán fue el estado con mayor cobertura forestal (> 70 %) en comparación con el estado de Veracruz, en el cual en todas las escalas analizadas se observó una menor cantidad de cobertura forestal (< 10 %). Así mismo, Veracruz también fue el estado en el que todas las unidades de paisaje (excepto 4 km) mostraron el mayor grado de fragmentación (**Cuadro 7**) (Ver detalles en material suplementario).

Por el contrario, el estado de Campeche mostró ser el estado con menor grado de fragmentación del hábitat en la mayoría de las unidades paisajísticas analizadas (**Cuadro 7**) (Ver detalles en material suplementario).

7.3. Respuesta del ensamble de murciélagos a la estructura del paisaje: un enfoque multiescalar.

De manera general pudimos observar que los atributos del paisaje están fuertemente asociados a la estructura del ensamble de murciélagos, en la mayoría de los análisis los modelos explicaron más del 50% de la devianza.

A escala de un kilómetro (**Figura 6a**) los factores más importantes fueron asentamientos humanos, pastizales, y grado de fragmentación. Pudimos observar que los asentamientos humanos, tuvo una asociación negativa con la abundancia de murciélagos, el grado de fragmentación y la cobertura forestal junto con los pastizales tuvieron una asociación positiva con la riqueza y diversidad respectivamente, dando como resultado ensambles menos equitativos (**Figura 8a**).

En la escala de dos kilómetros (**Figura 6b**) observamos que los pastizales fue el factor más importante para determinar la riqueza y la diversidad, seguido de cobertura forestal, el cual se asoció positivamente con todas las variables. Se observó el efecto contrario de los asentamientos humanos, este factor tuvo un efecto positivo en la abundancia.

En un paisaje delimitado por el buffer de cuatro kilómetros (**Figura 6c**) las variables más fuertemente asociadas a la abundancia, riqueza y diversidad de murciélagos, fueron los asentamientos humanos y los pastizales, además observamos que el paisaje tiene una asociación menor con la equitatividad del ensamblaje (**Figura 8c**).

Cuando analizamos la estructura del ensamble a una escala de seis kilómetros en el paisaje (**Figura 6d**), la abundancia de los murciélagos está fuertemente asociada con el aumento de la cobertura forestal, sin embargo, la riqueza, diversidad y equitatividad de especies (**Figura 8d**), nuevamente dependen del aumento de la cantidad de pastizales. En segundo lugar, los asentamientos humanos tienen una asociación positiva con la riqueza y equitatividad, sin embargo, la cantidad de asentamientos humanos también influye en la disminución de la diversidad de murciélagos.

En un paisaje de ocho kilómetros (**Figura 6e**) la cobertura de pastizales, continúa asociándose positivamente con el aumento de la riqueza y diversidad en el ensamble de murciélagos, y el grado de fragmentación del paisaje determinó la abundancia y

equitatividad (**Figura 8e**). Y de manera interesante podemos observar que los asentamientos humanos son el segundo factor más importante en explicar la riqueza y diversidad.

Por último, a escala de diez kilómetros de un paisaje (**Figura 6f**) observamos que la equitatividad (Figura 6) y abundancia están débilmente asociadas con los factores que constituyen la estructura de análisis del paisaje. Sin embargo, el aumento de cobertura de pastizales, asentamientos humanos y fragmentación del paisaje, se asociaron positivamente al aumento de la abundancia, riqueza y diversidad del ensamble de murciélagos.

Cuando hablamos de la escala que tuvo mayor efecto sobre las variables respuesta, encontramos que el máximo porcentaje de la devianza explicada para para la equitatividad fue en el paisaje de 1 kilómetro (40%) (**Figura 8a**). El 68% de la devianza explicada para la diversidad de especies la observamos en el paisaje de 2 kilómetros, mientras que el 92% de la devianza explicada por los modelos indicó que las características del paisaje de 4 kilómetros determinan la abundancia de especies. En cuanto a la riqueza de especies podemos observar que el 65 % de la devianza que explican los modelos, está determinada a una escala del paisaje de 6 kilómetros. Y los paisajes de 8 y 10 kilómetros, aunque tienen influencia en la composición del ensamble de murciélagos estas escalas no parecen ser determinantes en la estructura (**Figura 6**).

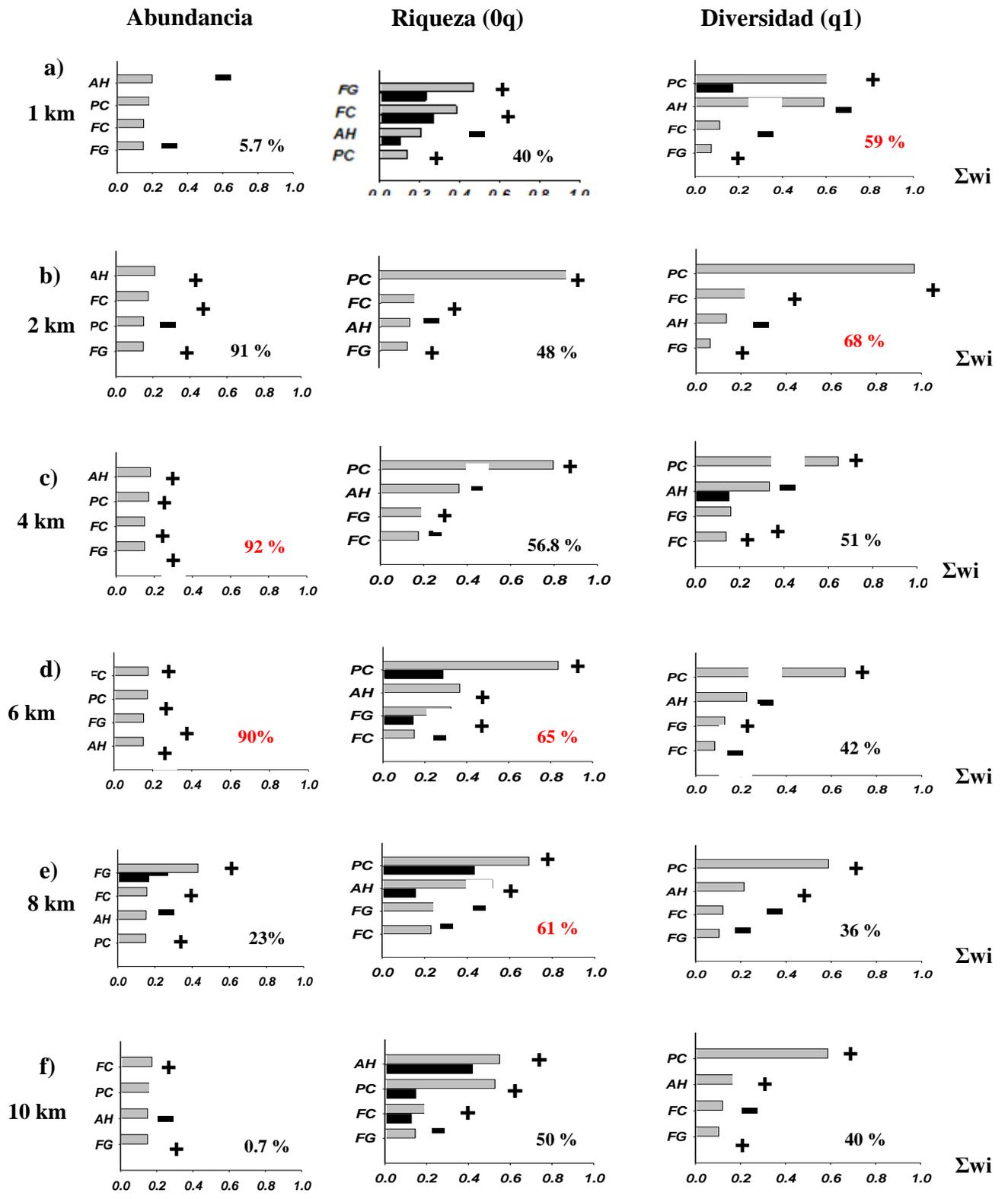


Figura 6.- Asociaciones entre los atributos del paisaje (factores) y atributos del ensamble de murciélagos. Los atributos del paisaje incluyen, porcentaje de asentamientos humanos (AH), Porcentaje de cobertura forestal (FC), porcentaje de pastizales (PC), grado de fragmentación (FG), estos incluyen los 14 sitios dentro de los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán. Los atributos de la comunidad son la abundancia, riqueza de especies (q_0), el exponencial de Shannon (q_1). En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (Σw_i) para cada atributo espacial considerando el set de modelos con $\Sigma w_i > 0.95$, e indica la fuerza de la asociación entre cada atributo del paisaje y la estructura del ensamblaje. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para el set de modelos con $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. También se indica el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (ver detalles en Métodos). En rojo se señalan los porcentajes de devianza que mayor explican los modelos el efecto de la escala del paisaje sobre las variables.

7.3.1. Respuesta del ensamble de murciélagos hospederos a la estructura del paisaje.

Realizamos un análisis multiescalar para evaluar el efecto que tiene la estructura del paisaje en las especies susceptibles al virus de rabia.

Observamos en términos generales que en todas las escalas los factores con fuertes asociaciones a las variables abundancia y riqueza de murciélagos fueron exactamente las mismas cuando analizamos en ensamble completo de murciélagos, es decir, asentamientos humanos, cobertura forestal y pastizales. Sin embargo, la equitatividad tuvo en la mayoría de las escalas una débil asociación con la estructura del paisaje (**Figura 8**).

En la escala de 1 kilómetro (**Figura 7a**), a diferencia del ensamble completo la riqueza disminuye y está asociada principalmente al aumento de pastizales y no al grado de fragmentación. De igual manera observamos un efecto contrario en la abundancia del ensamble completo de murciélagos, los hospederos susceptibles tienden a aumentar con la cantidad de asentamientos humanos.

En los paisajes analizados de 2 y 4 kilómetros (**Figura 7b, 7c**) no se observaron cambios en la dirección de los efectos para riqueza ni abundancia de hospederos susceptibles en comparación con el ensamble completo, de igual manera los factores más importantes asociados a estas variables fueron los asentamientos humanos, pastizales y cobertura forestal.

En la escala de 6 kilómetros (**Figura 7d**), la abundancia aumentó en función de la cantidad de asentamientos humanos a diferencia del ensamble completo en donde la cobertura forestal fue el factor más importante, y por otro lado la riqueza disminuyó con el aumento de

cobertura de pastizales, a diferencia del ensamble completo de murciélagos en donde aumentó.

En el paisaje de 8 kilómetros (**Figura 7e**), nuevamente la cobertura de pastizales estuvo asociada con la disminución de la riqueza, y el grado de fragmentación con el aumento de la abundancia y equitatividad del ensamble de murciélagos susceptibles.

En la última escala de paisaje analizada (**Figura 11f**) la riqueza de hospederos susceptibles disminuyó con el aumento de la cantidad de cobertura de pastizales.

En términos generales, aunque los factores de la estructura del paisaje estuvieron débilmente asociados a la equitatividad del ensamble en los paisajes analizados (excepto a 1 y 8 kilómetros) pudimos observar que en todas las escalas los factores estuvieron asociados positivamente al aumento del factor de equitatividad (proporción de especies dominantes) del ensamble de murciélagos susceptibles (**Figura 8**).

Las escalas de paisaje que tuvieron mayor efecto sobre las variables respuesta, encontramos que el máximo porcentaje de la devianza explicada para la abundancia de hospederos susceptibles fue el paisaje de 4 kilómetros y el mayor porcentaje de devianza explicada por el modelo para la riqueza fue en un paisaje de 8 kilómetros (**Figura 7**).

La escala de 1 km los modelos explicaron un 40 % de la devianza para la equitatividad del ensamble al igual que el ensamble completo de hospederos sienta esta escala la que mayor efecto tiene sobre la proporción de especies más abundantes. Las escalas de análisis nos muestran un patrón similar en las escalas de efecto para ambos ensambles en paisajes de 1,2 8 y 10 km, aunque este última muestra una asociación débil, estos resultados nos sugieren una dominancia de especies hospederas susceptibles en la zona de estudio (**Figura 8**).

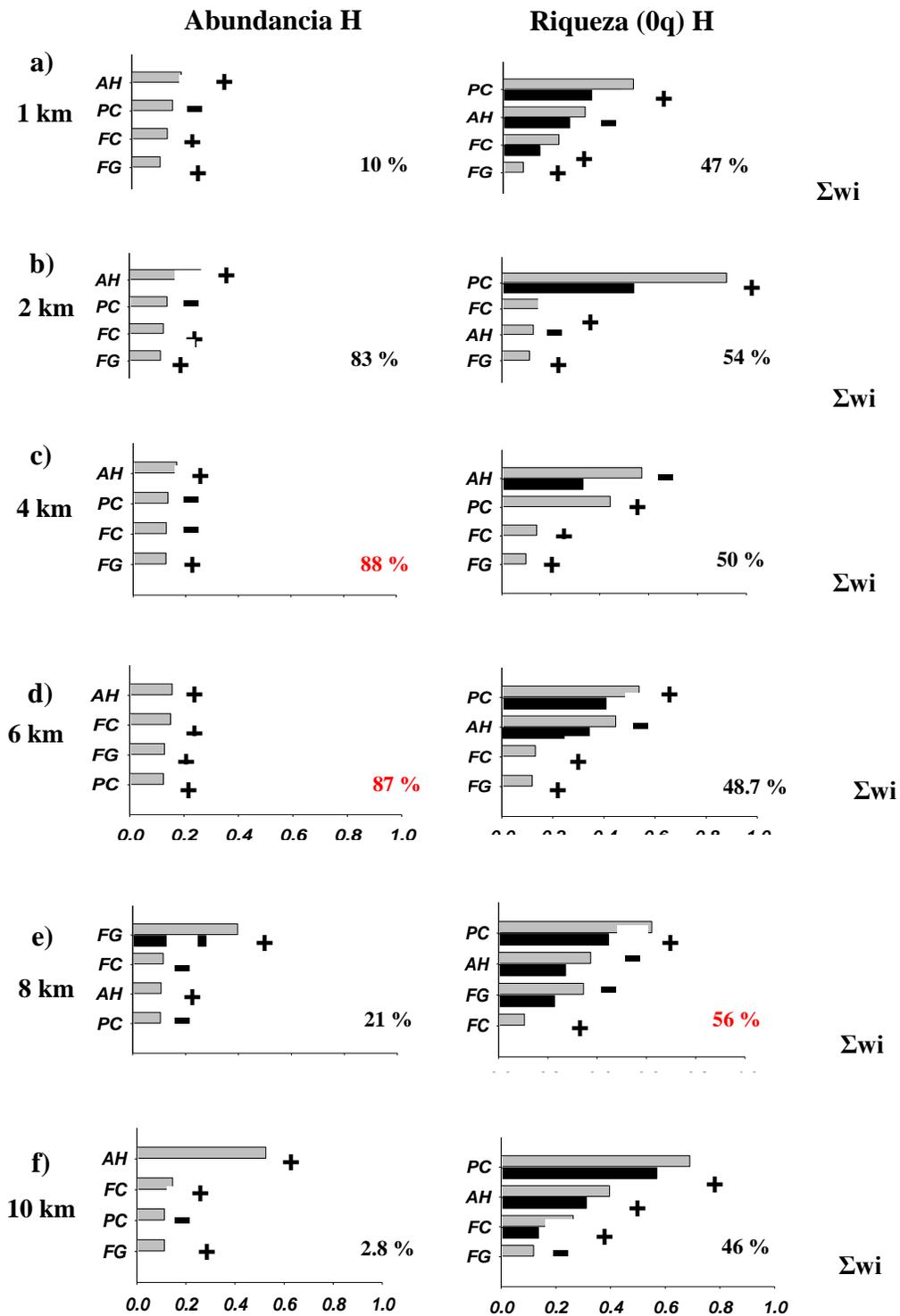


Figura 7.- Asociaciones entre los atributos del paisaje (factores) y atributos del ensamble de murciélagos hospederos susceptibles y ensamble completo. Los atributos del paisaje incluyen, porcentaje de asentamientos humanos (AH), Porcentaje de cobertura forestal (FC), porcentaje de pastizales (PC), grado de fragmentación (FG), estos incluyen los 14 sitios dentro de los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán. Los atributos de la comunidad son la riqueza de especies hospederas (q_0), y abundancia de hospederos. En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (Σw_i) para cada atributo

espacial considerando el set de modelos con $\Sigma w_i > 0.95$, e indica la fuerza de la asociación entre cada atributo del paisaje y la estructura del ensamblaje. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para el set de modelos con $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. También se indica el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (ver detalles en Métodos). En rojo se señalan los porcentajes de devianza que mayor explican los modelos el efecto de la escala del paisaje sobre las variables.

7.3.2. Respuesta de la diversidad funcional, filogenética y equitatividad funcional a la estructura del paisaje.

De manera general observamos un patrón que no es escala-dependiente en la asociación de la estructura del paisaje con la diversidad funcional, es decir que en todas las escalas observamos que la dirección del efecto que tiene la cantidad de asentamientos humanos es positiva, y la cantidad de pastizales negativa. Sin embargo, particularmente observamos que es la cobertura de pastizales en los paisajes de 1,2, 4 y 8 kilómetros el factor más importante asociado a esta disminución de la diversidad y a escala 6 y 10 kilómetros el aumento de los asentamientos humanos el factor mayormente asociado positivamente a la diversidad funcional (**Figura 9**).

En el análisis de la diversidad filogenética, observamos que también existe un patrón interesante, este patrón de igual manera está asociado con la cantidad de asentamientos humanos y cantidad de cobertura forestal que no es escala dependiente, ya que a todas las escalas analizadas (excepto en el paisaje de 2 kilómetros), observamos que estos componentes de la estructura del paisaje tienen un efecto negativo en la diversidad filogenética (**Figura 9**).

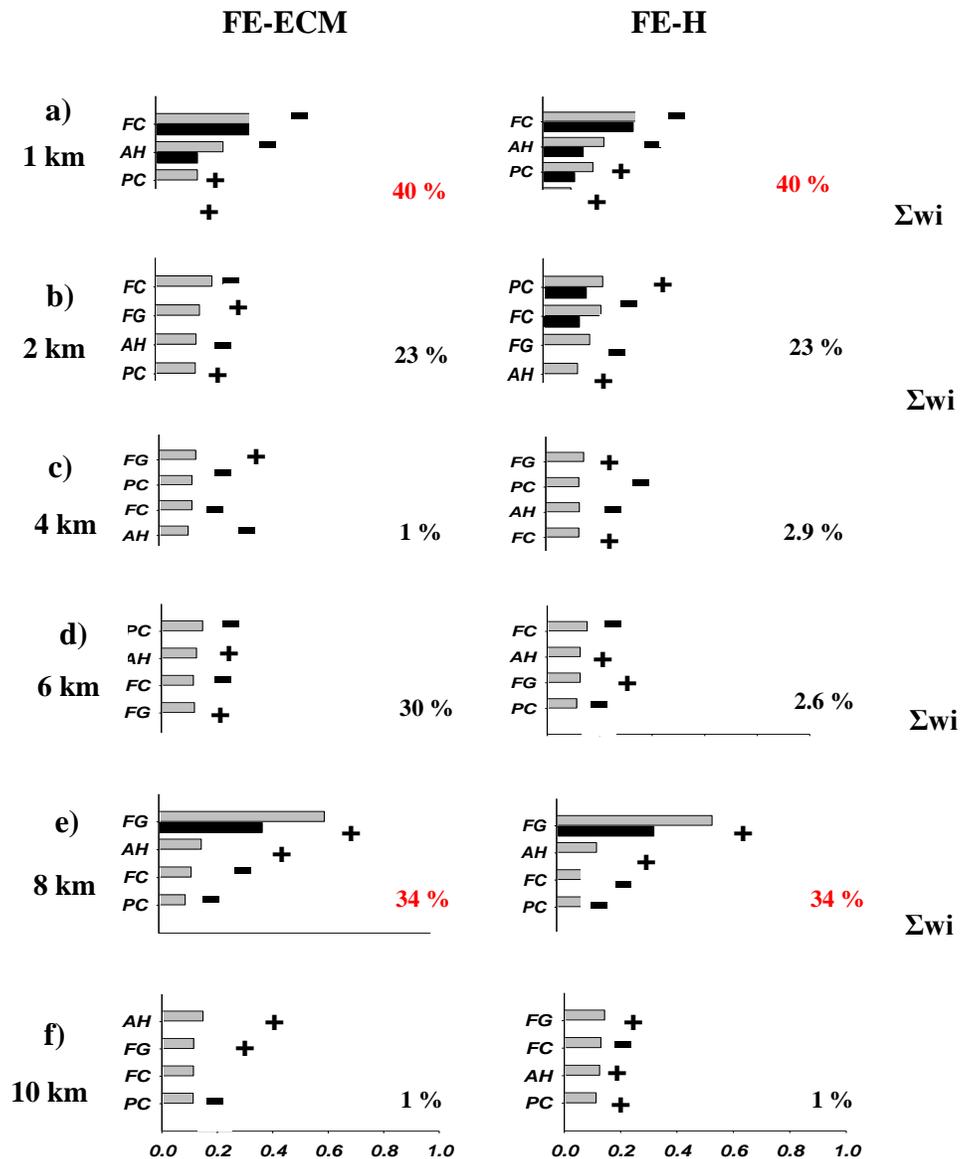


Figura 8.- Asociaciones entre los atributos del paisaje (factores) y atributos del ensamble de murciélagos hospederos susceptibles. Los atributos del paisaje incluyen, porcentaje de asentamientos humanos (AH), Porcentaje de cobertura forestal (FC), porcentaje de pastizales (PC), grado de fragmentación (FG), estos incluyen los 14 sitios dentro de los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán. El atributo de la comunidad es el Factor de equitatividad (proporción de especies dominantes) del ensamble completo de murciélagos (FE-ECM) y del ensamble de murciélagos hospederos (FE-H) En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (Σw_i) para cada atributo espacial considerando el set de modelos con $\Sigma w_i > 0.95$, e indica la fuerza de la asociación entre cada atributo del paisaje y la estructura del ensamblaje. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para el set de modelos con $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. También se indica el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (ver detalles en Métodos). En rojo se señalan los porcentajes de devianza que mayor explican los modelos el efecto de la escala del paisaje sobre las variables.

Observamos que la cobertura de pastizales es el factor más fuertemente asociado con la diversidad filogenética, seguido de cobertura forestal y grado de fragmentación.

Las escalas que tuvieron un mayor efecto en la diversidad funcional fueron los paisajes de 1 y 8 kilómetros y la escala de efecto para la diversidad filogenética, fueron los paisajes de 6 y 8 kilómetros.

La equitatividad funcional del ensamble de murciélagos estuvo fuertemente asociada a la estructura del paisaje en la mayoría de las escalas de paisaje analizadas, superando el 50 % de la devianza explicada por los modelos. Los factores paisajísticos que determinaron la equitatividad funcional del ensamblaje de murciélagos son la cobertura forestal y asentamientos humanos. Observamos un patrón muy evidente en donde la equitatividad funcional aumenta en función de una mayor cantidad de cobertura forestal (1 y 2 kilómetros), sin embargo, cuando aumentan los asentamientos humanos (aumenta la escala de análisis) la cantidad de asentamientos humanos tiene un efecto negativo (4,6,8, y 10 km) sobre la equitatividad funcional del ensamble (**Figura 10**).

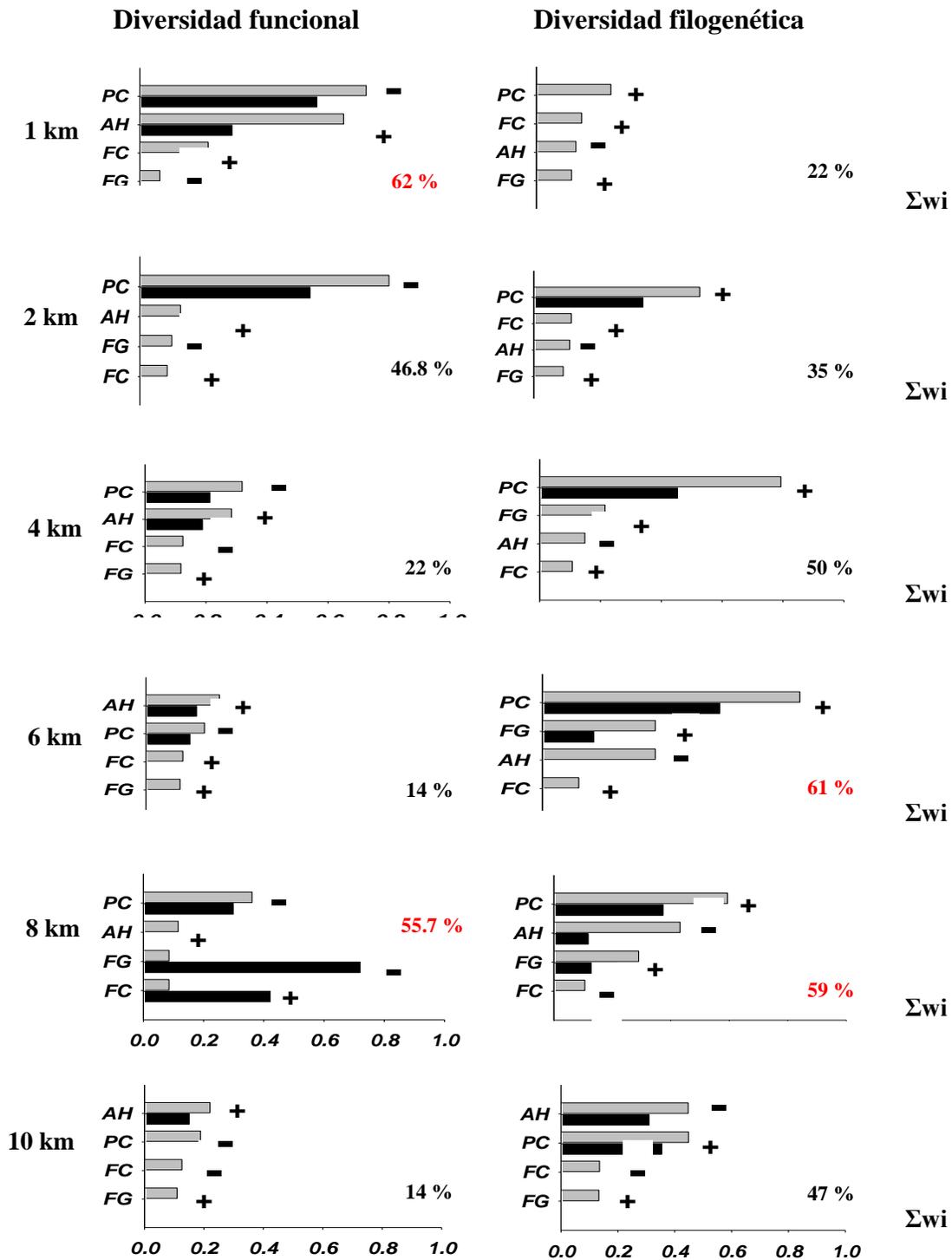


Figura 9. Asociaciones entre los atributos del paisaje (factores) y atributos del ensamble completo de murciélagos. Los atributos del paisaje incluyen, porcentaje de asentamientos humanos (AH), Porcentaje de cobertura forestal (FC), porcentaje de pastizales (PC), grado de fragmentación (FG), estos incluyen los 14 sitios dentro de los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán. Los atributos del ensamble son la diversidad funcional y filogenética del ensamble completo de murciélagos. En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (Σwi) para cada atributo espacial considerando el set de modelos con

$\Sigma w_i > 0.95$, e indica la fuerza de la asociación entre cada atributo del paisaje y la estructura del ensamblaje. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para el set de modelos con $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. También se indica el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (ver detalles en Métodos). En rojo se señalan los porcentajes de devianza que mayor explican los modelos el efecto de la escala del paisaje sobre las variables.

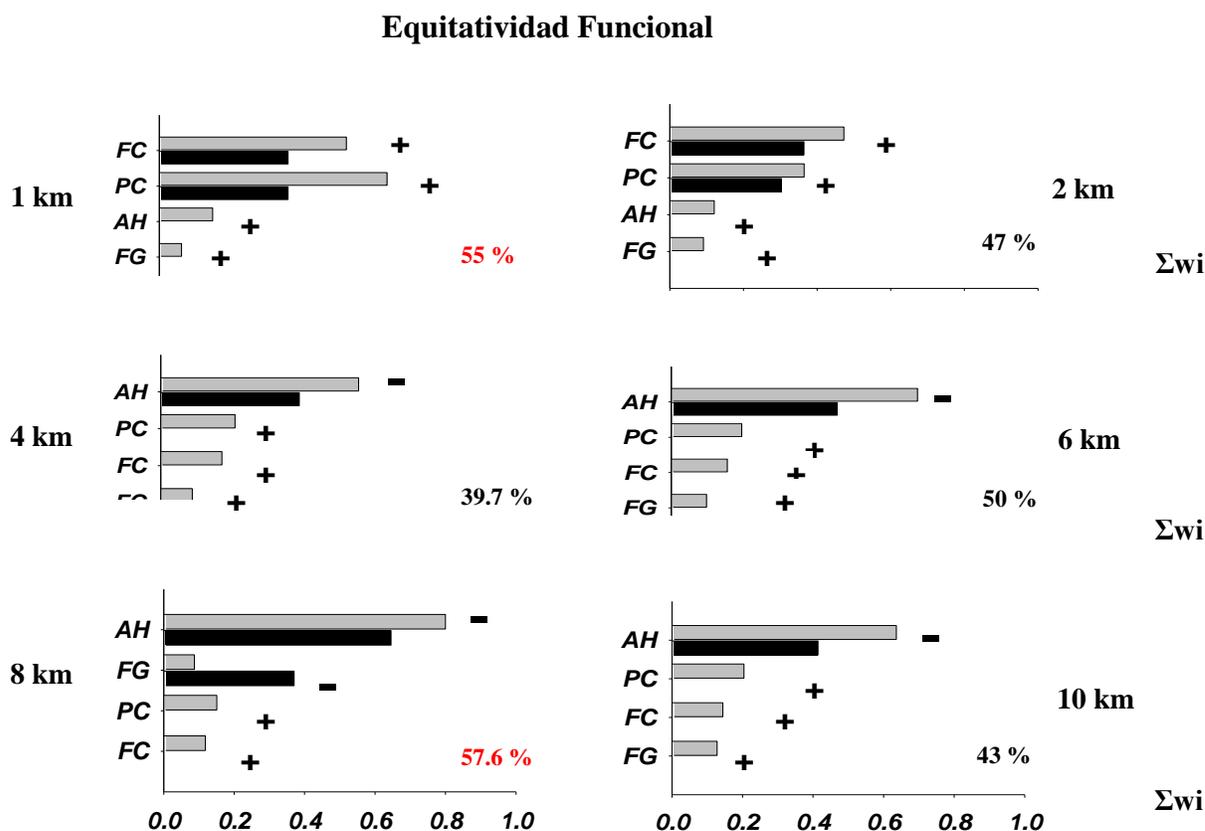


Figura 10.- Asociaciones entre los atributos del paisaje (factores) y atributos del ensamblaje completo de murciélagos. Los atributos del paisaje incluyen, porcentaje de asentamientos humanos (AH), Porcentaje de cobertura forestal (FC), porcentaje de pastizales (PC), grado de fragmentación (FG), estos incluyen los 14 sitios dentro de los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán. El atributo del ensamblaje es la equitatividad funcional. En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (Σw_i) para cada atributo espacial considerando el set de modelos con $\Sigma w_i > 0.95$, e indica la fuerza de la asociación entre cada atributo del paisaje y la estructura del ensamblaje. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para el set de modelos con $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. También se indica el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (ver detalles en Métodos). En rojo se señalan los porcentajes de devianza que mayor explican los modelos el efecto de la escala del paisaje sobre las variables.

7.3.3. Respuesta de la diversidad beta taxonómica a la estructura del paisaje

También analizamos si existe una relación entre los componentes de la diversidad beta taxonómica del ensamble completo de murciélagos y la estructura de las diferentes escalas de paisaje propuestas en este análisis, encontramos que no existe relación significativa en ninguna de las escalas analizadas para los componentes de recambio y anidamiento, sin embargo encontramos una asociación positiva (23%) entre la diversidad beta (B_{sim}) y la estructura del paisaje de 8 kilómetros a través de las pruebas mantel (Método Pearson) (**Cuadro 8**).

Cuadro 8.- Correlaciones entre los componentes de la diversidad beta taxonómica y las variables paisajísticas a través de análisis de pruebas Mantel. Se marca en negritas los valores significativos.

Componente beta	Escala del paisaje (kilómetros)	R²	p < 0.05
B_{sim}	1	-0.01432	0.525
B_{sim}	2	-0.08896	0.7114
B_{sim}	4	-0.08255	0.7022
B_{sim}	6	-0.01099	0.525
B_{sim}	8	0.0303	0.4246
B_{sim}	10	0.0261	0.4184
B_{sne}	1	0.09951	0.269
B_{sne}	2	0.09951	0.2681
B_{sne}	4	0.2248	0.2248
B_{sne}	6	0.2281	0.1117
B_{sne}	8	0.1982	0.1292
B_{sne}	10	0.1701	0.157
B_{sor}	1	0.1223	0.1792
B_{sor}	2	0.05194	0.3391
B_{sor}	4	0.1303	0.1728
B_{sor}	6	0.2246	0.0601
B_{sor}*	8*	0.2315*	0.0476*
B_{sor}	10	0.199	0.0703

7.4. Prevalencia de rabia y estructura del paisaje

Se analizaron un total de 714 muestras de las cuales se obtuvieron un total de 5 muestras positivas. Las especies que presentaron anticuerpos antirrábicos a través de la prueba ELISA, fueron *Artibeus jamaiscensis*, *Artibeus lituratus* y *Sturnira hondurensis*. Estos individuos se encontraron en tres sitios diferentes del estado de Veracruz (**Cuadro 9**).

Cuadro 9.- Valores de prevalencia verdadera por especie en el estado de Veracruz.

Especie	Prevalencia Verdadera	Estado	N Individuos positivos	N total/especie
<i>Sturnira hondurensis</i>	0.065	Veracruz	1	24
<i>Artibeus lituratus</i>	0.031	Veracruz	1	43
<i>Artibeus jamaiscensis</i>	0.082	Veracruz	2	24
<i>Sturnira hondurensis</i>	0.083	Veracruz	1	17

La evaluación de la estructura del ensamble de murciélagos mostró una asociación débil con la prevalencia de rabia (**Figura 11**) en comparación con la estructura del paisaje. Particularmente, encontramos que la abundancia, diversidad funcional y el peso de los murciélagos tiene una asociación positiva con la prevalencia de rabia en el estado de Veracruz. El peso de los individuos fue el factor más importante asociado a la prevalencia de rabia con un 30 % de la devianza explicada por el modelo, seguido del gremio trófico y el tipo de forrajeo.

Al realizar el análisis para determinar la relación de la estructura del paisaje y del ensamble de murciélagos, pudimos observar un patrón definido en todas las escalas de análisis en donde el porcentaje de cobertura forestal y de pastizales tiene una fuerte asociación negativa con la prevalencia de rabia. Y por el contrario observamos también en todas las escalas de paisaje de nuestro análisis que los asentamientos humanos, y el grado de fragmentación tienen una asociación positiva en la prevalencia de rabia. (**Figura 12**)

Cuando realizamos el análisis a detalle en cada paisaje pudimos observar que en los paisajes de 1 y 2 kilómetros los factores más importantes asociados a la prevalencia de rabia son los porcentajes de la cobertura forestal y cobertura de pastizales. Es decir que la prevalencia de rabia por sitios disminuye en función de la cantidad de pastizales y cobertura forestal (efecto negativo) (**Figura 12a, 12b**)

En la escala de 4 kilómetros el factor más importante fue el grado de fragmentación, y a escala de 6,8, y 10 kilómetros los factores mayormente asociados a la prevalencia de rabia fueron el aumento de la cantidad de asentamientos humanos y grado de fragmentación (**Figura 12d, 12e,12f**), simultáneamente el 93.8 % de la devianza explicada por el modelo la encontramos en el análisis del paisaje de 6 kilómetros (tres factores asociados positivamente a la prevalencia de rabia : aumentos de los asentamientos humanos, pastizales y grado de fragmentación).

Prevalencia de rabia

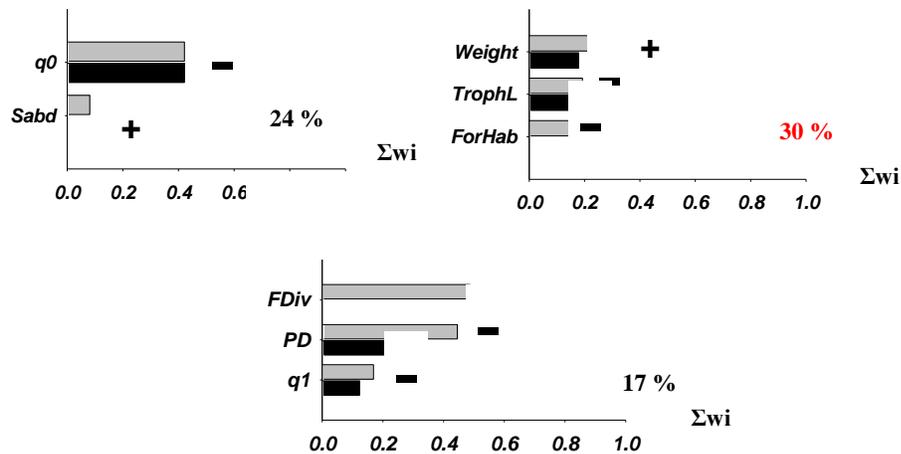


Figura 11. Asociaciones entre los atributos de la estructura de la comunidad (abundancia y riqueza (q_0), diversidad funcional (FDiv), filogenética (PD) y taxonómica (q_1), y los atributos funcionales (peso (weight), gremio trófico (TrophL), y hábitat de forrajeo(ForHab)) con la prevalencia de rabia. En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (Σw_i) para cada atributo espacial considerando el set de modelos con $\Sigma w_i > 0.95$, e indica la fuerza de la asociación entre la estructura el ensamblaje de murciélagos y la prevalencia de rabia. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para el set de modelos con $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. También se indica el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (ver

detalles en Métodos). En rojo se señalan los porcentajes de devianza que mayor explican las variables sobre la prevalencia de rabia.

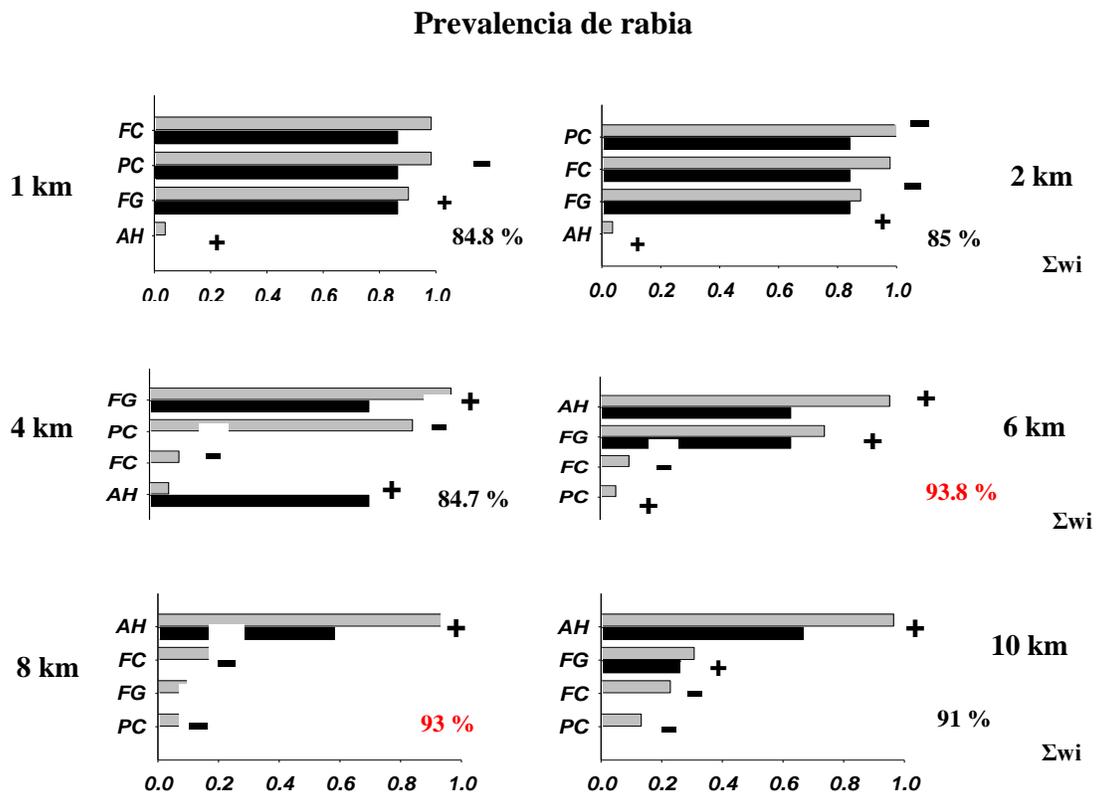


Figura 12.- Asociaciones entre los atributos del paisaje (factores) y prevalencia de rabia. Los atributos del paisaje incluyen, porcentaje de asentamientos humanos (AH), Porcentaje de cobertura forestal (FC), porcentaje de pastizales (PC), grado de fragmentación (FG), estos incluyen los 14 sitios dentro de los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán. En gris se muestra la suma de los pesos de Akaike (Σw_i) para cada atributo espacial considerando el set de modelos con $\Sigma w_i > 0.95$, e indica la fuerza de la asociación entre cada atributo del paisaje y la prevalencia de rabia. En negro se muestra la suma de los pesos de Akaike para el set de modelos con $\Delta(q)AICc < 2$. El signo de cada atributo indica la dirección de la asociación que tiene con cada variable de respuesta. También se indica el porcentaje de devianza explicado por el modelo completo en relación al modelo nulo (ver detalles en Métodos). En rojo se señalan los porcentajes de devianza que mayor explican los modelos el efecto de la escala del paisaje sobre las variables.

En una evaluación de patrones sobre el efecto de la escala de los paisajes analizados y su efecto en las variables encontramos tres patrones interesantes, el primero es que en las escalas de 1 y 8 kilómetros la proporción de especies abundantes (factor de equitatividad), equitatividad funcional, y diversidad funcional, estuvieron fuertemente asociadas a las variables paisajísticas, mientras que a escala de 8 kilómetros estuvieron asociadas

mayormente las variables del paisaje la diversidad beta-taxonómica y la diversidad filogenética (6 y 8 kilómetros).

Por último, podemos observar que la prevalencia de rabia, abundancia de hospederos, riqueza, y diversidad filogenética estuvieron fuertemente asociadas a las variables paisajísticas con los paisajes de 6 y 8 kilómetros.

8. Discusión

La estructura del ensamble de murciélagos del presente estudio representa una dominancia de la Familia Phyllostomidae, resultados que coinciden con otros estudios reportados. También encontramos una codominancia de la Subfamilia Stenodermatinae en todos los sitios de muestreo, estos hallazgos nos sugieren que existe una alteración en los hábitats ya que se ha propuesto que una abundancia relativa alta de esta subfamilia es un indicador de ambientes perturbados, además el hecho de que se haya registrado una mayor abundancia de esta familia y subfamilia podría explicarse debido a que son dos jerarquías con mayor diversidad de murciélagos en México (García-Morales et al., 2013; Medellín y Equihua, et al., 2008; Moreno y Halffter, 2001, Gorresen et al., 2004).

A pesar de las respuestas complejas y diversas de los ensambles de murciélagos a la estructura del paisaje en diversos estudios y que también observamos en este estudio (Meyer et al., 2015) sugerimos que existe un patrón relacionado con la equitatividad de los ensambles y los componentes de la diversidad beta taxonómica, los resultados muestran que los ensambles del estado de Yucatán y Veracruz al estar principalmente determinados por el anidamiento (pérdida de especies) los ensambles resultan como consecuencia ser más inequitativos, principalmente por especies generalistas y abundantes como especies del género *Artibeus*. (Moreno y Halffter, 2001).

Por el contrario, como se observó en el estado de Campeche el recambio de especies determinó la diversidad beta taxonómica lo que resultó en el ensamble más equitativo. Este aumento en la equitatividad también se ha reportado en ensambles de murciélagos que responden positivamente al aumento de la cobertura forestal (parches dispersos de hábitat)

en paisajes antropizados, ya que pueden ofrecer refugio temporal o permanente para las especies (Gorresen et al., 2004, Rocha et al., 2017a).

El valor más alto de beta diversidad que fue observado en el estado de Campeche, puede explicarse por el recambio de especies que determinó la estructura de los ensamblajes de murciélagos, a diferencia de los otros sitios en donde se observó que el anidamiento (pérdida de especies) fue el mecanismo que determinó la estructura del ensamblaje.

Estos patrones de cambios observados en los componentes de la diversidad beta taxonómica de los ensambles son una primera aproximación para el análisis de la respuesta de los murciélagos a la transformación del hábitat (Moreno y Halffter, 2001).

Aunado, se presentan resultados no documentados con relación a la estructura del paisaje, prevalencia de rabia y patrones ecológicos del ensamble de murciélagos como respuesta al cambio en la estructura del paisaje en el sureste de México. Obtuvimos resultados que nos dan una aproximación a entender el efecto de los diferentes mosaicos en un paisaje antropizado en el sureste de México sobre el ensamblaje de murciélagos que pocas veces es abordado en los estudios (Meyer et al., 2016).

Entre los hallazgos generales podemos destacar que, considerando como factores las principales causas de cambio de uso de suelo como el aumento de los asentamientos humanos, pastizales inducidos, pérdida de hábitat natural forestal y el aumento en la fragmentación de este, los resultados nos sugieren que los murciélagos hospederos susceptibles al virus de rabia son especialmente adaptables a la transformación del paisaje.

Dos aspectos generales importantes que mencionar son, el hecho de que nuestros resultados coinciden con un estudio realizado con murciélagos en donde sugieren que la composición (porcentaje de coberturas) es más importante que la configuración del paisaje (grado de fragmentación) en la determinación del ensamble (Arroyo-Rodríguez et al., 2016).

Y que en la mayoría de los análisis realizados el factor más importante determinante del ensamble fue el incremento de los asentamientos humanos (pérdida de hábitat) tiene un efecto negativo mayor en los ensambles que la fragmentación del hábitat *per se* (Fahrig, 2003), que tanto en términos de magnitud como de dirección son variables en función de la escala.

Además de que la estructura del ensamble de murciélagos tomando en cuenta todas las especies y sólo las especies hospederas son similares (puesto que el 90 % de todos los individuos colectados son murciélagos hospederos susceptibles) hayan tenido como factores principales a los asentamientos humanos , pastizales y grado de fragmentación asociados al aumento de la abundancia, riqueza, diversidad taxonómica y proporción de especies abundantes, puede estar relacionado principalmente a que existen especies que se ven favorecidas por la transformación del paisaje, y son capaces de trasladarse entre mosaicos, forrajear en más de un hábitat , asentarse y reproducirse con éxito (Moreno y Halffter, 2001), estos resultados apoyan la hipótesis propuesta por Suzán et al. 2015, en donde los procesos antropogénicos pueden impulsar el filtrado ambiental de hospederos.

Por otro lado, este aumento también puede deberse a los ciclos de colonización, en donde se ha observado que en etapas iniciales después de la perturbación ambiental existe un proceso de colonización y este éxito puede verse favorecido por el éxito reproductivo de las especies colonizadoras, siendo la inmigración de hábitats circundantes el factor más importante para el establecimiento temporal del ensamble (Moreno y Halffter, 2001; Mouquet et al., 2003).

El incremento de la abundancia, riqueza y diversidad taxonómica y funcional de especies de murciélagos hospederos susceptibles en función del aumento de asentamientos humanos y cobertura de pastizales, puede estar asociado principalmente al aumento de la disponibilidad de alimento (Rocha et al., 2017a).

Estas especies de hospederos como se ha mencionado anteriormente son principalmente especies con abundancia relativa alta y generalistas, las cuales incluyen en su alimentación frutos de especies de plantas de la familia *Solanaceae* que suelen crecer en los bordes de los fragmentos, además especies de la familia *Phillostomidae* y *Sturninae* también suelen utilizar espacios abiertos como campos de cultivo agrícolas (Morrison, 1980; Mello, Kalko y Silva; 2008).

Por otro lado, atributos funcionales como el tamaño de estas especies les podría conferir mayor capacidad de desplazamiento para habitar y utilizar diferentes espacios fuera de su rango de hábitat en la búsqueda de refugio y alimento.

Los efectos diversos que podemos observar detalladamente en cada una de las escalas de análisis también pueden ser el reflejo de las características interespecíficas mediadas por los

rasgos ecológicos de las especies como la dieta, tamaño corporal, áreas de actividad, sexo que están vinculados a la escala en el que las especies perciben e interactúan con la complejidad estructural de la vegetación a nivel individual (Ávila Cabadilla et al., 2012; Meyer et al., 2016, Rocha et al., 2017a, Rocha et al., 2017b).

Por ejemplo, se ha documentado que los murciélagos frugívoros neotropicales, tienden a ser capturados con mayor probabilidad en áreas fragmentadas, mientras que otras especies tienden a desaparecer, estos resultados coinciden con los obtenidos en este estudio ya que la mayoría de las especies pertenecen a este gremio trófico (Meyer et al., 2016).

Por el contrario observamos que los efectos de los asentamientos humanos y cobertura forestal tienen un efecto negativo en la diversidad filogenética, sin embargo, los pastizales tienen un efecto positivo, este patrón interesante puede deberse como anteriormente mencionamos las especies más abundantes en ambientes perturbados, suelen ser generalistas, como especies del género *Artibeus*, *Sturnira*, *Carollia*, *Glossophaga* que en nuestro estudio están filogenéticamente cercanas. A pesar del sesgo que pudiera generar la construcción de nuestro árbol filogenético (Bininda Emonds et al., 2007). se muestran resultados consistentes en la mayoría de nuestros análisis.

Otra posibilidad es estas especies son generalistas y pueden estar aprovechando los recursos que ofrece la vegetación de sucesión temprana que rodea a los pastizales para alimentarse o los espacios abiertos que ofrecen las matrices para desplazarse (Meyer et al., 2016, Klingbeil y Willig, 2009)

Un aspecto interesante que pudimos encontrar en los análisis y que de manera consistente apoyan nuestras sugerencias es que no solo encontramos patrones de respuesta de la estructura de los ensamblajes a las variables paisajísticas, sino también a las escalas de análisis.

Estos patrones nuevamente pueden estar explicados por las particularidades de cada especie en el uso de los recursos a nivel de población (Klingbeil y Willig, 2009), por ejemplo, algunas de las especies más abundantes que encontramos en este estudio pertenecen al género *Glossophaga* y *Sturnira* las cuales su área de actividad se encuentra entre los 500 y 600 metros respectivamente (Lemke, 1984; Fenton et al., 2000) y que no dependen tanto de la cantidad de bosque, si no que pueden alimentarse en espacios relativamente abiertos, por lo tanto esto podría explicar que la proporción de especies abundantes (factor de

equitatividad) haya estado mayormente asociado negativamente al grado de cobertura forestal en los paisajes de 1 y 4 kilómetros.

Y el grado de fragmentación, uno de los factores más importantes asociado positivamente al aumento de la abundancia de especies como *Artibeus* a escala de 8 kilómetros, minimizando el efecto de la configuración espacial en la abundancia gracias a la capacidad de vuelo, ya que un paisaje más fragmentado puede proveer de más recursos cuando viajan entre parches.

Para entender los cambios en la riqueza, diversidad y composición de los ensamblajes de especies es necesario comprender el papel de los rasgos funcionales en las especies involucradas ya que estos son los que influyen en las respuestas a las condiciones ambientales (Salgado-Negret, 2004, Violle, 2007).

La disminución de la diversidad funcional y el aumento de la diversidad filogenética en función del incremento de pastizales en paisajes de 8 Kilómetros puede estar relacionada paralelamente con la disminución de la equitatividad funcional en esta escala (debido al aumento de asentamientos humanos), ya que una baja equitatividad funcional implica que algunas partes del nicho funcional están siendo ocupadas pero subutilizadas, es decir que la presencia de especies que podrían estar realizando ciertas actividades esenciales para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos están ocupados pero no son funcionales (Mason et al., 2013). Esta idea la sostenemos por el hecho de que la mayoría de las especies que encontramos son frugívoros, y la presencia de especies raras fue casi nula, lo que implicaría un desplazamiento de estas por las más abundantes.

En esta escala (8 kilómetros) también observamos que la diversidad beta taxonómica y diversidad filogenética estuvieron asociadas positivamente con la estructura del paisaje, de tal manera que el recambio de especies que observamos a nivel regional puede ser una explicación a que la diversidad filogenética no se haya visto afectada con el incremento de pastizales ni el grado de fragmentación, esto nos permite sugerir que el filtrado ambiental y el recambio de especies pueden ser los mecanismos que están mediando la estructura del ensamblaje (Suzán et al., 2015, Morante-Filho et al., 2015).

Por último, observamos otro patrón relacionado con las escalas de análisis a 6 y 8 kilómetros, en donde la prevalencia de raba, diversidad filogenética, taxonómica, y funcional, riqueza

y abundancias del ensamblaje completo como del ensamble de hospederos, tuvieron fuertes asociaciones con los atributos del paisaje.

Este patrón de la escala de efecto (i.e. asociaciones más fuertes) indicaría que la estructura del ensamblaje de murciélagos de esta región depende más de características a escala de paisaje que a una escala local (unidad de paisaje de 1 kilómetro).

Estas asociaciones fueron tanto positivas como negativas en las variables, las cuales explicaremos a continuación.

Aunque a través de nuestra prueba de diagnóstico sólo nos obtuvimos datos sobre la respuesta inmune a la infección por virus de rabia y no sabemos si los individuos seropositivos están pasando por un proceso de infección de manera integral proponemos que la disminución de la diversidad taxonómica y riqueza en estas escalas se puede estar llevando a cabo un mecanismo de transmisión en específico como el efecto de dilución (Keasing et al., 2006).

Aunque pueda parecer contradictorio por haber obtenido valores de diversidad beta taxonómica y recambio altos, recordemos que la mayoría de especies capturadas son hospederos susceptibles, además de que la abundancia también aumentó en esta escala y los individuos seropositivos fueron de las especies más abundantes. Esta idea la sustentamos con la teoría epidemiológica en donde se sugiere que la proporción de individuos en una población que están infectados por un patógeno (prevalencia) es el resultado de la dinámica de transmisión entre infectados y huéspedes susceptibles. Además, a nivel de paisaje la transmisión de un patógeno depende también de la dispersión. (Anderson y May 1979; Suzán et al., 2015).

Con estos resultados apoyamos la hipótesis propuesta por Suzán y cols. (2015) en donde sugieren que especies hospedadoras generalistas se encuentren en muchos de los ensamblajes locales que forman una metacomunidad sobre un paisaje (mayor ocupación) en donde la dispersión de individuos hospederos (e.g. *Desmodus rotundus*) mantendría patógenos a escala de paisaje y menos comunidades diversas en sitios degradados (e.g. *Artibeus*). En consecuencia, el riesgo de enfermedades zoonóticas transmitida por especies hospedadoras generalistas puede ser más alto en áreas perturbadas.

Por otro lado, un paisaje perturbado podría favorecer las tasas de contacto debido al aumento de la abundancia y consecuentemente el intercambio de virus entre especies de murciélagos, favoreciendo la transmisión (Hernández-Martínez et al., 2018).

La diversidad funcional mostró estar relacionada positivamente con la prevalencia de rabia, los factores que consideramos en este estudio fueron rasgos de tipo respuesta (peso, longitud del antebrazo, gremio trófico, estrategia de forrajeo, hábitat de forrajeo y vulnerabilidad) y las especies que encontramos positivas a anticuerpos de la rabia tienen rasgos funcionales diversos, por ejemplo tienen un peso y longitud del antebrazo mayores (mayor cobertura de vuelo) en promedio que otras especies hospedadoras susceptibles (Norberg y Rayner 1987).

La pérdida de cobertura forestal natural en áreas urbanas y suburbanas parece estar relacionada con especies con una alta relación de aspecto y carga alar ya que estos rasgos favorecen el vuelo de alta velocidad y baja velocidad, coste energético, ideal para la explotación de entornos abiertos (Jung y Threlfall, 2016), por lo tanto los atributos funcionales de los individuos pueden mostrarnos información sobre la respuesta ante los cambios en el paisaje, cuales especies se adaptan y sobreviven en estos paisajes y por lo tanto con la prevalencia de enfermedades .

9.-Conclusiones

Sugerimos que estos resultados nos dan una aproximación de las características, taxonómicas y funcionales que pueden integrarse en futuras investigaciones en relación con la prevalencia de rabia en murciélagos. Sin embargo, una de las limitaciones de este trabajo es obtener índices de diversidad filogenética y funcional más precisos integrando rasgos funcionales respuesta específicos de las poblaciones de especie, construcción de un árbol filogenético más detallado con secuencias genéticas y la obtención de prevalencias a partir de diagnósticos moleculares de la presencia del virus.

Por otro lado, sugerimos que estos resultados pueden ser el preámbulo para futuras investigaciones encaminadas a estudios más particulares para evaluar la respuesta de poblaciones importantes en el mantenimiento y transmisión del virus de rabia como *Desmodus rotundus*. Puesto que podemos observar patrones definidos a nivel del ensamblaje

no se tiene información sobre la respuesta a nivel de poblaciones que puedan tener un papel importante en la transmisión del virus de rabia y su relación con la estructura del paisaje.

La implementación de modelos múltiples y análisis del paisaje como herramientas de análisis, así como la incorporación de los diferentes aproximaciones y componentes de la diversidad pueden ser de gran ayuda para en entendimiento de los mecanismos que influyen en la transmisión y mantenimiento de enfermedades con dinámicas ecológicas complejas como la rabia.

Nuestros resultados sobre las características del paisaje pueden apoyar investigaciones relacionadas con el diseño de estrategias de conservación para murciélagos a nivel de paisaje, sin embargo, los patrones obtenidos en este estudio pueden ser diferentes para otros grupos taxonómicos, por lo que es de suma importancia obtener información sobre la respuesta de especies ya sean hospederos, vectores o patógenos ante la transformación del paisaje.

El hecho de que los factores más importantes que determinan la estructura de ensamblajes de murciélagos hospederos sea el incremento de los asentamientos humanos y de pastizales inducidos, así como la reducción de hábitat, más que la fragmentación del hábitat, apoya la idea de que la preservación de extensiones de cobertura forestal en los trópicos no sólo es primordial para la conservación de especies si no también podría prevenir el aumento de la prevalencia de rabia en los trópicos.

El aumento de asentamientos humanos y pastizales, es decir la pérdida de hábitat, indica tener una influencia mayor en la transmisión del virus que las características ecológicas de las especies en la prevalencia de rabia, por lo que el estudio de la ecología del paisaje puede proporcionar información para entender, o esclarecer mecanismos o factores desconocidos intrínsecos en paisaje sobre la dinámica de transmisión y mantenimiento de la rabia y otras enfermedades zoonóticas.

Proponemos que el estudio e inclusión de los diferentes componentes de la biodiversidad (taxonómica, funcional y filogenética) en conjunto con análisis paisajísticos multiescalares permitirán entender dinámicas de transmisión y mantenimiento de diferentes enfermedades zoonóticas en paisajes antropizados.

Literatura citada

- Abundes-Gallegos, J., Salas-Rojas, M., Galvez-Romero, G., Perea-Martínez, L., Obregón-Morales, C. Y., Morales-Malacara, J. B., and Aguilar-Setién, A. (2018). Detection of dengue virus in bat flies (Diptera: Streblidae) of common vampire bats, *Desmodus rotundus*, in Progreso, Hidalgo, Mexico. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 18(1): 70-73.
- Allan, B. F et al. (2009). Ecological correlates of risk and incidence of West Nile virus in the United States. *Oecologia*, 155: 699–708.
- Aguirre A.A. and Sukumar R. (2016). *Tropical Conservation Perspectives on Local and Global Priorities*.
- Anderson R. M., and May R. M. (1979). Population biology of infectious diseases, I. *Nature*, 280:361–367.
- Aréchiga-Ceballos, N., Velasco-Villa, A., Shi, M., Flores-Chávez, S., Barrón, B., Cuevas-Dominguez, E., Aguilar-Setién, A. (2010). New rabies virus variant found during an epizootic in white-nosed coatis from the Yucatan Peninsula. *Epidemiology and Infection*, 138(11): 1586–1589.
- Arroyo-Rodríguez V., Rojas C., Saldaña-Vázquez RA., Stoner KE. (2016). Landscape composition is more important than landscape configuration for phyllostomid bat assemblages in a fragmented biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 198: 84-92.
- Arroyo-Rodríguez V., Moreno, C., Galán-Acedo C. (2017a). La ecología del paisaje en México: logros, desafíos y oportunidades en las ciencias biológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 42-51.
- Avila-Cabadilla L. D., Sanchez-Azofeifa G. A., Stoner K. E., Alvarez-Añorve M. Y., Quesada M., and Portillo-Quintero, C.A. (2012). Local and Landscape Factors Determining Occurrence of Phyllostomid Bats in Tropical Secondary Forests. *PLoS ONE*, 7(4), e35228.
- Baudry J., Burel, F., Aviron S., Martin M., Ouin A., Pain G. et al. (2003). Temporal variability of connectivity in agricultural landscapes: do farming activities help? *Landscape Ecology*, 18: 303–314.
- Beldomenico P. M., & Begon M. (2010). Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? *Trends in Ecology & Evolution*, 25(1): 21–27.

- Baselga A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global ecology and biogeography*, 19(1): 134-143.
- Baselga A., Orme D., Villeger S., De Bortoli J. & Leprieur F. (2013). betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package.
- Bevins S., Pappert R., Young J., Schmit B., Kohler D., Baeten L. (2016). Effect of storage time and storage conditions on antibody detection in blood samples collected on filter paper. *Journal of Wildlife Diseases*, 52(3).
- Benítez-Malvido J., Arroyo-Rodríguez V. (2008). Habitat fragmentation, edge effects and biological corridors in tropical ecosystems. In: *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. Del Claro K, Oliveira PS, Rico-Gray V, Ramirez A, Almeida AA, Bonet A, Scarano FR, Consoli FL, Morales FJ, Naoki J, Costello JA, Sampaio MV, Quesada M, Morris MR, Palacios M, Ramirez N, Marcal O, Ferraz RH, Marquis RJ, Parentoni R, Rodriguez SC, Luttge U (editors). International Commission on Tropical Biology and Natural Resources. UNESCO, Oxford, UK.
- Bininda-Emonds O. R., Cardillo M., Jones K. E., MacPhee R. D., Beck R. M., Grenyer R., Purvis A. (2007). The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, 446(7135): 507-512.
- Burnham K.P., Anderson D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical informationtheoretic approach*. Springer, New York.
- Brearley G., Rhodes J., Bradley A., Baxter G., Seabrook L., Lunney D., McAlpine C. (2012). Wildlife disease prevalence in human-modified landscapes. *Biological Reviews*, 88(2): 427–442.
- Calisher C. H., Childs J. E., Field H. E., Holmes K. V., & Schountz T. (2006). Bats: important reservoir hosts of emerging viruses. *Clinical microbiology reviews*, 19(3): 531-545.
- Captivo LE., Costa LA., Costa PM., Peixoto PP., Famadas KM., (2014). Composition of bats assemblages (Mammalia: Chiroptera) in tropical riparian forest. *Zoologia*, 31(4): 361-369.
- Constantine DG. Bat rabies and other Lyssavirus infections (2009). In: Blehert D, editor. Reston, Virginia: U.S. Geological Survey. p. 68.
- Chaves A.; Piche-Ovares M.; Ibarra-Cerdeña C.N.; Corrales-Aguilar E.; Suzán G.; Moreira-Soto A.; Gutiérrez-Espeleta G.A. (2021). Serosurvey of Nonhuman Primates in Costa Rica at the Human–Wildlife Interface Reveals High Exposure to Flaviviruses. *Insects*, 12: 554.
- Chatterjee S., Hadi A.S., Price B. (2000). *Regression analysis by example*. Wiley, Nueva York.

- Chua K. B., Goh K. J., Wong K. T., Kamarulzaman, A., Tan P. S. K., Ksiazek T. G., Tan C. T. (1999). Fatal encephalitis due to Nipah virus among pig-farmers in Malaysia. *The Lancet*, 354(9186): 1257–1259.
- Córdova-Tapia F., & Zambrano L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Ecosistemas*, 24(3): 78-87.
- Crawley M.J. (2007). *The R Book*. En: *Statistical Papers*. 2009. Imperial College London at Silwood Park, UK: 445–446.
- De Mattos CC, De Mattos CA, Loza-Rubio E, Aguilar-Setién A, Orciari LA, Smith JS. (1999). Molecular characterization of rabies virus isolates from Mexico: implications for transmission dynamics and human risk. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 61:587-97.
- Dobson, A. P. (2005). What Links Bats to Emerging Infectious Diseases? *Science*, 310 (5748): 628–629.
- Dunning J. B., Danielson B. J., Pulliam H. R. (1992). Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos*, 65(1): 169.
- Estrada A., Coates-Estrada, R., Meritt Jr., D. (1993). Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 16: 309–318.
- Evans K. L., Gaston K. J., Sharp S. P., McGowan A., Simeoni M., Hatchwell B. J. (2009). Effects of urbanisation on disease prevalence and age structure in blackbird *Turdus merula* populations. *Oikos*, 118(5): 774-782.
- Ezenwa V. O., Milheim L. E., Coffey M. F., Godsey M. S., King R. J., Guptill, S. C. (2007). Land cover variation and West Nile virus prevalence: patterns, processes, and implications for disease control. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 7(2): 173-180.
- Faust CL., McCallum HI., Bloomfield LS., Gottdenker NL., Gillespie TR., Torney CJ., Plowright RK. (2018). Pathogen spillover during land conversion. *Ecology Letters*, 21(4): 471–483.
- FAO (2020). *Situación de los bosques del mundo*. Organización de las Naciones Unidas, Roma.
- Fahrig L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34:487–515.

- Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F. G., Crist T. O., Fuller R. J. Martin J.L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2).
- Fahrig L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9): 1649–1663.
- Farneda ZF., Rocha R., Lopez-Baucells A., Groenenberg M., Silva I., Palmeirim M.J., Bobrowiec P., Meyer C., (2015). Trait-related responses to habitat fragmentation in Amazonian bats. *Journal of Applied Ecology*, 52: 1381–1391.
- Fenton, M. B., et al. 2000. Roosts used by *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Belize. *Biotropica*, 32:729–733.
- Foley J. A., R. DeFries G. P., Asner C., Barford G., Bonan S. R. et al. (2005). Global Consequences of land use. *Science*, 309:570–574.
- Galán-Acedo C., Arroyo-Rodríguez V., Estrada A., Ramos-Fernández G. (2018). Drivers of the spatial scale that best predict primate responses to landscape structure. *Ecography*.
- Garcés-Ayala, F., Aréchiga-Ceballos, N., Ortiz-Alcántara, J. M., González-Durán, E., Pérez-Agüeros, S. I., Méndez-Tenorio, A., Ramírez-González, J. E. (2017). Molecular characterization of atypical antigenic variants of canine rabies virus reveals its reintroduction by wildlife vectors in southeastern Mexico. *Archives of Virology*, 162(12): 3629-3637.
- García-Morales R., Badano E. I., y Moreno C. E. (2013). Response of Neotropical Bat Assemblages to Human Land Use. *Conservation Biology*, 27(5): 1096–1106.
- García-Morales R., Moreno C.E., Badano E.I., Zuria I., Galindo-González J., Rojas-Martínez A.E., et al. (2016). Deforestation Impacts on Bat Functional Diversity in Tropical Landscapes. *Plos one*, 11 (12).
- George D. B., Webb C. T., Farnsworth M. L., O’Shea T. J., Bowen R. A., Smith D. L., Rupprecht C. E. (2011). Host and viral ecology determine bat rabies seasonality and maintenance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(25): 10208–10213.
- Gibb R., Redding D.W., Chin K.Q. (2020). Zoonotic host diversity increases in human-dominated ecosystems. *Nature*, 584: 398–402.
- Gottdenker N. L., Streicker D. G., Faust C. L., Carroll C. R. (2014). Anthropogenic land use change and infectious diseases: a review of the evidence. *EcoHealth*, 11(4): 619-632.
- Gorresen P. M., & Willig, M. R. (2004). Landscape responses of bats to habitat fragmentation in atlantic forest of paraguay. *Journal of Mammalogy*, 85(4): 688–697.

- Gras P., Knut S., Börner K., Marescot L., Benhaïem S., Aue A., Wittstatt U., Kleinschmit B., Kramer-Schadt S. (2018). Landscape Structures Affect Risk of Canine Distemper in Urban Wildlife. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6.
- Grey T.N.E., Borey R., Hout S.K., Chamnan H., Collar N., Dolman, P.K. (2008). Generality of models that predict the distribution of species: conservation activity and reduction of model transferability for a threatened bustard. *Conservation Biology*, 23: 433–439.
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2020). iNEXT: Interpolation and Extrapolation for Species Diversity. R package version 2.0.
- Hayman DT., Bowen RA., Gryan PM., McCracken GF., O’Shea T., Peel AJ., Gilbert A., Webb CT., Wood JL. (2012). Ecology of Zoonoses and Public Health, 60: 2-21.
- Hans H.-J., Wen H., Zhou C.-M., Chen F.F., Luo L.M., Liu J., Yu, X.J. (2015). Bats as reservoirs of severe emerging infectious diseases. *Virus Research*, 205, 1–6.
- Heer K., Helbig-Bonitz M., Fernandes R. G., Mello M. A. R., Kalko E. K. V. (2015). Effects of land use on bat diversity in a complex plantation–forest landscape in northeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 96(4): 720–731.
- Hernández-Martínez J., Morales J., Alvarez M., Amador Sergio., Oyama K., Avila Cabadilla, L., (2018). Drivers potentially influencing host–bat fly interactions in anthropogenic neotropical landscapes at different spatial scales. *Parasitology*.
- Jones BA., Grace D., Kock R., Alonso S., Rushton J., Said MY., McKeever D., Mutua F., Young J., McDermott J., Pferffer DU. (2013). Zoonosis emergence linked to agricultural intensification and environmental change, *Proceedings of the national academy of sciences*, 10: 1.-6.
- Jones C., W.J. Mcshea, M.J. Conroy y T.H. Kunz. (1996). Capturing Mammals. In: *Measuring and Monitoring Biological Diversity Standard Methods for Mammals* (De Wilson, FR Cole, JD Nichols, R Rudran y MS Foster, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington. 115-155.
- Jost L. (2010). The relation between evenness and diversity. *Diversity*. 2, 207-232.
- Jost L. (2006). Entropy and Diversity. *Oikos*, 133: 363–275.
- Jung K., Threlfall CG. (2016). Urbanisation and Its Effects on Bats: A Global Meta-Analysis. In: *Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a Changing world*. Voigt C.C., Kingston T., Ed. Springer, Londres, 13-33.

- Keesing F., Holt R. D., Ostfeld R. S. (2006). Effects of species diversity on disease risk. *Ecology letters*, 9(4): 485-498.
- Keesing F., Belden L. K., Daszak P., Dobson A., Harvell C. D., Holt, R. D., Ostfeld R. S. (2010). Impacts of biodiversity on the emergence and transmission of infectious diseases. *Nature*, 468(7324): 647–652.
- Lavorel S., Garnier E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 16 (5).
- Laurance W.F., Camargo J.L.C., Luizao R.C.C., Laurance S.G, Pimm S.L., Bruna E.M., Stouffer P.C, Williamson G.B., Benitez-Malvido J., Vasconcelos H.L., Van Houtan K.S., Zartman C.E., Boyle S.A., Didham R.K., Andrade A., Lovejoy T.E. (2011) The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biology and Conservation*, 144:56–67.
- Laliberté E., Legendre P., Shipley B., Laliberté M. E. (2014). Package ‘FD’. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- Lemke, T. O. (1984). Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology*, 65(2): 538-548.
- Luck G. W., S. Lavorel S. McIntyre, y K. Lumb. (2012). Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. *Journal of Animal Ecology*, 81:1065-1076.
- Kembel S. (2010). An introduction to the picante package. Retrieved from picante. r-forge. r-project.
- Kunz T.H. (1988). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Kosoy M. et al. (1997). Distribution, diversity, and host specificity of *Bartonella* in rodents from the Southeastern United States. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 57: 578–588.
- Mason N. W. H., F. de Bello, D. Mouillot S. Pavoin, and S. Dray. (2013). A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24:794-806.
- Martin L. B., Hawley D. M., Ardía D. R. (2011). An introduction to ecological immunology. *Functional Ecology*, 25(1): 1–4
- McCallum H., and A. Dobson. (2002). Disease, hábitat fragmentation and conservation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 269:2041–2049.

- Mello, M., E. Kalko, W. Silva. 2008. Diet and Abundance of the Bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a Brazilian Montane Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy*, 89 (2): 485-492.
- Medellín R.A., Equihua M., Amin MA. (2008a). Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforest, *Conservation biology*, 4(6); 1666-1675.
- Medellín R., Arita H. T., Sánchez H. O. (2008b). Identificación de Los Murciélagos de México. Clave de Campo. México D.F.: Instituto de Ecología, UNAM.
- Meyer C. F. J., Struebig M. J., Willig M. R. (2015). Responses of Tropical Bats to Habitat Fragmentation, Logging, and Deforestation. *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*, 63–103.
- Miguet P., Jackson H.B., Jackson N.D., Martin A.E., Fahrig L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology*, 31:1177–1194.
- Milholland M. T., Castro-Arellano I., Suzán G., Garcia-Peña G. E., Lee T. E., Rohde R. E., Mills, J. N. (2018). Global diversity and distribution of hantaviruses and their hosts. *Ecohealth*, 15(1): 163-208.
- Mouquet N., Munguia P., Kneitel J. M., Miller T. E. (2003). Community assembly time and the relationship between local and regional species richness. *Oikos*, 103(3): 618-626.
- Moratelli R., Calisher CH. (2015). Bats and zoonotic viruses: can we confidently link bats with emerging deadly viruses? *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 110 (1): 1-22.
- Morante-Filho J. C., Arroyo-Rodríguez V., Faria, D. (2015). Patterns and predictors of β -diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: a multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *Journal of Animal Ecology*, 85(1): 240–250.
- Moreno C. E., and Halffter, G. (2001). Spatial and temporal analysis of α , β and γ diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, 10(3): 367-382.
- Morrison, D. W. (1980). Foraging and Day-Roosting Dynamics of Canopy Fruit Bats in Panama. *Journal of Mammalogy*, 61(1): 20–29.
- Murray K. A., and Daszak P. (2013). Human ecology in pathogenic landscapes: two hypotheses on how land use change drives viral emergence. *Current Opinion in Virology*, 3:79–83.
- Nadin-Davis S.A., Huang W., Armstrong J., Casey G.A., Bahloul C., Tordo N., Wandeler A.I. (2001). Antigenic and genetic divergence of rabies viruses from bat species indigenous to Canada. *Virus Research*, 74(1–2): 139–156.

- Nieto-Rabiela F, Suzán G, Rico- Chavez, Wiratsudakul A. (2018). Viral metacommunities associated to bats and rodents at different spatial scales. *Community Ecology* 19(2): 168-175.
- Neuweiler G. 2000. *The Biology of the Bats*, Oxford, Oxford University Press.
- Neter J., Wasserman W., Kutner M.H. (1990). *Applied linear statistical models*. Irwin, Chicago.
- Norberg U. M., & Rayner J. M. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 316 (1179): 335-427.
- Olival K. J., Epstein J. H., Wang L.F., Field H. E. Daszak, P. (2012). Are Bats Exceptional Viral Reservoirs? In: Aguirre, A. A., Ostfeld, R. S., and Daszak, P. (Eds.), *New Directions in Conservation Medicine. Applied Cases of Ecological Health*, (195–212). New York: Oxford University Press.
- O’Shea TJ, Bowen RA, Stanley TR, Shankar V, Rupprecht CE (2014) Variability in Seroprevalence of Rabies Virus Neutralizing Antibodies and Associated Factors in a Colorado Population of Big Brown Bats (*Eptesicus fuscus*). *PLoS ONE*, 9(1): e86261.
- Okanga S., Cumming G. S., Hockey, P. A. (2013). Avian malaria prevalence and mosquito abundance in the Western Cape, South Africa. *Malaria Journal*, 12(1): 370.
- Patz J. A., Daszak P., Tabor G. M., Aguirre A. A., Pearl M., Epstein J. (2004). Unhealthy Landscapes: Policy Recommendations on Land Use Change and Infectious Disease Emergence. *Environmental Health Perspectives*, 112(10): 1092–1098.
- Ralph C.J., G.R. Geupel Pyle, Peter M., Thomas E., DeSante D.F; Milá B. (1996). *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Albany,CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, p 46.
- Ranjan K. Prasad M., Prasad G. (2016). Bats: Carriers of zoonotic viral and emerging infectious diseases. *Journal of experimental biology and Agricultural Sciences*. 4; 291-306.
- Rzedowski J. 2006. *Vegetación de México*. 2006. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Rico- Chavez O., Suzán A.G. Ojeda F.R., Sotomayor B.J., Zambrana T.C., Loza-Rubio E., Aguirre A.A. (2015). Viral diversity of bat communities in human- dominated landscapes in Mexico. *Veterinaria Mexico OA*. 2(1): 2-22.

- R Core Team. (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rocha R., Ferreira D. F., López-Baucells A., Farneda F. Z., Carreiras J. M. B., Palmeirim J. M., Meyer, C. F. J. (2017a). Does sex matter? Gender-specific responses to forest fragmentation in Neotropical bats. *Biotropica*, 49(6).
- Rocha R., Ovaskainen O., López-Baucells A., Farneda F. Z., Ferreira D. F., Bobrowiec P. E. D., Meyer, C. F. J. (2017b). Design matters: An evaluation of the impact of small man-made forest clearings on tropical bats using a before-after-control-impact design. *Forest Ecology and Management*, 40: 8–16.
- Rulli M. C., Santini M., Hayman D. T., D’Odorico P. (2017). The nexus between forest fragmentation in Africa and Ebola virus disease outbreaks. *Scientific reports*, 7(1): 1-8.
- Rubio AV, Avila-Flores R, Suzán G. 2014. Responses of small mammals to habitat fragmentation: epidemiological considerations for rodent-borne hantaviruses in the Americas. *EcoHealth*.
- Schmidt K. A., and Ostfeld, R. S. (2001). Biodiversity and the dilution effect in disease ecology. *Ecology*, 82(3): 609–619.
- Suzán G., Esponda F., Carrasco-Hernández G., and Aguirre A. A. (2012). Habitat fragmentation and disease ecology. In A. A. Aguirre, R. S. Ostfeld, P. Daszak, eds. *New directions in conservation medicine: applied cases of ecological health*. Oxford University Press, New York, NY. pp. 135–150.
- Suzán G., Marcé E., Giermakowski J. T., Mills, J. N., Ceballos G., Ostfeld R. S., et al. (2009). Experimental Evidence for Reduced Rodent Diversity Causing Increased Hantavirus Prevalence. *PloS one*, 4(5).
- Suzán G., García-Peña G., Castro-Arellano I., Rico-Chavez O., Rubio A. et al. (2015). Metacommunity and phylogenetic structure determine wildlife and zoonotic infectious disease pat-terns in time and space. *Ecology and Evolution*, 2, 5 (4): 865-873.
- Streicker D. G., Turmelle A. S., Vonhof M. J., Kuzmin I. V., McCracken G. F., and Rupprecht C. E. (2010). Host phylogeny constrains cross-species emergence and establishment of rabies virus in bats. *Science*, 329: 676–679
- Trimarchi C.V., Debbie J.G. (1977). Naturally occurring rabies virus and neutralizing antibody in two species of insectivorous bats of New York state. *Journal of wildlife diseases*, 13(4): 366–369.

- Vaz V. C., D'andrea P. S., Jansen A. M. (2007). Effects of habitat fragmentation on wild mammal infection by *Trypanosoma cruzi*. *Parasitology*, 134(12).
- Velasco-Villa A., Orciar L. A., Juarez-Islas, V., Gomez-Sierra M., Padilla-Medina I., Flisser, A., Souza V., Castillo, A., Franka R., Escalante-Mane M., Sauri- Gonzalez I., and Rupprecht C. E. (2006). Molecular diversity of rabies viruses associated with bats in Mexico and other countries of the Americas. *Journal of Clinical Microbiology*, 44:1697–1710.
- Violle C., Navas ML., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. (2007). Let the concept of trait be functional. *Oikos*, 116: 882-892.
- Whittingham M.J., Swetnam R.D., Wilson J.D., Chamberlain D.E., Freckleton R.P. (2005). Habitat selection by yellowhammers emberiza citronella on lowland farmland at two spatial scales: implications for conservation management. *Journal of Applied Ecology*, 42: 270–280.
- Wilkinson D. A., Marshall J. C., French N. P., Hayman D. T. S. (2018). Habitat fragmentation, biodiversity loss and the risk of novel infectious disease emergence. *Journal of The Royal Society Interface*, 15(149).
- Whittaker R. H. (1960). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21: 213–251.
- Zarza, H., Martínez-Meyer, E., Suzán, G., Ceballos, G. (2017). Geographic distribution of *Desmodus rotundus* in Mexico under current and future climate change scenarios: Implications for bovine paralytic rabies infection. *Veterinaria México OA*, 4(3).

Material suplementario

Cuadro 1.- Valores del cálculo de completitud del muestreo de murciélagos por sitio y por estado.

Estado	Sitio	Sample completeness SC (%)
Yucatán	1	0.991
Yucatán	2	0.987
Yucatán	3	0.986
Yucatán	4	1
Yucatán	5	1
Veracruz	6	1
Veracruz	7	1
Veracruz	8	1
Veracruz	9	0.988
Veracruz	10	0.986
Campeche	11	0.909
Campeche	12	0.977
Campeche	13	0.957
Campeche	14	0.855

Cuadro 2.- Valores de abundancia, riqueza total q_0 , exponencial de la entropía de Shannon (q_1), diversidad funcional (FDiv), filogenética (PD), equitatividad (EFC) y equitatividad funcional (FEve) del ensamble completo de murciélagos y abundancia (SabdH), riqueza (Hq_0) y exponencial de la entropía de Shannon (Hq_1) y factor de equitatividad (EFH) del ensamble de hospederos susceptibles al virus de rabia por sitio y estado.

Estado	Sitio	Sabd	q_0	q_1	SabdH	Hq_0	Hq_1	EFH	EFC	FEve	FDiv	PD
Yucatán	1	107	10	5.40777	96	7	4.075427	0.42857143	0.3666026	0.6202353	0.86078731	247.7
Yucatán	2	230	9	3.203805	223	6	2.816132	0.34392167	0.24362833	0.66290842	0.94832338	224.6
Yucatán	3	288	12	6.838157	237	9	5.474771	0.50286033	0.47245383	0.28395499	0.78922773	241.4
Yucatán	4	98	8	4.721576	94	7	4.222405	0.41224229	0.390026	0.56198147	0.89035893	182.1
Yucatán	5	103	6	2.718573	103	6	2.718573	0.31591333	0.31591333	0.49433815	0.93076307	138.6
Veracruz	6	126	4	2.620473	126	4	2.620473	0.522925	0.522925	0.09544736	0.92162964	88.4
Veracruz	7	148	11	7.591819	131	8	6.045499	0.61730213	0.544957	0.49264994	0.74256591	201.6
Veracruz	8	87	6	3.619249	86	5	3.447789	0.5805338	0.4949	0.33617245	0.90731302	157.6
Veracruz	9	168	11	3.766242	159	7	3.050707	0.28565786	0.20244736	0.5467972	0.92377349	222
Veracruz	10	219	18	7.846393	167	9	4.683939	0.39130922	0.29582544	0.60219531	0.82213856	315.7
Campeche	11	32	9	6.957548	31	8	6.41639	0.68642863	0.64646467	0.47313445	0.72102482	143
Campeche	12	85	14	10.059945	79	10	8.234821	0.7132571	0.58313157	0.57366938	0.59741646	250.4
Campeche	13	19	6	5.03434	12	5	4.559014	0.8470588	0.72489967	0.31612506	0.51499757	116
Campeche	14	34	10	6.439761	29	6	4.324757	0.58647133	0.4699187	0.6274584	0.85601161	171.7

Cuadro 7.- Porcentajes de cobertura forestal (FC) y grado de fragmentación (FG) para cada sitio en los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán en las diferentes unidades paisajísticas (escalas). En las casillas verdes se muestran los valores de cobertura forestal, en las casillas azules se muestran los valores del grado de fragmentación. En rojo se marcan los valores más altos de cobertura forestal y grado de fragmentación y en negritas los valores más bajos de cobertura forestal y grado de fragmentación.

Estado	Sitio	1 km		2 km		4 km		6 km		8 km		10 km	
		FC	FG										
Yucatán	1	20.6969108	0.10520611	34.2637734	0.11072874	44.6324233	0.05714422	48.3810212	0.04141454	47.8500758	0.03912573	47.0429754	0.03746013
Yucatán	2	60.9736658	0.05101065	54.7167106	0.04938547	50.8279428	0.0513669	64.9278931	0.03226674	68.1607259	0.02453792	72.3901045	0.01872948
Yucatán	3	61.1840847	0.01912899	57.988736	0.04540639	56.9717641	0.03862749	62.8975565	0.02575157	65.628542	0.02215131	67.5776079	0.02142032
Yucatán	4	77.4324152	0.00956389	51.1684216	0.03183091	38.1816444	0.06171881	50.1922703	0.04344441	58.835957	0.03444003	59.6620908	0.03998869
Yucatán	5	64.8006111	0.0235747	74.5952489	0.0230945	72.7437906	0.03137485	73.9810835	0.03179836	76.4639715	0.02374781	74.4652036	0.02458906
Veracruz	6	0.5789422	0.01909855	3.92387775	0.0318948	5.93535145	0.03845504	8.48265679	0.0423415	9.97011603	0.04947441	9.82013612	0.05619251
Veracruz	7	32.9021906	0.88084089	39.0927329	0.81064483	58.9538673	0.27328333	58.4199978	0.17577011	57.0404714	0.15562191	54.9215596	0.169
Veracruz	8	21.477232	0.32193172	18.2147568	0.36991401	20.6838097	0.32784283	23.7760404	0.2610933	25.1140396	0.21004545	23.9950403	0.16876549
Veracruz	9	33.6564826	0.05222614	33.3909527	0.05544503	29.2470034	0.08312975	33.6717304	0.07630578	33.3910266	0.07859385	33.2091486	0.07629116
Veracruz	10	25.1480225	0.12309287	25.140081	0.0874	21.6745717	0.0606	18.9954071	0.116	18.6044629	0.0428	22.0608235	0.0349
Campeche	11	16.9799859	0.07353411	31.4369703	0.06630081	45.8642804	0.03014839	41.3371158	0.02848363	43.4335902	0.02954751	45.4460217	0.02905775
Campeche	12	18.4732531	0.03839263	19.1122978	0.15097113	33.5242429	0.03836386	33.2089453	0.03729865	31.6017619	0.05381494	29.2763322	0.03609869
Campeche	13	18.3479509	0.04146069	38.3148665	0.02710243	43.327363	0.02550192	51.6745835	0.02204623	61.1900851	0.0173807	64.9623616	0.01507804
Campeche	14	74.7750048	0.022333995	65.8462103	0.01355467	52.38081	0.02052938	52.7994919	0.02223577	52.52713	0.02202487	52.5502999	0.02155292

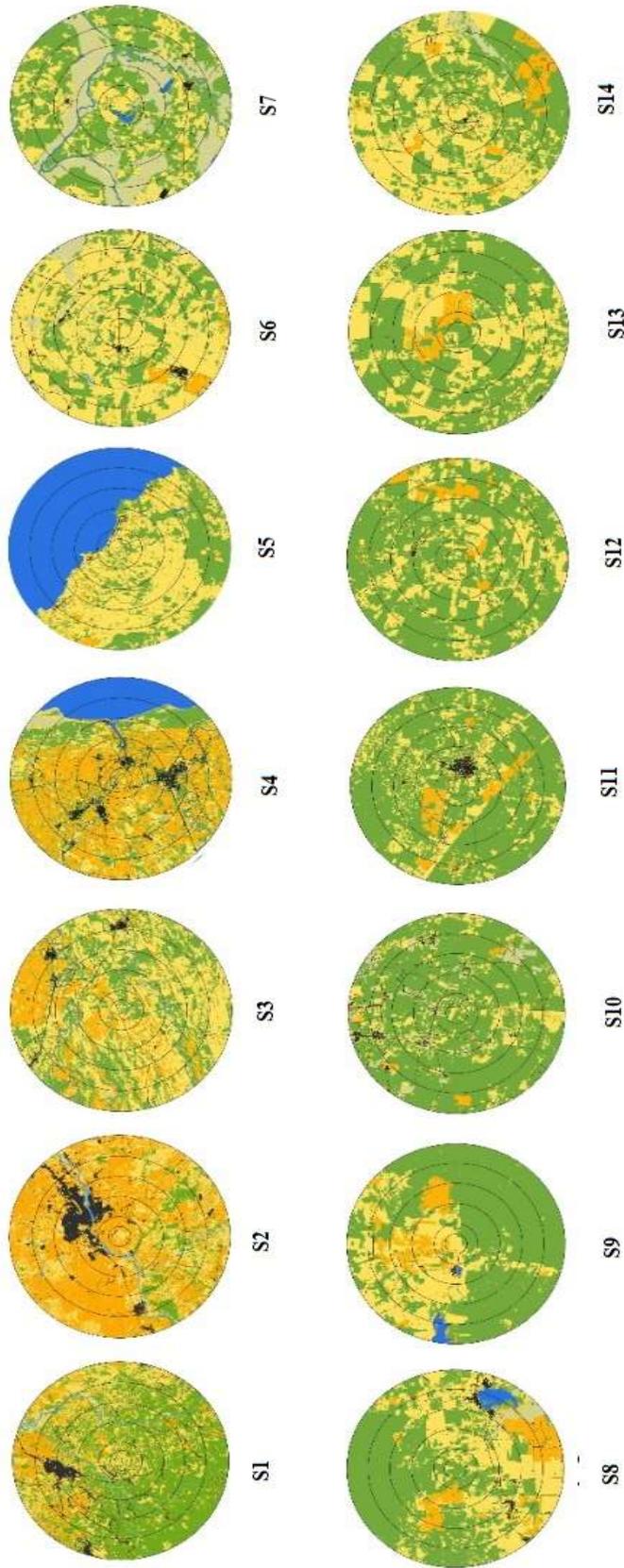
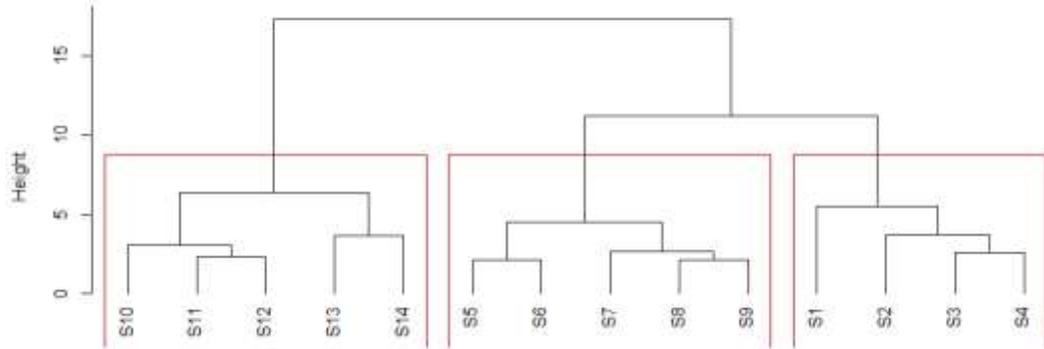


Figura 2.-Sitios de muestreo en los estados de Veracruz, Campeche y Yucatán. Se muestran seis buffers concéntricos en cada sitio de muestreo (centro geográfico). Cada buffer delimita un paisaje diferente de 1,2 4, 6, 8 y 10 km respectivamente alrededor de cada sitio

A)



B)

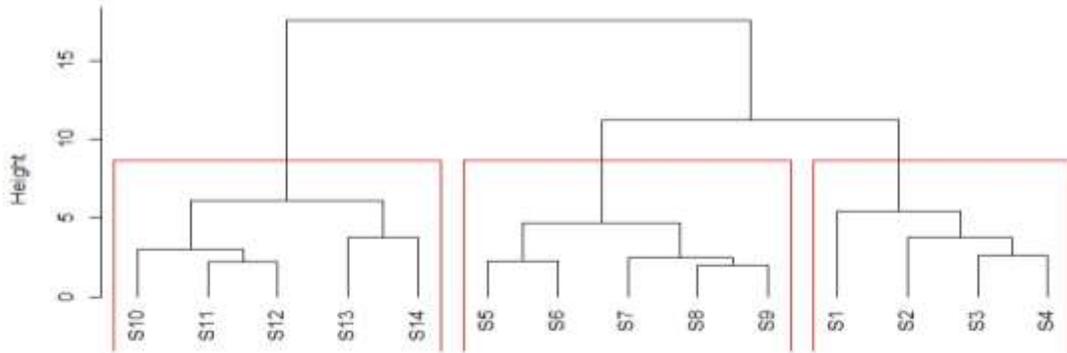


Figura 3.- Dendogramas generados a partir de las matrices de la diversidad beta taxonómica del ensamble completo de murciélagos (A) y el ensamble de murciélagos hospederos susceptibles (B)