



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

**DETECCIÓN DE POTENCIALES INTERACCIONES ENTRE
VERTEBRADOS Y VIRUS DETECTADOS EN PATOS
SILVESTRES DE MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
MÉDICA VETERINARIA ZOOTECNISTA

PRESENTA

DANIELA HEREDIA TOLUMES

Asesores:

Dr. Gary García Espinoza

Dr. Oscar Rico Chávez



Ciudad Universitaria, Cd. Mx.

Octubre, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente a cada una de las personas que me acompañaron, apoyaron, motivaron y enseñaron durante este emocionante viaje académico.

CONTENIDO

1. RESUMEN.....	6
2. INTRODUCCIÓN	7
3. JUSTIFICACIÓN.....	10
4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
5. HIPÓTESIS.....	11
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
6.1. Red observada (virus - aves anseriformes).....	12
6.1.1. Construcción de la red observada.	14
6.1.2. Identificación de especies claves	14
6.2. Red potencial (virus-vertebrados).....	15
6.2.1. Construcción de la base de datos	15
6.2.2. Construcción de la red potencial	16
6.2.3. Identificación de especies clave	16
6.2.4. Detección de Comunidades	17
6.2.5. Relación entre riqueza viral y riqueza de hospederos	17
7. RESULTADOS.....	18
7.1. Red Observada.....	18
7.2. Red Potencial	23
8. DISCUSIÓN.....	42
8.1. Red Observada.....	42
8.2. Red Potencial	45
9. CONCLUSIONES	56
10. GLOSARIO.....	57
11. REFERENCIAS.....	63

Índice de Figuras

Figura 1. Red observada.	19
Figura 2. Red potencial..	24
Figura 2a. Red potencial colapsada Hospedero-Hospedero	28
Figura 2b. Red potencial colapsada Virus-Virus	29
<i>Figura 3. a) Red Observada y b) Red potencial.</i>	32
Figura 4 Comunidades seleccionadas de la Red potencial.....	40
Figura 5. Riqueza viral por comunidad.....	41
Figura 6. Sub red del nodo <i>Anas platyhynchos</i>	43
Figura 7. Sub red del nodo <i>Avian leukosis virus</i>	44
Figura 8. Sub red del nodo <i>Suid alphaherpesvirus</i>	49
Figura 9. Sub red del nodo <i>Bos taurus</i>	50
Figura 10. Sub red de la comunidad “peces”.	52
Figura 11. Red Potencial.	55

Índice de cuadros

Cuadro 1. Distribución de los diferentes tipos de nodos de la red observada	20
Cuadro 2. Valores de centralidad de nodos aves en la red observada en orden decreciente al valor de centralidad de grado.	21
Cuadro 3. Valores de centralidad de nodos virus en la red observada en orden decreciente al valor de centralidad de grado.	22
Cuadro 4. Número de nodos por tipo y familia en red potencial.	23
Cuadro 5. Nodos virus que interactúan con el nodo humano (Homo sapiens) y por los menos un nodo hospedero más.	25
Cuadro 6. Lista de los 15 nodos hospederos con mayores valores de centralidad de Grado (degree) en la red potencial en orden decreciente.	33
Cuadro 7. Lista de los 15 nodos virus con mayores valores de centralidad de Grado (degree) dentro de la red potencial en orden decreciente.	34
Cuadro 8. Lista de los 15 nodos con mayores valores de centralidad de intermediación (betweensness) dentro de la red potencial en orden decreciente.	35
Cuadro 9. Lista de los 15 nodos con mayores valores de centralidad de vector propio (eigenvector) dentro de la red potencial en orden decreciente.	36
Cuadro 10. Comunidades seleccionadas de la red potencial.	41

1. RESUMEN

Los virus representan, sin duda, una de las fuentes más abundantes de diversidad genética en nuestro planeta. A pesar de los notables avances en su investigación, nuestro conocimiento sobre la riqueza viral asociada a hospederos vertebrados sigue siendo limitado.

Por otro lado, las aves han mostrado ser excelente modelo para estudiar la riqueza viral. Esto se debe a que poseen una alta diversidad de especies y presentan características biológicas, inmunológicas y ecológicas que les permiten actuar como hospederos de enfermedades virales o participar en la transmisión a otras especies. En México, se han realizado esfuerzos para describir la diversidad viral, especialmente en el contexto de aves acuáticas, lo que ha resultado en la obtención de secuencias de diferentes familias virales.

El presente estudio toma como base un reporte de viroma para analizar la diversidad viral asociada a aves de la familia Anatidae presentes en la cuenca de Lerma-Santiago, México y explorar el potencial de diversidad de hospederos vertebrados en relación con los virus pertenecientes a las familias *Herpesviridae*, *Alloherpesviridae*, *Adenoviridae*, *Retroviridae* y *Myoviridae*.

Mediante el uso de análisis de redes obtuvimos una proyección real de la interacción viral dentro de las diferentes especies de aves de la familia Anatidae presentes en la cuenca de Lerma-Santiago, México, así como una proyección potencial de esta interacción vírica con especies vertebradas presentes en México.

Los resultados obtenidos, si bien evidencian la deficiencia en la investigación y consiguiente falta de información relativa a la diversidad viral, también reafirman, mediante las métricas de centralidad, que los animales domésticos, especialmente aquellos utilizados en la producción, desempeñan un rol de suma relevancia en el intercambio viral.

2. INTRODUCCIÓN

México, como país megadiverso, destaca por su extraordinaria riqueza en términos de especies de flora y fauna, las cuales no solo son manifestaciones visibles de la diversidad natural, sino también constituyen un sistema genético altamente heterogéneo, que, en conjunto, forma una compleja red de ecosistemas (1). En este contexto de diversidad ecológica, los humedales emergen como elementos cruciales en el panorama mexicano.

La definición de "humedal" ha sido abordada desde diversas perspectivas. Desde un enfoque ecológico y con fines prácticos, los humedales se pueden definir como áreas en las cuales el nivel del agua está cerca de, justo al, o encima del nivel de la superficie del terreno. Estos sitios tienden a presentar áreas de superficie acuática despejada, conocidas como espejos de agua, lo cual resulta especialmente atractivo para una gran variedad de aves durante sus procesos migratorios (2).

En general, los ecosistemas tienden a mostrar una cierta tendencia de estabilidad aparente dentro de plazos medios, a escala humana, sin embargo hay que tomar en cuenta que son entidades cambiantes cuya trayectoria ecológica resulta determinada por los efectos de perturbaciones que de manera periódica o circunstancial se presentan en ellos y los ecosistemas acuáticos no son una excepción a este fenómeno. La presencia humana, la introducción de especies exóticas y otros factores antropogénicos representan riesgos significativos lo que a su vez pone en riesgo a las especies autóctonas del ecosistema, ya que al no haber interactuado previamente con especies foráneas, podrían enfrentar la depredación y el desplazamiento por competencia ecológica, así como el riesgo de exposición a patógenos que no formaban parte de su entorno original (1).

En México, destaca la importancia de la colección de humedales que conforman la cuenca de Lerma-Santiago. Esta región se posiciona como la segunda cuenca más relevante del país en términos económicos, sociales y ambientales. Su extensión

abarca la Altiplanicie Meridional y atraviesa un total de nueve entidades federativas (3). Más allá de su dimensión geográfica, esta cuenca alberga una riqueza significativa de fauna y flora acuáticas. Entre sus componentes se encuentran numerosas especies endémicas y en peligro de extinción. Además, desempeña un papel fundamental en el sostén de las comunidades de aves acuáticas migratorias (4).

En 2010 García-Espinosa y colaboradores, describieron la riqueza y abundancia de especies de aves en un el humedal que lleva por nombre “Bordo” y que conforma parte de la cuenca de Lerma-Santiago. Se identificaron un total de 23 especies de aves acuáticas, en su mayoría pertenecientes a la familia Anatidae (5). Posteriormente, en el año 2016, dentro de la misma cuenca Lerma-Santiago ahora en los humedales “laguna Chiconahuapan” y “laguna Chignahuapan” llevaron a cabo un nuevo estudio denominado “*Fecal virome composition of migratory wild duck species*” (6). El propósito de ese estudio fue conocer la diversidad viral asociada a las aves acuáticas de la zona, logrando describir el viroma relacionado con virus de las familias *Herpesviridae*, *Alloherpesviridae*, *Adenoviridae*, *Retroviridae* y *Myoviridae*. El viroma es el componente viral del microbioma e incluye los virus eucariotas, bacteriófagos y aquellos que afectan a los hospederos, así como los elementos genéticos virales presentes en el genoma del hospedero (7).

El viroma global (conjunto de todos los virus de la biosfera) es uno de los componentes menos documentados de la biodiversidad mundial. Se estima que hay al menos 40,000 especies de virus que son capaces de infectar a los mamíferos, de los cuales miles pueden probablemente infectar a los humanos (8) y otros miles, si no es que millones, están distribuidos por el árbol de la vida. Actualmente se tienen documentados algunos virus capaces de infectar a otras clases de hospederos como lo son virus de la gripe, como los coronavirus que circulan entre aves, mamíferos terrestres y cetáceos (9); del mismo modo, el virus del Nilo Occidental, el cual, infecta a humanos, otros mamíferos, aves (10) e incluso a algunos reptiles y anfibios (11). En este sentido, el viroma mundial forma una amplia y enmarañada

red de interacciones entre especies, una red que está muy poco documentada (12) y mucho menos estudiada.

Dentro de la gran diversidad de vertebrados, las aves exhiben una alta diversidad de especies (13) y cuentan con características biológicas, inmunológicas y ecológicas que les permiten actuar como vehículos para la diseminación de patógenos, actuar como hospederos amplificadores de enfermedades, o ser fuente directa de virus emergentes en la transmisión a otras especies (14), por lo anterior, las aves son un excelente parteaguas para un estudio multi hospedero. El presente estudio toma como base los resultados obtenidos del estudio realizado por García-Espinosa y colaboradores (2016) con el propósito de analizar la diversidad viral asociada a aves de la familia Anatidae presentes en la cuenca de Lerma-Santiago, México y explorar el potencial de diversidad de hospederos vertebrados presentes en México vinculados a virus pertenecientes a las familias *Herpesviridae*, *Alloherpesviridae*, *Adenoviridae*, *Retroviridae* y *Myoviridae*.

En los últimos años, se ha utilizado el modelo de análisis de redes para cuantificar las interacciones entre dos o más especies de vida libre, demostrando ser una herramienta altamente eficaz para este tipo de estudios, permitiendo describir y cuantificar la interacción y en algunos casos hasta la transmisión de patógenos (15) (16) (17) (18) (19) en una amplia gama de especies (20).

El análisis de redes permite flexibilidad en la representación de los sistemas hospedero-patógeno, ya que el enlace entre dos nodos puede representar cualquier modo relevante de transmisión y superar la necesidad de desarrollar una metodología específica para cada escenario de transmisión de patógenos, permitiendo implementarse de manera que muestren y cuantifiquen los efectos del nivel de movimiento en un modelo multinivel, incluso si estos efectos varían en el tiempo o varían según el hospedero (21).

Desde una perspectiva biológica, una red consiste en un conjunto de nodos, que pueden representar especies o individuos que se conectan por medio de enlaces,

representando una interacción (22). Las redes pueden ser dirigidas y no dirigidas, dependiendo de la naturaleza de la relación entre los pares de nodos (23). Se denomina "red bipartita" cuando el conjunto de nodos abarca dos unidades distintas, como, por ejemplo, depredador y presa. Por otro lado, las redes unipartitas engloban un conjunto de nodos del mismo tipo, por ejemplo, una red de interacción social entre distintos individuos de una misma especie (23).

El análisis de redes permite representar conexiones reales o potenciales de interacción con patógenos, evidenciar transmisión entre especies, coevolución de linajes de patógenos y hospederos o enlaces indirectos de transmisión de especies cruzadas a través de un hospedero o vector intermediario (17) .

3. JUSTIFICACIÓN

La investigación de la dinámica virus-hospedero ha estado históricamente enfocada en estudios que abordan una única especie o se limitan a familias específicas de animales, en su mayoría mamíferos. Esta perspectiva restringida puede pasar por alto las complejas relaciones que existen entre una amplia diversidad de hospederos y virus, lo que limita nuestra comprensión de la ecología de enfermedades y la propagación de patógenos.

Dada la importancia de las interacciones virus-hospedero en la salud pública y animal, la conservación de la biodiversidad y la seguridad alimentaria, es fundamental abordar este tema desde una perspectiva macroecológica.

El presente estudio busca llenar este vacío al implementar el enfoque de redes a una amplia variedad de hospederos, permitiendo una visión más completa y precisa de las interacciones entre virus y hospederos vertebrados de México.

Con este propósito, el objetivo del presente estudio es estimar la riqueza viral y la riqueza de hospederos real y potencial a partir de una red de interacciones de virus-aves de la familia *Anatidae* presentes en cuenca de Lerma-Santiago, México.

4. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- I. Describir la red de interacciones entre virus y aves de la familia *Anatidae* presentes en la cuenca de Lerma-Santiago, México.
- II. Generar una red potencial entre virus y vertebrados presentes en México.
- III. Identificar especies claves en la red potencial entre virus y vertebrados presentes en México.
- IV. Identificar el agrupamiento de las especies a partir de la identificación de comunidades.
- V. Obtener la relación entre riqueza viral y riqueza de hospederos.

5. HIPÓTESIS

1. Los nodos con altos valores de centralidad estarán representados por hospederos domésticos y por virus de importancia de salud pública y/o animal.
2. La conformación de comunidades dentro de la red potencial de asociación virus-hospederos estará explicada por una aproximación taxonómica

3. Se espera una relación positiva entre la riqueza viral y la riqueza de hospederos dentro de las comunidades detectadas dentro de la red potencial de asociación virus-hospederos

6. MATERIALES Y MÉTODOS

En el presente estudio se utilizó el análisis de redes para conocer y modelar las interacciones entre virus y vertebrados, partiendo de la diversidad viral descrita en aves de la familia Anatidae presentes en cuenca de Lerma-Santiago, México de acuerdo al estudio realizado por García-Espinosa y colaboradores (2010) denominado "*Fecal virome composition of migratory wild duck species*" (6).

La red que se construyó con estos datos será referida como "red observada", mientras que los datos proyectados a partir de esta red se denominarán "red potencial", la cual incluye la diversidad de hospederos vertebrados presentes en México.

6.1. Red observada (virus - aves anseriformes)

La red observada representa las interacciones entre virus y aves pertenecientes a la familia Anatidae presentes en la cuenca de Lerma-Santiago, México. Esta red se construyó utilizando datos de reportes de virus de las familias *Adenoviridae*, *Alloherpesviridae*, *Herpesviridae*, *Myoviridae* y *Retroviridae* que se encuentran en estas aves. Los datos fueron obtenidos a través de la base de datos denominada VIRION (The Global Virome, in one Network) obtenida el 15 de febrero del 2022 (12).

La base de datos VIRION (12) es un recurso publicado en el año 2022 de acceso libre, que ha sido creado para ofrecer una visión completa del panorama mundial de virus que afectan a vertebrados hasta la fecha actual. Esta base de datos se ha consolidado a partir de la recopilación de información proveniente de siete fuentes

principales, que incluyen GenBank, GLOBI, Shaw, HP3, EID2, PREDICT y GMPD. Estos recursos albergan registros de interacciones entre hospederos y virus, y en conjunto, proporcionan datos sobre un total de 9,521 especies de virus, de las cuales 1,661 han sido confirmadas por el Comité Internacional de Taxonomía de Virus o ICTV (24), 3,692 especies de hospederos vertebrados, y un asombroso conjunto de 23,147 interacciones únicas entre organismos que están taxonómicamente validados.

Es relevante señalar que esta recopilación de datos abarca aproximadamente el 25% de la diversidad total de mamíferos, lo que equivale a alrededor de 1,635 especies de mamíferos de un estimado de ~6,500 especies en total. Del mismo modo, comprende aproximadamente el 11% de la diversidad de aves, con datos sobre 1,072 especies de aves de un total estimado de ~10,000 especies. En el contexto más amplio, esta base de datos abarca aproximadamente el 6% de la diversidad total estimada de vertebrados, que comprende alrededor de ~60,000 especies en total.(12).

Dado el volumen sustancial de información contenido en esta base de datos, se implementó un proceso de filtrado que se base en la identificación de virus de las familias virales anteriormente mencionadas. Los registros debieron de haber sido corroborados por un método de detección como técnicas moleculares (PCR) y u o aislamiento viral para ser tomado en cuenta. Cada registros representa una unidad de observación única. La distribución de la especie aviar se corroboró a partir de listados de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) (25), el Fondo Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (26), Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad (GBFI) (27), y la Enciclopedia de la Vida (EOL) (28).

Para cada registro, se recopiló la información del hospedero, registrando el género (HostGenus), familia (HostFamily), orden (HostOrder) , clase (HostClass) y especie (HostOriginal) e información del virus, registrando de igual manera género

(VirusGenus), familia (VirusFamily), orden (VirusOrder), clase (VirusClass) y especie (VirusOriginal) así como su método de detección (DetectionMethod) pudiendo ser PCR y u o aislamiento.

6.1.1. Construcción de la red observada.

A partir de los datos obtenidos, se construyó la red observada bipartita no dirigida. Esta red está compuesta por 2 tipos de nodos virus y aves. Los enlaces representan el registro de un virus en un hospedero de ave anseriforme con distribución en México.

Para conocer y describir la estructura de la red se usaron las siguientes medidas: Tamaño, es decir, el número total de enlaces de la red (29). Orden, el número total de nodos de la red (29). Densidad, proporciona el número promedio de interacciones por nodo (29) y está dada por el número de enlaces entre el número de nodos que tiene la red. Por último, diámetro, el cual, es la mayor de todas las distancias más cortas entre cada par de nodos de la red (30).

6.1.2. Identificación de especies claves

Con el propósito de conocer la participación de los nodos en función de su posición en la red y la organización de sus interacciones (22), se calcularon métricas que en su conjunto se les denominan medidas de centralidad. En el contexto de este estudio, se emplearon las siguientes: Centralidad de grado (Degree), definida como el número de enlaces que conectan a un nodo (31) y permite identificar nodos importantes que denominados “especies claves” (32). Centralidad de Intermediación (Betweenness) que proporciona el número de caminos más cortos entre todos los nodos que pasan a través de un nodo focal (31); en otras palabras, cuantas más conexiones se hagan a través de un nodo mayor será su valor de intermediación (33) debido a que está participando como “puente” dentro de la red. Centralidad de Proximidad (Closeness) la cual mide la distancia relativa de un nodo

focal a todos los demás nodos de la red (31) e indica la rapidez/eficacia con la que un nodo puede influir en la red, por lo que el nodo con mayor valor de esta métrica está más cerca de todos los demás nodos que cualquier otro, y por tanto afectará a toda la red si algo sucede con este nodo (34). Por último, se calculó la Centralidad de Vector Propio (Eigenvector) que cuantifica la centralidad de un nodo como proporcional a la suma de todas las centralidades de sus nodos conectados (35).

6.2. Red potencial (virus-vertebrados)

Se denominó red potencial a la matriz construida con datos de reportes de virus de las familias *Adenoviridae*, *Alloherpesviridae*, *Herpesviridae*, *Myoviridae* y *Retroviridae* en hospederos vertebrados presentes en México, como una aproximación al potencial de hospederos asociados a las familias virales de interés.

6.2.1. Construcción de la base de datos

Los datos para la red potencial fueron obtenidos de la misma base de datos utilizada para la red observada (VIRION (12)) e igualmente se realizó un filtrado para que cada registro represente una unidad de observación única. Este proceso consistió en considerar la detección de un virus perteneciente a las familias virales mencionadas anteriormente y cuyo método de detección hubiese sido mediante técnicas moleculares como la PCR o aislamiento en un hospedero vertebrado con distribución en México, corroborado a partir de un listado de CONABIO (25), IUCN (26), GBFI (27), EOL (28).

Para cada Registro, se recopiló la misma información que fue señalada en el apartado correspondiente a la red observada. Es importante mencionar que se excluyeron especies utilizadas con fines de laboratorio, como *Mus musculus*, *Rattus rattus* y *Rattus norvegicus*.

6.2.2. Construcción de la red potencial

A partir de los datos obtenidos se construyó una red potencial bipartita no dirigida compuesta por 2 tipos de nodos: virus y hospederos que interactúan entre sí a través de enlaces no direccionados. Los enlaces representan el registro de un virus en un hospedero vertebrado con distribución en México.

Para conocer y describir la estructura de la red, se utilizó la misma metodología descrita para la red observada, calculando tamaño, orden, densidad y diámetro.

Con la finalidad de explorar a mayor profundidad las interacciones de la red potencial se optó por colapsar o dividir la red por tipo de nodo, obteniendo dos redes unipartitas no dirigidas. La primer red está compuesta por nodos hospederos vertebrados en la que los enlaces entre los nodos representan los virus compartidos, es decir, dos nodos están enlazados siempre que interactúan con el mismo virus. Por otro lados, la segunda red está compuesta por nodos virus, en la que los nodos se encuentran enlazados siempre que compartan un hospedero vertebrado. Este enfoque de colapso de red permite un análisis más profundo de las interacciones y relaciones existentes en el sistema.

6.2.3. Identificación de especies clave

Para conocer la participación funcional y dinámica de los nodos en función de su posición en la red y la organización de sus interacciones, se procedió a calcular las métricas de centralidad previamente descritas en metodología de la red observada: centralidad de grado, centralidad de intermediación, centralidad de proximidad y centralidad de vector propio.

6.2.4. Detección de Comunidades

Las redes tienen la propiedad de la estructura de comunidad, lo que significa que existe una alta probabilidad que cada nodo de un par tenga conexiones a nodos comunes (36). En sistemas complejos, como los abordados en este estudio, las redes no se comportan de manera aleatoria, sino que exhiben una significativa heterogeneidad que refleja un alto grado de orden y organización. En este escenario, la distribución de los nodos sigue una ley de potencia, y por lo tanto, muchos nodos con baja centralidad de grado coexisten con algunos nodos con alta centralidad de grado. Estos patrones organizativos evidencian la existencia de subunidades estructurales (sub redes) conocidas como comunidades (37).

La exploración de las comunidades en una red no solo permite analizar su composición y su estructura modular, sino que también facilita la clasificación de los nodos según su posición estructural dentro de sus respectivas comunidades. En consecuencia, los nodos con una posición central (altos valores de centralidad) dentro de su comunidad, que comparten gran cantidad de nodos con sus compañeros de comunidad, pueden desempeñar un papel de mediación y conducir las relaciones e intercambios entre diferentes comunidades (38).

Para identificar y cuantificar el número de comunidades presentes en la red potencial, así como sus nodos, se utilizó el algoritmo denominado “Fast Greddy” propuesto por Newman (39). Dicho algoritmo usa los valores de modularidad para la partición de la red en comunidades. El modelo funciona tratando de construir comunidades cada vez más grandes añadiendo nodos a cada comunidad uno por uno y evaluando una puntuación de modularidad en cada paso (39)

6.2.5. Relación entre riqueza viral y riqueza de hospederos

Por último, para conocer la relación entre el número de virus con el número de hospederos por comunidad, se realizó un análisis de regresión lineal simple.

Además, se calcularon los residuales del modelo lineal con el propósito de evaluar si la riqueza viral observada difiere significativamente de la predicha por el modelo.

Para todo el proceso de construcción y análisis de las redes, así como para el desarrollo de las demás etapas del presente estudio, se utilizó el software libre R (40) haciendo uso de las paqueterías “tidyverse” (41) e “igraph” (42). Algunas de las representaciones visuales empleadas en este estudio se generaron mediante la herramienta de software “Gephi” (43).

7. RESULTADOS

Tras la depuración y filtrado de la base de datos original denominada VIRION, que inicialmente contenía 484,464 registros, se obtuvo un total de 938 unidades de observación. Es importante señalar que para la familia viral *Myoviridae* no se obtuvo ningún registro.

7.1. Red Observada

Dentro de las 938 unidades de observación, únicamente se identificaron 30 registros únicos correspondientes a aves de la familia Anatidae presentes en la cuenca de Lerma-Santiago, México. A partir de estos datos, se procedió a la construcción de la red observada bipartita no dirigida, la cual cuenta con un total de 26 nodos, de los cuales, 12 corresponden a nodos aves y 14 nodos a virus, estableciendo un total de 30 enlaces entre ellos (Figura 1)

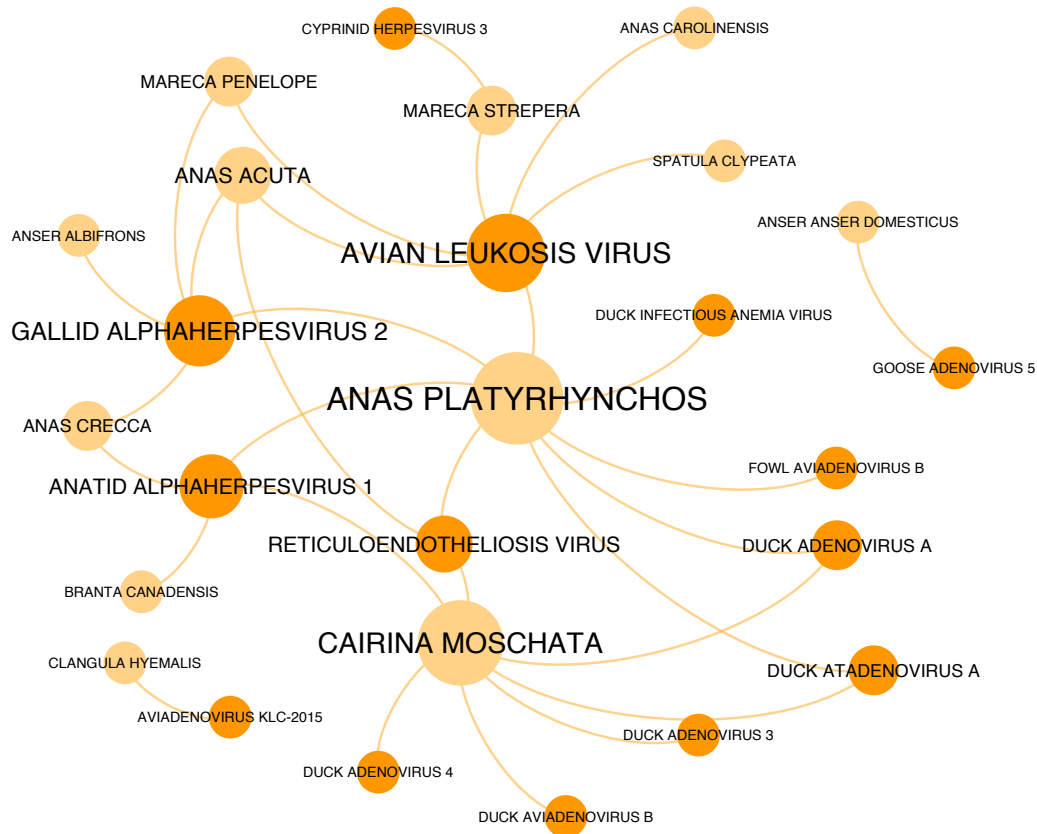


Figura 1. Red observada. Los nodos de color anaranjado intenso representan a los hospederos. Los nodos anaranjado tenue representan a los virus. El tamaño de los nodos es proporcional al valor de centralidad de intermediación.

La red observada obtuvo un valor de diámetro de seis y un valor de densidad de 0.092. En este contexto, estos resultados obtenidos hacen referencia a que una minoría de nodos establece la mayoría de las interacciones en la red, en este caso son los nodos *Anas platyrhynchos* y *Avian leukosis virus*.

En cuanto a los nodos aves, se encontraron distribuidos de manera heterogénea en siete géneros. Paralelamente, los nodos virus también presentaron una distribución heterogénea dentro de cinco familias virales, exceptuando a la familia *Myoviridae*, para la cual no se obtuvo ningún registro, tal como se detalla en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Distribución de los diferentes tipos de nodos de la red observada.

Género hospederos	Nodos	Familias virales	Nodos
<i>Anas</i>	4	<i>Adenoviridae</i>	8
<i>Anser</i>	2	<i>Alloherpesviridae</i>	1
<i>Mareca</i>	2	<i>Herpesviridae</i>	2
<i>Branta</i>	1	<i>Myoviridae</i>	0
<i>Cairina</i>	1	<i>Retroviridae</i>	3
<i>Clangula</i>	1	<i>Myoviridae</i>	0
<i>Spatula</i>	1	-	-
Total	12		14

Referente a las medidas de centralidad, para la red observada, se obtuvieron los siguientes valores. Para la centralidad de grado, se registró un promedio de 2.30 con un valor máximo de ocho asociado al nodo *Anas platyrhynchos* y un mínimo de uno, para la centralidad intermediación, el promedio fue de 16, con un máximo de 111.4 también correspondiente al nodo *Anas platyrhynchos* y un mínimo de cero, en cuanto a la centralidad de cercanía, el valor promedio fue de 0.17, con un máximo de uno y un mínimo de 0.01, y por último, para la centralidad de vector propio se obtuvo un valor promedio de 0.30, con un valor máximo de uno igualmente correspondiente al nodo *Anas platyrhynchos* y un valor mínimo de cero.

Los valores específicos de todas estas medidas de centralidad para cada nodo se encuentran detallados en los cuadros siguientes:

Cuadro 2. Valores de centralidad de nodos aves en la red observada en orden decreciente al valor de centralidad de grado.

Nodo	Grado	Intermediación	Cercanía	Vector propio
<i>Anas platyrhynchos</i>	8	111.442	0.026	1.
<i>Cairina moschata</i>	7	63.317	0.019	0.683
<i>Anas acuta</i>	3	14.894	0.02	0.471
<i>Anas crecca</i>	2	4.764	0.017	0.309
<i>Mareca penelope</i>	2	4.583	0.017	0.319
<i>Mareca strepera</i>	2	20	0.016	0.172
<i>Anas carolinensis</i>	1	0	0.015	0.160
<i>Anser albifrons</i>	1	0	0.014	0.159
<i>Anser anser domesticus</i>	1	0	1	0
<i>Branta Canadensis</i>	1	0	0	0.151
<i>Clangula hyemalis</i>	1	0	1	0
<i>Spatula clypeata</i>	1	0	0.015	0.160

Cuadro 3. Valores de centralidad de nodos virus en la red observada en orden decreciente al valor de centralidad de grado.

Nodo	Grado	Intermediación	Cercanía	Vector Propio
<i>Avian leukosis virus</i>	6	80.885	0.022	0.606
<i>Gallid alphaherpesvirus 2</i>	5	37.732	0.02	0.599
<i>Anatid alphaherpesvirus 1</i>	4	39.341	0.022	0.569
<i>Reticuloendotheliosis virus</i>	3	21.921	0.021	0.572
<i>Duck adenovirus A</i>	2	9.061	0.020	0.447
<i>Duck atadenovirus A</i>	2	9.061	0.020	0.447
<i>Aviadenovirus KLC-2015</i>	1	0	1	0
<i>Cyprinid herpesvirus 3</i>	1	0	0.012	0.046
<i>Duck adenovirus 3</i>	1	0	0.014	0.181
<i>Duck adenovirus 4</i>	1	0	0.014	0.181
<i>Duck aviadenovirus B</i>	1	0	0.014	0.181
<i>Duck infectious Anemia Virus</i>	1	0	0.017	0.265
<i>Fowl aviadenovirus B</i>	1	0	0.017	0.265
<i>Goose adenovirus 5</i>	1	0	1	0

7.2. Red Potencial

A partir de las 938 unidades de observación, se construyó una red potencial bipartita no dirigida, la cual está compuesta por un total de 699 nodos (orden) y 787 enlaces (tamaño). La densidad obtenida es baja, con un valor de 0.0032, lo que indica que solo una pequeña proporción de los nodos están interactuando entre sí. El diámetro obtenido fue de 12, lo que significa que la distancia más larga entre dos nodos en esta red es de 12 enlaces (Figura 2).

De los 699 nodos presentes en la red potencial, 188 corresponden a nodos de hospederos vertebrados, distribuidos de manera heterogénea en seis clases diferentes. Los 511 nodos restantes, corresponden a nodos virus distribuidos de manera heterogénea en cinco familias virales, exceptuando a la familia Myoviridae, para la cual no se obtuvo ningún registro, tal como se detalla en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Número de nodos por tipo y familia en la red potencial.

Familias hospederos	Nodos	Familias virales	Nodos
Actinopterygii	12	<i>Adenoviridae</i>	176
Amphibia	4	<i>Alloherpesviridae</i>	12
Aves	45	<i>Herpesviridae</i>	251
Chondrichthyes	1	<i>Myoviridae</i>	0
Mammalia	103	<i>Retroviridae</i>	72
Reptilia	23	-	-
Total	188		511

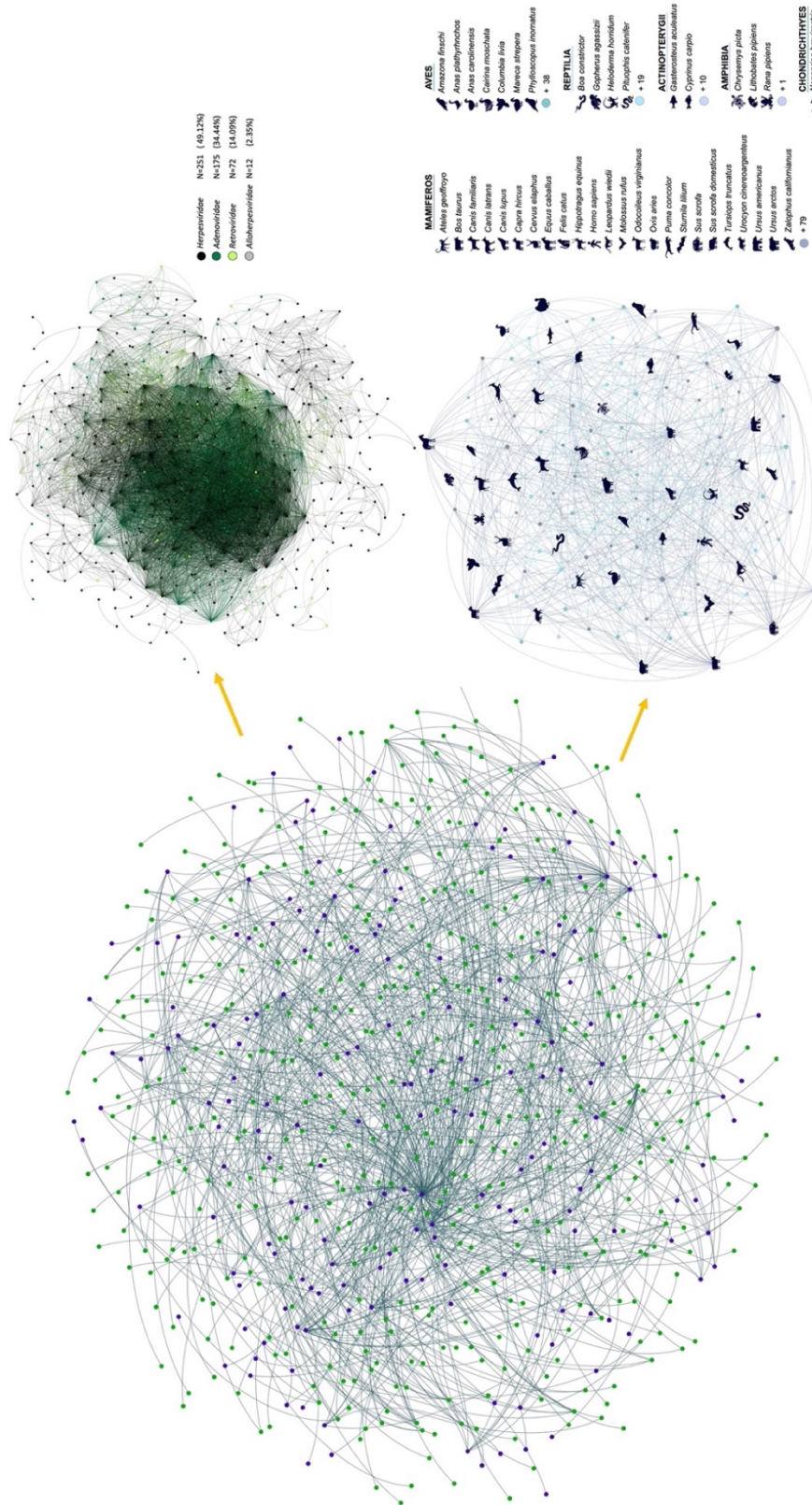


Figura 2. Red potencial. Representación del colapso de la red potencial en dos redes unipartitas. El tipo de nodo (hospedero o virus) está representando por un color distinto.

Es relevante destacar que dentro de los 511 nodos virus que componen la red potencial, 109 de ellos interactúan con el nodo *Homo sapiens*, de los cuales 97 de estas interacciones son de tipo uno a uno, es decir, estos virus tienen únicamente interacción con el ser humano, esto equivale a aproximadamente el 19% de la riqueza total de virus en la red potencial.

Además, se identificaron un total de 14 virus zoonóticos, como se detalla en el Cuadro 5. Para los propósitos de esta investigación, definimos como virus zoonóticos aquellos que tienen un registro (nodo) de interacción tanto con *Homo sapiens* como con al menos otro hospedero (nodo), basándonos en los datos consultados en VIRION (12). De estos 14 virus zoonóticos, seis pertenecen a la familia viral *Herpesviridae*, cuatro a la familia viral *Retroviridae* y cuatro a la familia viral *Adenoviridae*. Es importante destacar que no se encontró ninguna interacción que involucrara nodos hospederos de las clases *Actinopterygii*, *Amphibia*, *Chondrichthyes* y *Reptilia*."

Esta revisión mantiene la claridad de la información y mejora la fluidez de la redacción.

Cuadro 5. Nodos virus que interactúan con el nodo humano (*Homo sapiens*) y por los menos un nodo hospedero más.

Nodo Virus	Nodo hospederos con los que interactúa
<i>Suid alphaherpesvirus 1</i>	<i>Felis catus, Procyon lotor, Ursus arctos, Canis latrans, Capra hircus, Ovis aries, Canis lupus familiaris, Canis lupus, Ursus americanus, Bos taurus, Sus scrofa, Sus scrofa domesticus</i>

<i>Gallid alphaherpesvirus 2</i>	<i>Anas platyrhynchos, Anas crecca, Anser albifrons, Mareca penelope, Meleagris gallopavo</i>
<i>Murine leukemia virus</i>	<i>Sus scrofa, Bos taurus, Ovis aries, Oryctolagus cuniculus, Tadarida brasiliensis</i>
<i>Human adenovirus D</i>	<i>Capra hircus, Canis lupus familiaris, Sus scrofa</i>
<i>Human herpesvirus 4</i>	<i>Canis lupus familiaris, Canis familiaris, Canis lupus</i>
<i>Bovine leukemia virus</i>	<i>Ovis aries, Bos indicus, Bos taurus</i>
<i>Human mastadenovirus C</i>	<i>Felis catus, Canis lupus familiaris</i>
<i>Human alphaherpesvirus 1</i>	<i>Tursiops truncatus, Oryctolagus cuniculus</i>
<i>Porcine type-C oncovirus</i>	<i>Sus scrofa, Sus scrofa domesticus</i>
<i>Human gammaherpesvirus 4</i>	<i>Canis lupus familiaris</i>
<i>Human mastadenovirus F</i>	<i>Canis lupus familiaris</i>
<i>Human adenovirus C</i>	<i>Felis catus</i>
<i>Human herpesvirus 1</i>	<i>Tursiops truncatus</i>
<i>Simian foamy virus</i>	<i>Ateles geoffroyi</i>

El colapso de la red potencial resultó en dos redes unipartitas: la red hospedero-hospedero y la red virus-virus (Figura 2).

La red unipartita hospedero-hospedero consistió en 502 enlaces (tamaño), 188 nodos (orden) que representan los hospederos vertebrados presentes en la red potencial, densidad con valor de 0.285 y, un diámetro con valor de siete, lo que significa que la distancia más larga entre cualquier par de nodos hospederos en esta red es de siete enlaces (Figura 2a).

Por otro lado, la red virus-virus estaba compuesta por 8,915 enlaces (tamaño), 511 nodos (orden) que representan los virus presentes en la red potencial, densidad de 0.068, lo que indica una menor densidad de conexiones entre los virus en comparación con la red hospedero-hospedero y un diámetro con valor igualmente de siete (Figura 2b).

El colapso de la red potencial permitió resaltar a los nodos con participación funcional y dinámica dentro de la red. En otras palabras, se destacaron los nodos que tienen interacciones significativas y que juegan un papel importante en la estructura y dinámica de las interacciones entre hospederos vertebrados presentes en México y virus de las familias seleccionadas para este estudio.

En la red hospedero – hospedero resalta el nodo *Bos taurus* al interactuar con 32 nodos del total de 188 lo que representa una interacción con un 17% de los nodos de especies hospederas, mientras que el nodo *Homo sapiens* obtuvo el valor más alto de centralidad intermediación siendo este de 1,582.769 seguido por el nodo *Anas platyrhynchos* con 639.940 siendo entonces los nodos que están participando como puentes para más interacciones dentro de la red que podrían no ser posible sin la presencia de estas especies.

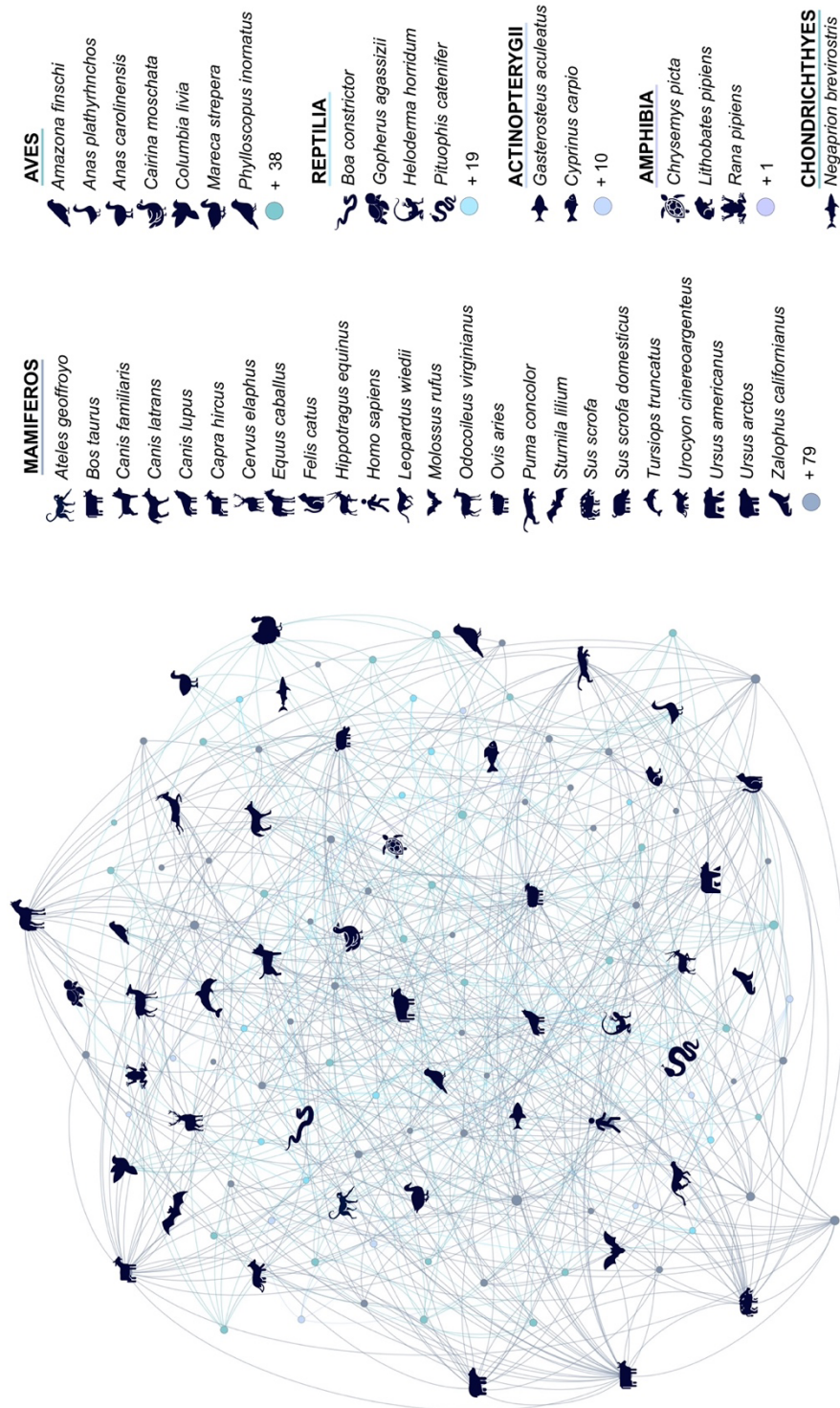


Figura 2a. Red potencial colapsada Hospedero-Hospedero. Los enlaces entre nodos hospederos representan virus compartidos, es decir, dos nodos están enlazados siempre que comparten una especie de virus. La diferencia en la intensidad del color representa a nodos de las diferentes clases de hospederos.

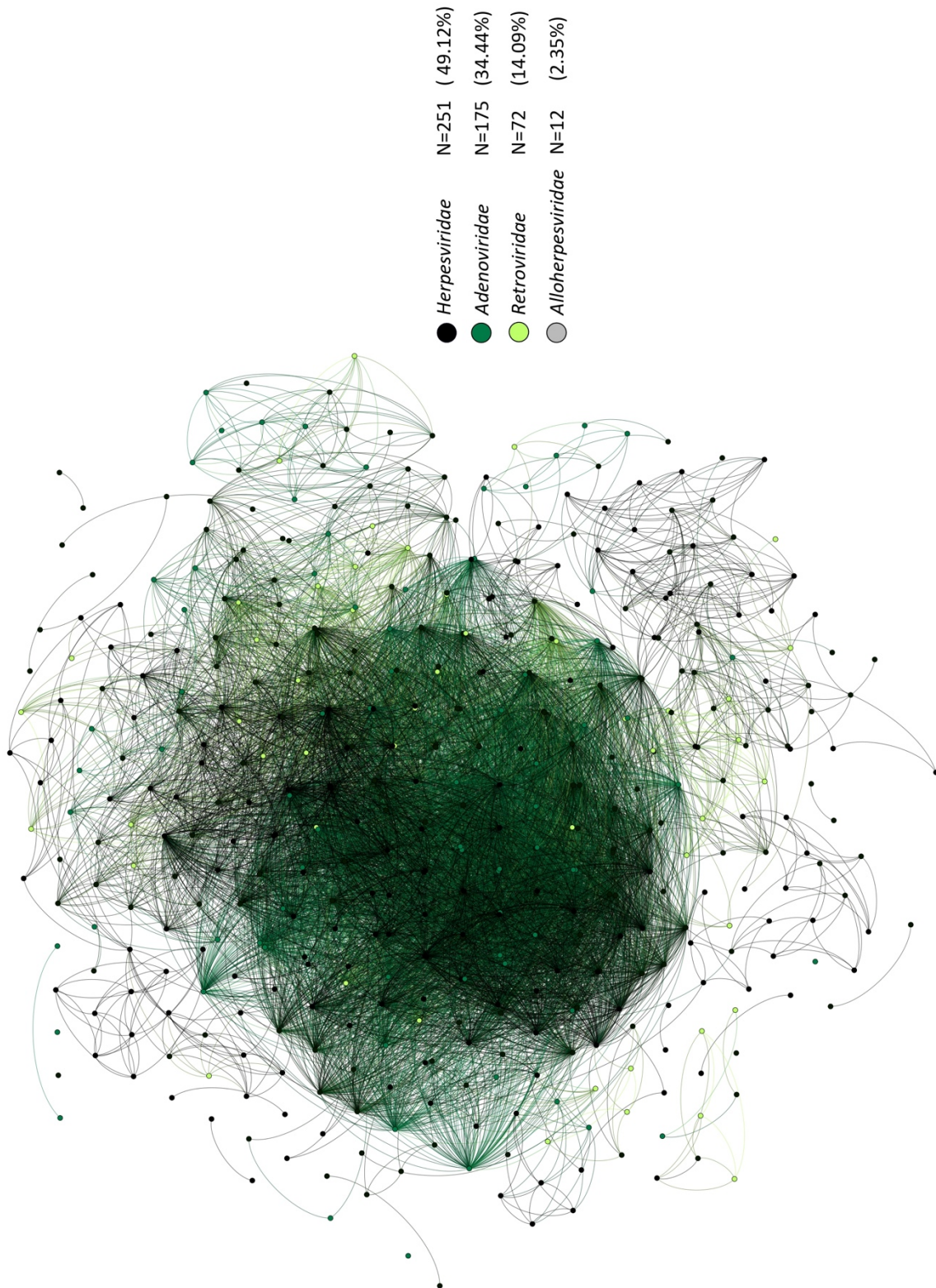


Figura 2b. Red potencial colapsada Virus-Virus. Los enlaces entre nodos virus representan dos nodos enlazados siempre que comparten una especie de hospedero. La diferencia de colores representa a nodos de las diferentes familias virales.

Con respecto a la medida de centralidad de cercanía cinco nodos de hospederos obtuvieron el valor máximo que es igual a uno (*Passer domesticus*, *Negaprion brevirostris*, *Zalophus californianus*, *Phoca vitulina*, *Conepatus leuconotus* y *Erethizon dorsatum*); sin embargo, al analizar los valores del resto de las medidas de centralidad para estos nodos en específico se pudo observar que todos estos nodos obtuvieron un valor de cero en la medida de centralidad de intermediación lo que hace referencia a que no están interactuando con ningún otro hospedero dentro de la red (no están compartiendo virus con el resto de hospederos de la red).

El nodo *Ovis aries* obtuvo el valor más alto de centralidad de vector propio, siendo este de uno, lo que hace referencia a que está teniendo interacciones con nodos con altos valores de centralidad como *Bos taurus*, *Homo sapiens* y *Anas platyrhynchos*.

En la red virus- virus resalta el nodo *Suid alphaherpesvirus 1* al obtener el valor más alto de centralidad de grado lo que representa que está interactuando con 205 nodos de virus, lo que a su vez representa una interacción con el 40% de los virus presentes en la red, a su vez, este mismo nodo obtuvo el valor de más alto de centralidad de vector propio siendo este uno.

Ciento ochenta y cuatro virus obtuvieron un valor de centralidad de vector propio de cero, lo que representa que no están teniendo interacción con el total de la red. Respecto al valor de centralidad de cercanía, 30 nodos virus obtuvieron el valor más alto siendo este de uno, sin embargo tanto sus valores de centralidad de intermediación como centralidad de vector propio fueron cero para todos los casos, por lo que nuevamente son nodos virus que no están teniendo interacciones con otros virus de la red (no están compartiendo hospedero).

La conexión entre la red observada y la red potencial se está dando a partir de los nodos siguientes: *Avian leukosis virus*, *Cyprinid herpesvirus*, *Fowl aviadenovirus B*, *Gallid alphaherpesvirus 2* y *Reticuloendotheliosis virus* (Figura 3).

En cuanto a las medidas de centralidad para la red potencial, en promedio muestra una centralidad de grado más alta que el de la red observada, siendo este de 63 con un valor máximo de 109 correspondiente al nodo *Homo sapiens* y un mínimo de uno (Cuadro 6). En la centralidad intermediación se obtuvo un valor promedio de 493.80 con un máximo de 58,138.21 igualmente correspondiente al nodo *Homo sapiens* y un mínimo de cero (Cuadro 7). La centralidad de cercanía obtuvo un valor promedio de 0.15 con un máximo de uno y un mínimo de cero. Por último, para la centralidad de vector propio se obtuvo un valor promedio de 0.19 con un máximo de uno igualmente correspondiente al nodo *Homo sapiens* y un mínimo de cero (Cuadro 8).

76 nodos obtuvieron el valor máximo posible de centralidad de cercanía, siendo este de uno. Sin embargo, es relevante señalar que estos nodos también obtuvieron valores de centralidad de vector propio y centralidad de intermediación de cero. Explorando un poco más estos nodos, pudimos notar que, de estos 78 nodos, 38 son nodos virus y 38 son nodos hospederos lo que hace referencia a que están teniendo una interacción limitada uno a uno, lo que a su vez hace referencia a que se encuentran como puntos aislados en la red.

Respecto a la medida de centralidad de vector propio, 292 nodos obtuvieron un valor de cero (79 hospederos y 213 virus) lo cual hace referencia a que el 41% del total de nodos realmente se encuentran en forma de redes satélite.

A continuación, en las siguientes tablas se muestran los 15 nodos con los valores más altos para cada medida de centralidad calculada.

Cuadro 6. Lista de los 15 nodos hospederos con mayores valores de centralidad de Grado (degree) en la red potencial en orden decreciente.

	Tipo de nodo	Grado
<i>Homo sapiens</i>	hospedero	109
<i>Bos taurus</i>	hospedero	43
<i>Ovis aries</i>	hospedero	29
<i>Equus caballus</i>	hospedero	25
<i>Capra hircus</i>	hospedero	24
<i>Meleagris gallopavo</i>	hospedero	17
<i>Cervus elaphus</i>	hospedero	17
<i>Sus scrofa</i>	hospedero	17
<i>Felis catus</i>	hospedero	14
<i>Tursiops truncatus</i>	hospedero	14
<i>Glossophaga soricina</i>	hospedero	14
<i>Desmodus rotundus</i>	hospedero	13
<i>Canis Lupus familiaris</i>	hospedero	12
<i>Puma concolor</i>	hospedero	12
<i>Columbia livia</i>	hospedero	11

Cuadro 7. Lista de los 15 nodos virus con mayores valores de centralidad de Grado (degree) dentro de la red potencial en orden decreciente.

	Tipo de nodo	Grado
<i>Ovin gammaherpesvirus 2</i>	virus	14
<i>Suid alphaherpesvirus 1</i>	virus	14
<i>Suid herpesvirus 1</i>	virus	10
<i>Psittacid alphaherpesvirus 1</i>	virus	9
<i>Ovine herpesvirus 2</i>	virus	9
<i>Avian leukosis Virus</i>	virus	8
<i>Feline leukemia Virus</i>	virus	8
<i>Cyprinid herpesvirus 3</i>	virus	7
<i>Columbid alphaherpesvirus 1</i>	virus	7
<i>Gallid alphaherpesvirus 2</i>	virus	7
<i>Bovine alphaherpesvirus 1</i>	virus	7
<i>Bovine herpesvirus 1</i>	virus	7
<i>Reticuloendotheliosis virus</i>	virus	6
<i>Canine mastadenovirus A</i>	virus	6
<i>Equid alphaherpesvirus 1</i>	virus	

Cuadro 8. Lista de los 15 nodos con mayores valores de centralidad de intermediación (betweenss) dentro de la red potencial en orden decreciente.

	Tipo de nodo	Intermediación
<i>Homo sapiens</i>	hospedero	58,138.21
<i>Gallid alphaherpesvirus 2</i>	virus	24,035.67
<i>Suid alphaherpesvirus 1</i>	virus	19,656.90
<i>Bos taurus</i>	hospedero	16,925.43
<i>Murine leukemia virus</i>	virus	12,668.21
<i>Meleagris gallopavo</i>	hospedero	12,524.97
<i>Ovis aries</i>	hospedero	9,478.70
<i>Tursiops truncatus</i>	hospedero	8,251.83
<i>Equus caballus</i>	hospedero	6,708.56
<i>Columbia livia</i>	hospedero	6,601.87
<i>Ovine gammaherpesvirus 2</i>	virus	6,473.49
<i>Capra hircus</i>	hospedero	6,451.45
<i>Felis catus</i>	hospedero	6,392.31

Cuadro 9. Lista de los 15 nodos con mayores valores de centralidad de vector propio (eigenvector) dentro de la red potencial en orden decreciente.

	Tipo de nodo	Vector propio
<i>Homo sapiens</i>	hospedero	1
<i>Suid alphaherpesvirus 1</i>	virus	0.1481
<i>Murine leukemia Virus</i>	virus	0.1207
<i>Human mastadenovirus D</i>	virus	0.1139
<i>Bovine leukemia Virus</i>	virus	0.1128
<i>Human herpesvirus 4</i>	virus	0.1068
<i>Human mastadenovirus C</i>	virus	0.1062
<i>Porcine type-C oncovirus</i>	virus	0.1044
<i>Human gammaherpesvirus 4</i>	virus	0.1020
<i>Human mastadenovirus F</i>	virus	0.1020
<i>Gallid alphaheresvirus 2</i>	virus	0.1009
<i>Human adenovirus C</i>	virus	0.0992
<i>Human alphaherpesvirus 1</i>	virus	0.0990
<i>Human herpesvirus 1</i>	virus	0.0969
<i>Simian foamy virus</i>	virus	0.0959

La detección de comunidades en la red potencial arrojó un total de 80 comunidades con un valor de modularidad de 0.84. Esta alta modularidad indica que la red potencial tiene una estructura altamente organizada en comunidades distintas. El promedio de nodos virus por comunidad es de 6.38, con un valor máximo de 95 y un mínimo de uno, mientras que para los nodos hospederos se obtuvo un promedio de 2.35 nodos por comunidad con un máximo de 22 y un mínimo de uno.

De las 80 comunidades detectadas inicialmente, se identificaron 34 comunidades conformadas por solo 2 nodos, lo que representando una conexión uno a uno, mientras que algunas otras comunidades están conformadas por 3 nodos y que no están presentando ninguna conexión con el resto de la red (redes satélite).

A razón de lo anterior, se implementó un proceso de filtrado de comunidades basado en los valores de centralidad de vector propio. Para que un nodo sea considerado en una comunidad, se requiere que su valor de centralidad de vector propio sea mayor que cero. Esta selección permite identificar nodos que están verdaderamente involucrados en alguna comunidad y que interactúan con el conjunto total de la red potencial, excluyendo así a las comunidades que actúan de manera aislada o como redes satélites. Tras aplicar este proceso de filtrado, se identificaron nueve comunidades a las cuales se les asignaron nombres de identificación (Figura 4).

La relación entre la riqueza de hospederos con la riqueza de virus por comunidad se realizó entonces, a partir de únicamente estas 9 comunidades seleccionadas, sin detectar una relación lineal entre la riqueza de nodos hospederos con la riqueza de nodos virus por comunidad (R^2 ajustada = 0.040, $p = 0.30$) (Figura 5) obteniendo valores de residuales negativos en 5 de las 9 comunidades (Cuadro 10).

Las comunidades que llevan por nombre de identificación “cetáceos”, “artiodáctilos” y “humano” son las comunidades que obtuvieron residuales positivos, es decir, su riqueza viral es mayor a lo estimado por el modelo comparado con el resto de las

comunidades que obtuvieron residuales negativos indicando una menor riqueza viral de lo esperado por el modelo.

La comunidad identificada como “aves” incluye todos los nodos hospederos de aves y los nodos virus presentes en la red observada, además de 24 nodos virus nuevos y 10 nodos de nuevas especies de aves. En esta comunidad, podemos encontrar virus de relevancia en la salud pública y animal, como *Avian leukosis virus* y *Gallid alphaherpesvirus 2*.

La comunidad identificada como “cetáceos” está conformada por los nodos de las especies de delfines *Tursiops truncatus* y *Grampus griseus*, además del conejo común (*Oryctolagus cuniculus*). Estas especies están interactuando entre sí a través del nodo del virus zoonótico *Human alphaherpesvirus 1*, lo que sugiere la posibilidad de interacciones cruzadas entre especies que aparentemente no están relacionadas en términos de taxonomía.

La comunidad identificada como "artiodáctilos" es la más grande en términos de número de nodos con un total de 111 nodos, representando un porcentaje significativo del 15.9% de la red total potencial. Esta comunidad está compuesta por nodos de especies de mamíferos domésticos, en su mayoría artiodáctilos, como el ganado bovino, ovino, caprino y porcino, entre otros. Además, esta comunidad incluye nodos virus de gran importancia para la salud pública y animal, como el virus de la leucemia bovina (*Bovine leukemia virus*) y el virus de la artritis encefalitis caprina (*Caprine arthritis encephalitis virus*), entre otros.

La comunidad identificada como “carnívoros” está conformada tanto por nodos que representan a la especie de gato doméstico (*Felis catus*) como por nodos de especies de carnívoro salvajes, como el puma (*Puma concolor*), el oso (*Ursus arctos*), entre otros. En lo que respecta a los nodos virus presentes en esta comunidad, cabe destacar a *Suid alphaherpesvirus 1*, causante de la enfermedad de Aujeszky y catalogado en este estudio como virus zoonótico.

La comunidad identificada como "variado" se compone de nodos hospederos mamíferos pertenecientes a diferentes órdenes, como Perissodactyla (que incluye especies como *Equus caballus* y *Rhinoceros unicornis*) y Carnivora (con especies como *Canis lupus familiaris*, *Felis concolor* y *Ursus americanus*), entre otros. En cuanto a los nodos virus que destacan en esta comunidad por su importancia en salud pública y animal, se encuentra el *Equine Infectious Anemia Virus*.

En la comunidad identificada como "Humano", se registraron 95 nodos virus, los cuales están exclusivamente relacionados con el nodo hospedero humano. Como resultado, los valores de centralidad para todos estos nodos virus son los siguientes: en centralidad de grado, todos obtuvieron un valor de uno; en centralidad de intermediación, todos obtuvieron cero; en centralidad de cercanía, el valor fue de 0.0006; y finalmente, en centralidad de vector propio, el valor fue de 0.094. Esto indica que todos estos nodos virus no tienen una participación significativa en la dinámica de la red y están altamente especializados en la interacción con el hospedero humano.

La comunidad identificada como "peces", se encuentran los nodos de peces de agua dulce de la clase Aactinopterygil (*Cyprinus carpio*, *Abramis brama*, *Gasterosteus aculeatus*, etc), junto con el nodo de la especie de ave *Mareca strepera*. La interacción entre estas especies se da a través de la interacción con el nodo virus *Cyprinid herpesvirus 3*.

La comunidad identificada como "murciélagos" está compuesta por cuatro nodos, tres de los cuales representan murciélagos de la familia Molossidae, específicamente *Molossus molossus*, *Tadarida brasiliensis* y *Molossus rufus*, y el cuarto nodo corresponde a un murciélago de la familia Vespertilionidae, llamado *Eptesicus furinalis*. Los nodos virus presentes en esta comunidad son virus que han sido asociados únicamente con murciélagos, como PREDICT_HV-60, *Bat betaherpesvirus*, *Bat gammaherpesvirus*, entre otros.

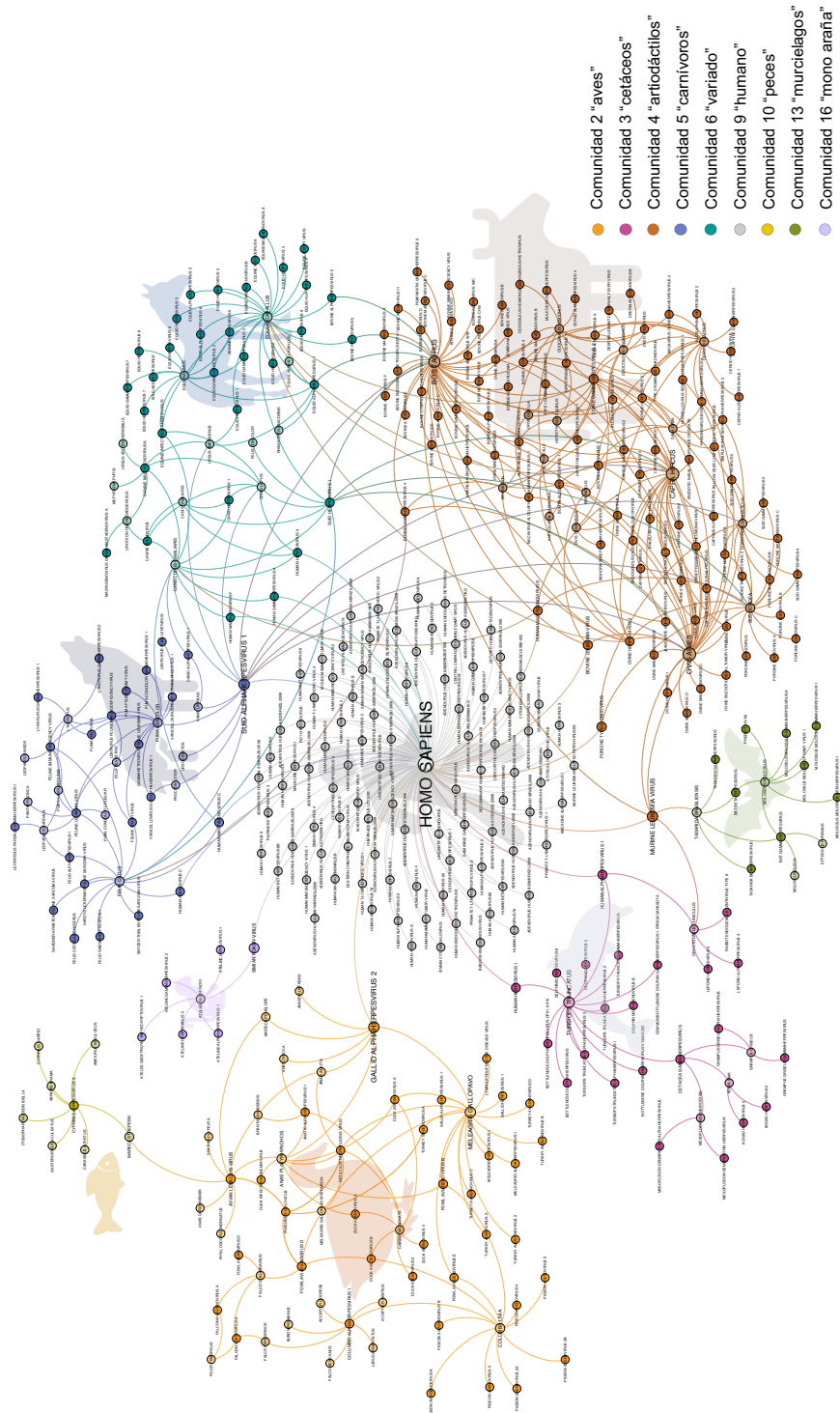


Figura 4 Comunidades seleccionadas de la Red potencial. Los colores corresponden a cada una de las comunidades; la variación dentro del mismo color representa al tipo de nodo (virus u hospedero).

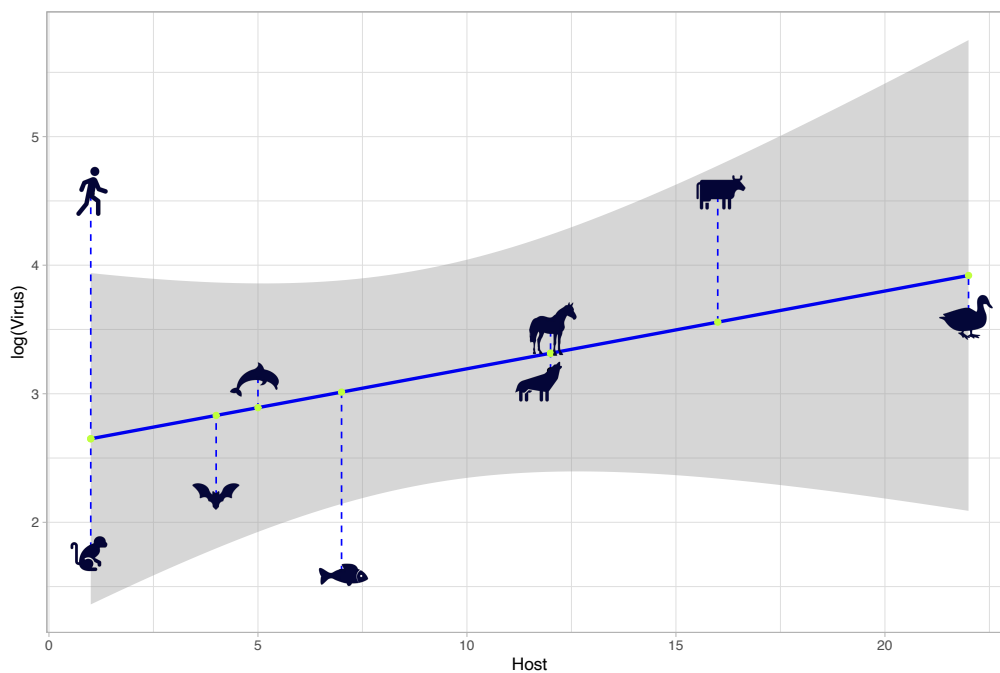


Figura 5. Riqueza viral por comunidad. Regresión lineal simple del número de virus por número de hospederos por comunidad seleccionada. El valor de la R^2 ajustada = 0.040 y $p = 0.30$. Los diferentes iconos corresponden a las diferentes comunidades.

Cuadro 10. Comunidades seleccionadas de la red potencial.

	Identificación	N. Hospederos	N. Virus	Residuales
Comunidad 2	Aves	22	38	-0.3884
Comunidad 3	Cetáceos	5	23	0.2485
Comunidad 4	Artiodáctilos	16	94	1.0614
Comunidad 5	Carnívoros	12	24	-0.1385
Comunidad 6	Variado	12	33	-0.4530
Comunidad 9	Humano	1	95	2.0886
Comunidad 10	Peces	7	5	-0.1408
Comunidad 13	Murciélagos	4	9	-0.6551
Comunidad 16	Mono araña	1	6	-0.9413

Por último, la comunidad identificada como "mono araña" está compuesta exclusivamente por un nodo hospedero, *Ateles geoffroyi*, que representa a la especie de mono araña, y varios nodos virus que están vinculados específicamente a esta especie. Entre los virus presentes en esta comunidad, destaca el virus zoonótico *Simian foamy virus*.

Estas comunidades resaltan la complejidad de las redes de interacciones virales y cómo diferentes grupos de hospederos pueden estar interactuando a través de virus compartidos. La presencia de comunidades con diferente tamaño y composición resalta la heterogeneidad en las interacciones virales en el sistema estudiado.

8. DISCUSIÓN

8.1. Red Observada

De acuerdo con el portal de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), en México se tienen registradas 41 especies de aves de la familia Anatidae (44). Sin embargo, en la red observada únicamente se registraron 12 especies, lo que representa aproximadamente el 29.3% del total de la riqueza de especies de aves anátidas reportadas en México.

La limitada representación de especies de aves de la familia Anatidae en la red observada puede ser atribuible a múltiples factores. Es posible que los datos disponibles en la base de datos VIRION y las fuentes de referencia utilizadas no hayan capturado la totalidad de las interacciones entre virus y aves de la familia Anatidae en México. Además, la disponibilidad de datos puede verse afectada por factores como la ubicación geográfica de los estudios, las metodologías utilizadas para la detección de virus y la notificación de los mismos. Estos factores pueden haber resultado en un sesgo hacia la inclusión de ciertas especies o la exclusión de otras en la red observada.

Dentro de la red observada, el nodo correspondiente a *Anas platyrhynchos* destacó al obtener los valores más altos en tres de las cuatro medidas de centralidad evaluadas para este estudio (centralidad de grado, centralidad de intermediación y centralidad de vector propio). Por lo tanto, en este estudio, *Anas platyrhynchos* se considera una especie clave dentro de la estructura de la red, dado su papel central en las interacciones entre virus y aves de la familia Anatidae en la cuenca de Lerma-Santiago, México.

En México, la subespecie *Anas platyrhynchos subsp. Diazii*, comúnmente conocida como el "pato mexicano", es considerada el único anátido endémico del país. (45). A pesar de su amplia distribución en el territorio mexicano, esta especie se encuentra en la lista de especies amenazadas según la NOM-059-SEMARNAT-2010 Mod. Anexo Normativo III 2019(46). Aunque generalmente se le considera una especie no migratoria, existen registros de movilidad en diferentes épocas del año dentro de México (45). Esta movilidad puede explicar por qué el nodo correspondiente a *Anas platyrhynchos* interactúa con ocho de los 14 nodos virus presentes en la red observada (Figura 6).

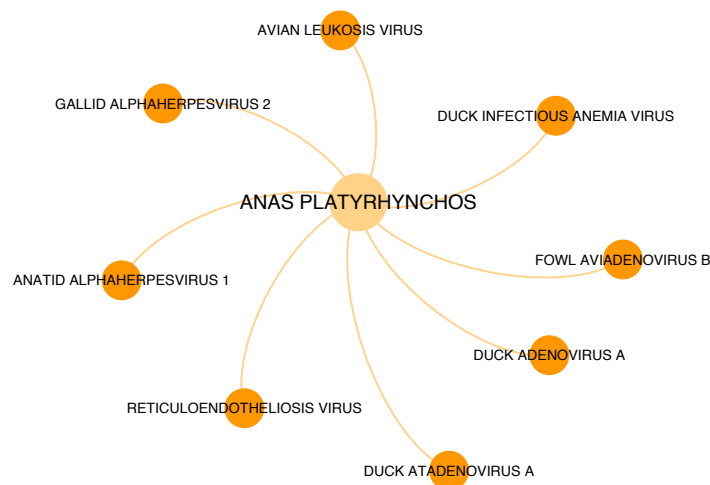


Figura 6. Sub red del nodo *Anas platyrhynchos*.

Otra ave que merece destacarse es la que corresponde al nodo que representa a *Cairina Moschata*. Este nodo también mostró valores altos en tres de las cuatro medidas de centralidad evaluadas (centralidad de grado, centralidad de intermediación y centralidad de vector propio), interactuando con siete de los 14 nodos virus presentes en la red observada, y de estos, comparte cuatro con el nodo *Anas platyrhynchos*.

En lo que respecta a los nodos de virus, el nodo correspondiente a *Avian leukosis virus* presentó el valor más alto de centralidad de grado, siendo este de seis. Este se encuentra interactuando con el 50% de las aves de la red observada (Figura 7). Es importante mencionar que este virus tiene grandes repercusiones económicas en la industria avícola en todo el mundo, lo que ha llevado a un mayor interés científico en su estudio y a la generación de una cantidad considerable de información sobre este virus desde la década de los 90 (49), y por lo tanto, es posible que exista un sobre muestreo en comparativa con el restante de los virus presentes en la red observada, lo que podría estar explicando por qué este virus en particular muestra un mayor número de interacciones en comparación con los otros virus presentes en la red observada.

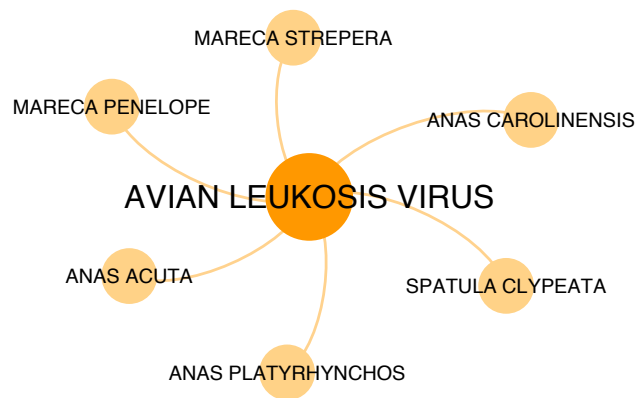


Figura 7. Sub red del nodo *Avian leukosis virus*

Por otro lado, es importante destacar que de los 14 nodos de virus presentes en la red observada, 13 de ellos afectan principalmente a las aves, a excepción de *Cyprinid herpesvirus 3*, que afecta principalmente a la carpa (47). Esto sugiere que la dinámica vírica de interacción entre aves anseriformes de México está predominada por virus aviáres y poco se encuentran interactuando con virus que afectan a otro tipo de vertebrados. Michelle Wille y colaboradores (2021) señalan que, aunque los virus de las aves se han estudiado intensamente, estas investigaciones han estado sesgadas hacia aquellos virus que causan enfermedades en las aves de producción y aquellos que representan un riesgo conocido de transmisión zoonótica (48). Además, señalan que entre el año 2008 y 2020 se ha producido un descenso significativo en la investigación tanto en la proporción de virus que causan enfermedad observable en las aves como en la proporción de virus presentes en aves que producen infección en humanos. Todo lo anteriormente mencionado podría estar explicando la dinámica obtenida dentro de la red observada.

8.2. Red Potencial

La red potencial que hemos generado para este estudio, representa únicamente una fracción de la vasta diversidad conocida. En este contexto, se estima que México, como país megadiverso alberga una asombrosa cantidad de 5,512 especies de vertebrados. Estas especies se dividen en diferentes grupos, que incluyen peces (2,716 especies), aves (1,096 especies), reptiles (804 especies), mamíferos (535 especies) y anfibios (361 especies), representando alrededor del 10% de las especies hasta hoy descritas a nivel mundial (49).

De los 699 nodos que conforman la red potencial, 188 correspondieron a especies de hospederos vertebrados, lo que representa solo el 3.4% de la diversidad de vertebrados reportados en México. . Dentro de estos 188 nodos, la clase Mammalia (mamíferos) destacó como la más abundante, abarcando el 54.7% de la riqueza de nodos hospederos en la red. Este hallazgo es comprensible, ya que la investigación se ha centrado en gran medida en mamíferos y aves, mientras que la clase

Chondrichthyes (peces cartilagosos) solo contribuyó con un nodo, es decir, una especie en la red.

Por otro lado, los 511 nodos restantes, corresponden a virus, de los cuales, predominaron los herpesvirus con un total de 251 nodos virus únicos, representando el 49.12% de los nodos virus de la red potencial, mientras que la familia viral Myoviridae, que afecta principalmente a bacterias, no obtuvo ni un solo registro (nodo).

Dentro de los Herpesvirus, se incluyen numerosos virus de doble cadena de ADN que pueden infectar al ser humano y a casi todas las especies animales, incluyendo insectos, peces, moluscos, reptiles, aves y mamíferos. Aunque se creía que estos virus tenían una especificidad de hospedero bastante marcada (50) debido a su larga coevolución con especies hospedadoras específicas a lo largo de millones de años, se ha demostrado que, a pesar de seguir ciertos patrones coevolutivos generales, muchos herpesvirus pueden infectar a una variedad de hospederos, incluso especies poco relacionadas entre sí, lo que plantea un potencial zoonótico significativo. Inclusive se ha evidenciado que algunos son capaces de atravesar las barreras entre especies e infectar a especies poco emparentadas, pudiendo presentar un potencial zoonótico (51), causando enfermedades graves que no sólo pueden ser un problema de salud pública, sino que también tienen un efecto económico (50).

En el contexto de este estudio, lo mencionado anteriormente puede observarse con los nodos virus que representan a *Gallid alphaherpesvirus 2*, *Ovine herpesvirus 2*, *Suid Alphaherpesvirus 1* y *Cyprinid herpesvirus 3*, los cuales están presentes en por lo menos 2 clases de nodos hospederos dentro de la red potencial.

La presencia de una amplia diversidad de nodos en la red potencial indica la existencia de numerosas posibles interacciones entre virus y hospederos vertebrados en México. Sin embargo, es importante señalar que muchas de estas

interacciones potenciales pueden no estar representadas en la red debido a diversas razones, como la falta de detección o la existencia de interacciones más especializadas que no se han documentado o estudiado completamente. Esta complejidad y diversidad en las interacciones virales subraya la necesidad continua de investigación en este campo para comprender mejor la dinámica de las enfermedades virales en el ecosistema y su impacto en la salud pública, animal y la biodiversidad.

Aunado a lo anterior, la falta de una correlación lineal entre la riqueza de hospederos y la riqueza de virus por comunidad refuerza la idea de que las interacciones virus-hospedero son extremadamente complejas y están influenciadas por una variedad de factores, que incluyen las características biológicas de las especies, la respuesta inmunológica y la geografía. A pesar de esta complejidad, existe un interés continuo en comprender estas dinámicas, particularmente en el contexto de las enfermedades virales emergentes.

Uno de los grandes desafíos actuales, radica en comprender a fondo los procesos de emergencia de enfermedades virales. Por ende, las cuestiones fundamentales de "¿Cómo?", "¿Cuándo?" y "¿Por qué?" de esta emergencia y reemergencia de patógenos han sido el foco de la investigación. En este sentido, uno de los enfoques de investigación está orientado a determinar los factores que permiten o impiden la propagación de virus a nuevos hospederos (52). Para ello, es necesario identificar los virus que están presentes en la naturaleza, para luego tratar de determinar y predecir su dinámica. Sin embargo, el viroma en el planeta es tan grande que el reto de proporcionar una visión guiada de qué virus puede estar interactuando con cierto hospedero parece ser un desafío imposible de abarcar. El Comité Internacional de Taxonomía de Virus (ICTV) reconoce más de 10,400 especies de virus en todos los hospedadores, tanto eucariotas como procariotas, comprendidas en 233 familias (24), mientras que Colin J. Carlson y colaboradores (2019) estiman que hay al menos 40,000 virus que solo infectan a mamíferos (8) y otros miles o millones de virus que se distribuyen a lo largo del árbol de la vida (12). Por ejemplo, los 511

virus presentes en la red potencial solo representan alrededor del 4% del total del viroma conocido, lo que significa que la emergencia e identificación con éxito de un virus en un nuevo hospedero supone un importante reto.

Para establecer interacciones virus-hospedero, es necesario considerar las complejas relaciones entre la distribución del hospedero, la prevalencia viral, la liberación del virus, seguido de la supervivencia, el desarrollo y la diseminación fuera de los hospederos reservorios, así como los atributos genéticos, fisiológicos e inmunológicos del hospedero receptor, junto con la dosis y la vía de exposición (53). Aun así, el escenario en el que un virus infecta a un hospedero no habitual es desafiante pero no imposible. Por lo tanto, resulta valioso analizar algunos de los resultados obtenidos en este estudio para comprender mejor estas complejas interacciones.

En primer lugar, es importante resaltar que, aunque los nodos denominados para este estudio “virus zoonóticos”, representan solo el 2.7% de los nodos virus en la red potencial, tienen un impacto importante sobre la salud pública y salud animal. En las últimas tres décadas, las enfermedades zoonóticas virales han tomado protagonismo en el panorama de las enfermedades a nivel mundial, causando distintos grados de morbilidad y mortalidad, así como pérdidas económicas significativas (54).

En el presente este estudio, el virus zoonótico *Suid alphaherpesvirus 1* (55) obtuvo el mayor valor de centralidad de grado, interactuando con nodos hospederos de diferentes comunidades, órdenes y clasificaciones, incluyendo tanto animales domésticos como de vida silvestre (Figura 8). Esto refuerza lo observado por Oyewale Tomori y colaboradores (2023), quienes sugieren que la mayoría de los virus zoonóticos (63%) que afectan al ser humano han sido notificados en hospederos animales pertenecientes a al menos dos órdenes taxonómicos, y un 45% en cuatro o más órdenes distintos, además del humano (54).

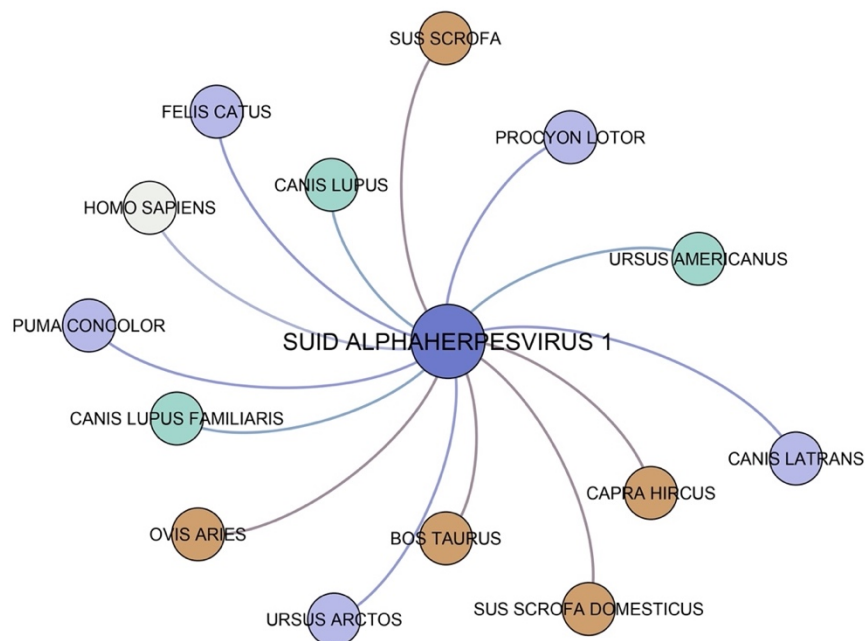


Figura 8. Sub red del nodo *Suid alphaherpesvirus*. Los nodos hospederos están representados por el color identificador de comunidad (café = comunidad artiodáctilos; morado = comunidad carnívoros; verdeazulado = comunidad variado; gris = comunidad humano).

Por su parte, Johnson y colaboradores (2015), han señalado la importancia que tienen los animales domésticos dentro de las redes de interacciones (56), pues representan nodos con altos valores de conectividad. Esto podemos evidenciarlo en este estudio, donde la mayoría de los nodos de las especies domesticas obtuvieron altos valores en las distintas medidas de centralidad. En consecuencia, estas especies son las que más probabilidades tienen de interactuar estrechamente con otras, facilitando la posible transmisión de virus, ya sea a través de contactos directos o desempeñando roles de intermediarios (puentes) en estas interacciones. Un ejemplo de ello, es el nodo *Bos taurus*, quien comparte nodos virus con otros 29 nodos hospederos pertenecientes a diversas comunidades, órdenes y

clasificaciones, incluyendo tanto animales domésticos como de animales silvestres, compartiendo virus con aproximadamente el 15% del total de nodos hospederos de la red potencial (Figura 9).

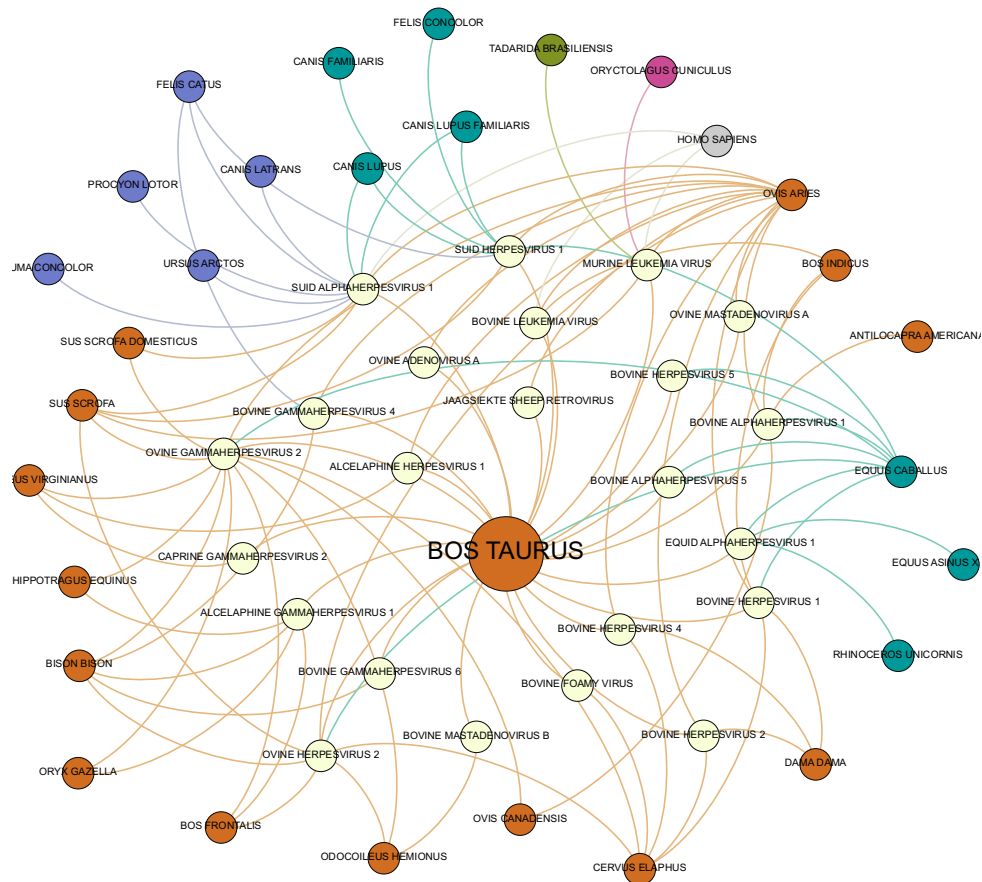


Figura 9. Sub red del nodo *Bos taurus*. Los nodos virus están representados de color amarillo claro mientras que los nodos hospederos están representados por el color identificador de comunidad (rosa = comunidad cetáceos; café = comunidad artiodáctilos; morado = comunidad carnívoros; verdeazulado = comunidad variado; gris = comunidad humano; verde = comunidad murciélagos).

Comprender la importancia de los nodos clave entre diferentes grupos de hospederos es esencial para comprender cómo los virus pueden propagarse entre distintos grupos taxonómicos de hospederos. Un ejemplo de ello se presenta en la

comunidad detectada dominada por peces, donde destaca el nodo del virus *Cyprinid herpesvirus 3* (CyHV-3). Este virus ha sido incluido en la lista de patógenos más relevantes para la salud animal por la Organización Mundial de Sanidad Animal (57), debido a que afecta poblaciones acuícolas y silvestres de la carpa común (*Cyprinus carpio*), causando impactos económicos y ecológicos significativos en todo el mundo en años recientes (47). Para este estudio, se encuentra dentro de los 20 nodos con valores más altos de intermediación, mientras que, para la centralidad de grado, se encuentra en la posición número ocho dentro de los nodos hospederos con mayor número de interacciones (Cuadro 7). Si bien, aunque la mayoría de sus interacciones se dan con nodos hospederos considerados susceptibles, es importante resaltar la asociación que se reporta con el nodo *Mareca strepera* (Figura 10). Esta especie de ave acuática no ha sido reportada como hospedero susceptible ni se ha documentado que cause enfermedad en este o alguna otra especie de ave acuática. Sin embargo, investigaciones realizadas por García y colaboradores (2020) han señalado que los patos migratorios podrían estar desempeñando algún papel crucial en la ecología y epidemiología del CyHV-3 en las carpas (58). Por tanto, sugieren mantener una vigilancia epidemiológica.

Este ejemplo pone de manifiesto la importancia de considerar potenciales interacciones entre hospederos aparentemente no relacionados, y resalta la necesidad de una monitorización continua para conocer, comprender y prevenir posibles virus emergentes o reemergentes que puedan tener impactos en la salud y la ecología de las poblaciones.

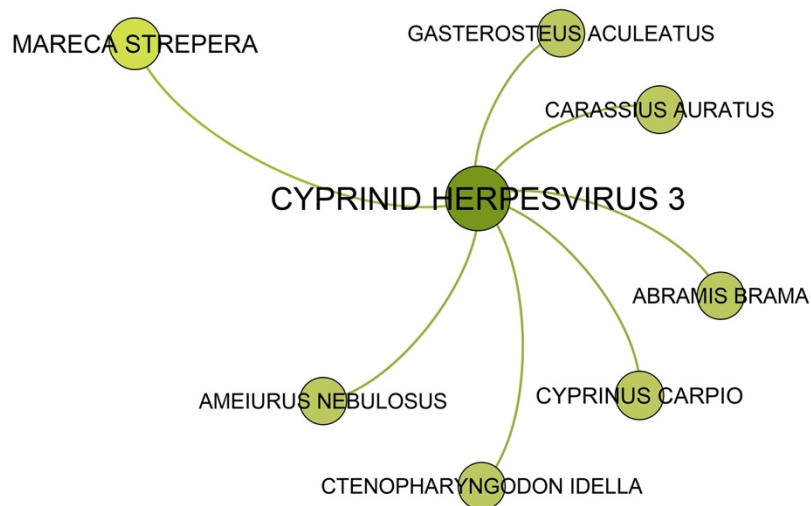


Figura 10. Sub red de la comunidad “peces”.

Hasta este punto de la discusión, podemos señalar que los nodos virus pertenecientes a los Herpesvirus no solo son los más abundantes dentro de la red, sino que también son los virus con mayor relevancia para este estudio. Por lo tanto, es importante revisar algunas características generales de estos virus.

Es fundamental reconocer que la metodología utilizada en este estudio, al igual que cualquier modelo, presentan limitaciones y suposiciones simplificadas que pueden influir en los resultados obtenidos y en su interpretación, y dada la complejidad que presentan los virus y sus interacciones, el modelo de análisis de redes ha sido cuestionado. Esto se debe en parte al sesgo inherente de los datos recolectados, que suelen provenir de bases de datos de dominio público. La calidad de estos conjuntos de datos varía en términos de alcance, exhaustividad, precisión y documentación. Por lo tanto, es posible que más del 90% de las posibles interacciones entre hospederos y virus nunca hayan sido observadas ni registradas hasta la fecha (59). Se estima que, a la fecha, únicamente se ha descrito tan solo el

1% de los virus que interactúan con los mamíferos y aún menos con otras especies vertebradas. Además, este 1% de conocimiento viral se encuentra sesgado hacia los virus de impacto socioeconómico, es decir, aquellos que afectan a la salud animal y humana, los de especies utilizadas en la producción o compañía, y aquellos que causan una mortalidad notable e importante en animales domésticos y salvajes (48).

Bajo este contexto, los resultados obtenidos en la estimación de la riqueza viral resultan razonables y no sorprende que la comunidad con el mayor valor residual positivo sea la de los humanos, seguida por la de los artiodáctilos (Cuadro 10). Esta última incluye a la mayoría de las especies de mamíferos domésticos de producción. Por lo tanto, los nodos hospederos que tuvieron una participación significativa en la dinámica y distribución de la red potencial son: *Homo sapiens*, *Bos taurus*, *Ovis aries*, *Capra hircus* y *Sus scrofa*.

Sin embargo, a pesar de las críticas dirigidas hacia modelos de redes, como el empleado en este estudio, es crucial reconocer que otros estudios han demostrado que los resultados generados por modelos de redes pueden ser sometidos a una rigurosa validación, lo que contribuye a confirmar las predicciones iniciales. Un ejemplo destacado es el realizado por Michelle V. Evans y colaboradores (2017), quienes predijeron que el mosquito *Culex quinquefasciatus* era un vector probable para el virus *Zika* (60) y que se confirmó rápidamente mediante ensayos experimentales de competencia (61). En otro ejemplo, se aplicó un modelo de redes basado en rasgos para modelar y validar alrededor de 400 especies de murciélagos, considerados como potenciales reservorios de betacoronavirus, demostrando que estos modelos pueden ayudar a optimizar el muestreo de fauna silvestre en busca de virus no descubiertos a través de un proceso dinámico de predicción, recopilación, validación y actualización de datos (62). Estos ejemplos subrayan la utilidad y validez potencial de los modelos de redes en la predicción y comprensión de las interacciones entre virus y hospederos.

Es importante no confundir el significado de predicción basada en modelos. En este contexto, se refiere a la capacidad de las herramientas cuantitativas para recapitular y explicar el mundo tal y como existe hoy, a lo largo de la historia y, por ende, anticipar posibles patrones futuros (59). Por lo tanto, a partir de este significado, se puede concluir que este estudio cumplió con su objetivo principal de modelación, ya que proporciona una descripción potencial de la dinámica de los virus presentes en las familias virales Adenoviridae, Alloherpesviridae, Herpesviridae y Retroviridae en hospederos vertebrados con distribución en México. Además, también identifica agrupamientos (comunidades) y especies clave dentro de esta dinámica.

El presente estudio ofrece una visión abstracta del potencial de interacciones virus-hospedero en un contexto ecológico y geográfico específico. Los modelos de redes son herramientas valiosas para generar hipótesis y orientar la investigación en los procesos de emergencia de enfermedades. Es fundamental que los resultados de este tipo de modelos sean sometidos a validación, por lo que las interpretaciones de los resultados deben abordarse con precaución, evitando conclusiones excesivamente simplificadas o extrapolaciones que carezcan de respaldo en la evidencia empírica. Sin embargo, este estudio representa una aproximación valiosa que cuantifica el potencial de la riqueza viral en una región propicia para el intercambio de virus, como la cuenca Lerma-Santiago, México, donde se producen altas tasas de contacto entre humanos, fauna silvestre y animales domésticos.

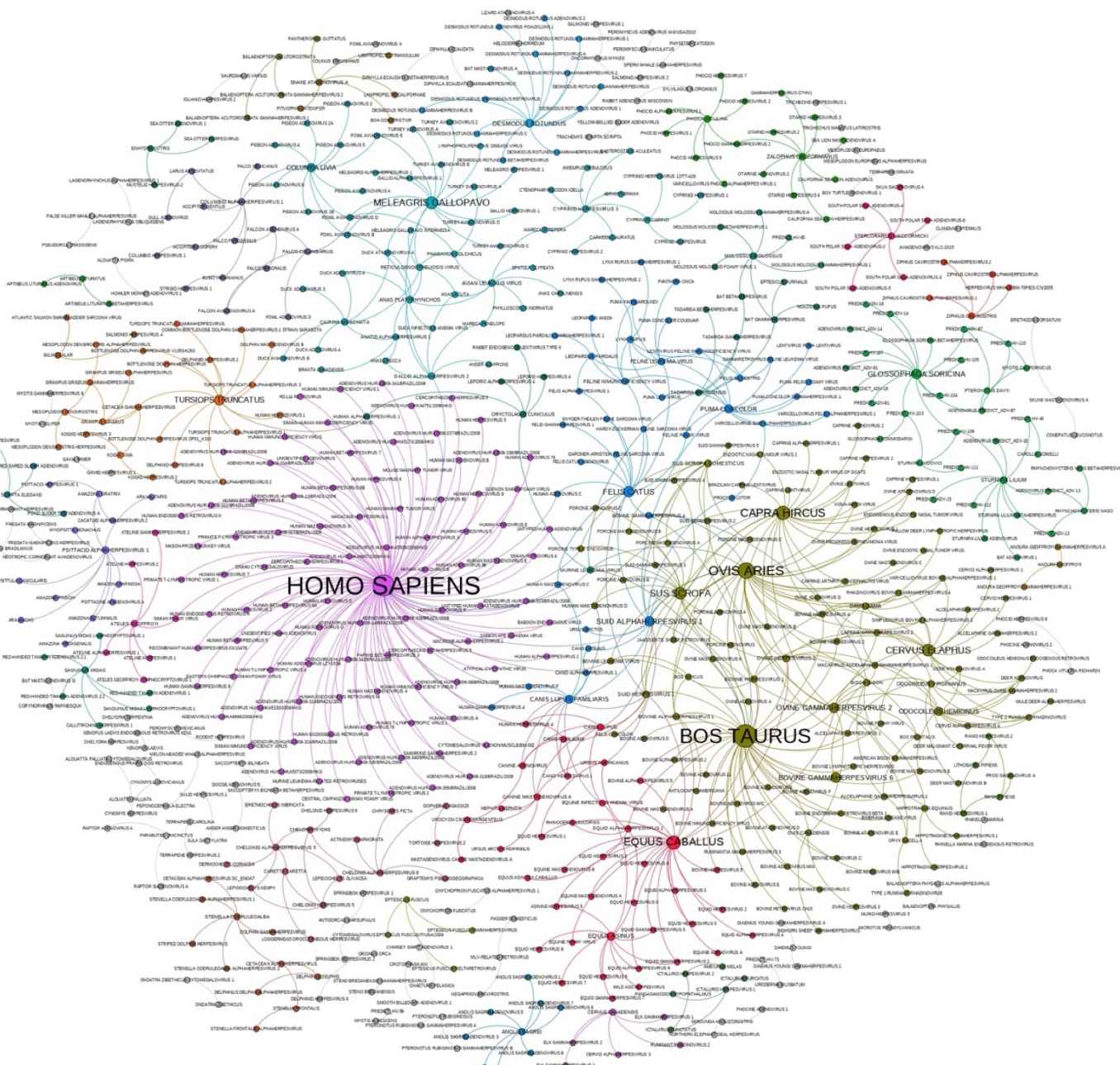


Figura 11. Red Potencial. Visualización del total de nodos (n= 699). Los colores corresponden a cada una de las comunidades detectadas; la variación dentro del mismo color representa al tipo de nodo (virus u hospedero).

9. CONCLUSIONES

El presente estudio resalta uso del análisis de redes para modelar el potencial de la riqueza viral, evidencia la falta de conocimiento de la diversidad viral y el potencial papel de los nodos de importancia dentro de la red de asociación entre virus y hospederos.

Los resultados demuestran que los mamíferos predominan como especies clave, en especial los ungulados utilizados para la producción, en especial *Bos taurus*, *Capra hircus*, *Ovis aries* y *Suis scrofa*. Ningún otro grupo taxonómico, como los reptiles, anfibios o peces, tuvieron un papel relevante dentro de la estructura de la red de acuerdo a los análisis hechos. En cuanto a los virus, los nodos clave fueron principalmente *Gallid alphaherpesvirus 2*, *Ovine herpesvirus 2*, *Suid Alphaherpesvirus 1* pertenecientes a los herpesvirus.

Si bien, cualquier estudio ecológico que englobe a los virus enfrenta un gran reto debido al enorme sesgo con el que se cuenta, a medida que se disponga de más secuencias virales y mayor información de estos, se podrán utilizar con mayor eficiencia modelos como el propuesto en el presente estudio, esperando obtener predicciones con mayor precisión ante la transmisión viral entre especies vertebradas.

Creemos que trabajos futuros deberían considerar realizar el aislamiento de virus en la diversidad de animales vertebrados, así como realizar la confirmación experimental de la replicación viral. Esto podría aportar conclusiones más sólidas sobre si las especies hospedadoras previstas desempeñan realmente un papel clave dentro de la dinámica de la red, además de informar sobre los esfuerzos de muestreo relacionados para identificar y aumentar los conocimientos de los virus.

10. GLOSARIO

Abundancia: número de individuos de cierta especie con relación a otras, y del tamaño total de poblaciones de cada una de las especies (63).

Antropización: A partir de un enfoque ecológico, se refiere al impacto que se ha causado al medio ambiente (64) de forma no natural por el ser humano.

Asociación: Registro de un virus dentro de una especie hospedera.

Bacteriófagos (fagos): Virus que infectan y lisan bacterias, consisten material genético y proteínas (65).

Biodiversidad : Se refiere a la variedad dentro y entre organismos y se cuantifica en términos de la variación genética dentro de las especies y el número de especies o tipos de organismos viviendo en un área, el número de comunidades, otros factores bióticos y la variedad de estructura y funciones del ecosistema (63).

Biósfera: Ecosistema general; la parte del planeta y su atmósfera capaz de contener a los organismos vivos (66).

Colapso de red: Dividir una red por tipos de nodo.

Comunidades / Sub redes / Módulos: Sub unidades estructurales que reflejan la organización modular de la red (37).

Correlación: Estadísticamente es una medida del grado de asociación lineal entre dos variables (66).

Diversidad: Variedad de seres vivos que conforman una comunidad. Esta dada por la riqueza y abundancia de especies (67).

Ecología: Estudio de las interrelaciones existentes entre los organismos vivos y su ambiente (66).

Enlace: Representa la unión de nodos.

Especies: Grupo de organismos formalmente reconocidos como distinto de otros grupos ; categoría que se encuentra por debajo de “género”; unidad básica de la clasificación biológica (66). Cada especie tiene su propia identidad genética y en consecuencia un aspecto morfológico característico .

Especies endémicas: Especies nativas de una región geográfica particular (66).

Especies exóticas: Especies que no existen en una región y han sido introducidas (67).

Estructura de la Red: Propiedades generales de toda la red.

- **Orden:** Número total de nodos de la red (29).
- **Densidad:** Numero promedio de interacciones por nodo (29).
- **Diámetro:** la mayor de todas las distancias más cortas entre cada par de nodos de la red (30) y es relativo al número de nodos de la red, ya que depende de contar el número de interacciones en una ruta, que puede aumentar a medida que aumenta el orden de la red (20).
- **Tamaño de la red:** Número total de enlaces en la red (29).

Género: categoría de la clasificación biológica que comprende una o más especies relacionadas filogenéticamente y morfológicamente (66).

Hospederos amplificadores: Aquellos en el que el agente infeccioso encuentra el medio adecuado para un incremento repentino en el tamaño de su población y a partir del cual se puede transmitir en ocasiones repetidas o simultáneas (66).

Hospederos vertebrados: Organismos que ofrece refugio o que actúa como “anfitrión” de otro organismo; permite la subsistencia de un agente infeccioso (66).

Humedales: Áreas en las cuales el nivel del agua está cerca de, justo al, o encima del nivel de la superficie del terreno y tienden a tener parte de su superficie acuática despejada (espejos de agua) (68).

Interacción: Los organismos no están aislados en la naturaleza, sino inmersos en un entorno con individuos y organismos con los que interactúan. Si bien tiene múltiples clasificaciones una de las más utilizadas es a partir del mecanismo de interacción (Competencia, depredación, herbivorismo, parasitismo, mutualismo y simbiosis) (67).

Interacción en la red: Si dos nodos están unidos a partir de un enlace entonces estos nodos están interactuando entre sí dentro de la red; esto se debe a que las redes de interacción son capaces de estudiar todo tipo de interacciones ecológicas (mutualista, antagonista, parasitismo, etc.) lo que permite abarcar varios tipos de interacción que coexisten en las comunidades (20) (69).

Modelo: Representación de un sistema real en forma simplificada (66).

Modularidad: La modularidad de la red mide qué tan estrechamente están los nodos en módulos; un módulo se define como un subsistema de especies que no se superponen y que interactúan fuertemente (70). En una red, la modularidad mide la proporción de interacciones que conectan los nodos dentro de los módulos (71).

Medidas de centralidad: Medidas basadas en el nodo (72); permiten conocer el papel de los nodos en función de su posición en la red y la organización de sus interacciones (22). Estas medidas pueden ser capaces de identificar un listado de especies claves, pero esto requiere una validación experimental/ observacional posterior (20).

- **Centralidad de grado:** Número de enlaces que conectan a cada uno de los nodo (30) y permite la identificación de nodos importantes como especies claves (32) (73).
- **Centralidad de Intermediación:** Número de caminos más cortos entre todos los nodos que pasan a través de un nodo focal (31). Los nodos que obtengan los valores altos más altos se consideran conectores o puentes de módulos de la red (20).
- **Centralidad de Cercanía:** Mide la distancia relativa de un nodo focal a todos los demás nodos de la red (31), el máximo valor a obtener es uno por lo que si un nodo está conectado directamente a todos los demás nodos el valor que obtendrá será uno y se considerará como el nodo más cercano a todos los demás nodos de la red (72).
- **Centralidad de Vector Propio:** Cuantifica la centralidad de un nodo como proporcional a la suma de todas las centralidades de sus nodos conectados (35), es decir cada nodo de la red recibe una puntuación relativa por cada nodo que interactúe con el en la red, sin embargo no todos los nodos son equivalentes, en muchas circunstancias, la importancia de un nodo en una red se puede incrementar al tener interacción con otros nodos que son “importantes” (centrales) (37) por lo que el valor de centralidad de vector propio estará dado por cuantos y cuales nodos interactúan con un nodo focal.

Participación funcionales y dinámicos: No todas las especies dentro de una comunidad cumplen con el mismo papel ecológico. En las redes, es posible medir la posición y papel de las especies dentro de esta, lo que nos permite medir el efecto de cada especie en la red (20). La participación funcional de una especie se puede definir por cómo se distribuye sus interacciones dentro de la red, en su módulo y con otros módulos (20).

Patógeno: Microorganismo que origina enfermedad en un individuo (animal o planta) (66).

Red de Interacciones: Una red es un conjunto de muchos elementos (nodos) que interactúan de alguna forma (37). Una red, en el ámbito biológico / epidemiológico / ecológico, consiste en un conjunto de nodos, que pueden representar hospederos y/o patógenos conectados por enlaces a través de los cuales interactúan o comparten los patógenos (22).

Red bipartita: Conformada por un conjunto de nodos que representan dos unidades distintas en este caso virus y hospederos (23).

Red dirigida: Se construyen redes dirigidas cuando conocemos la dirección de las interacciones (20) por lo tanto cada nodo puede tener dos enlaces, uno de entrada uno de salida (37).

Red no dirigida: Redes que solo representan la presencia o ausencia de interacción a partir de un enlace sin dirección (20).

Red unipartita: Conformada por un tipo de nodo (23).

Riqueza: Número de especies que compone una comunidad (67); es el número de especies en un área determinada (63).

Riqueza de Hospederos: Número de especies vertebradas dentro de la red.

Riqueza viral: Número de especies de virus dentro de la red.

Viroma: Conjunto de todos los virus de la biosfera (8).

Virus: Entidades simples y acelulares formadas por una o más moléculas de DNA o RNA rodeadas por una cubierta de proteínas y solamente pueden reproducirse en el interior de células vivas, es decir son parásitos intracelulares obligados (74).

Virus emergentes: Virus que a través de procesos eco-evolutivos infecta de manera sostenible a nuevos hospederos (75).

Virus zoonótico: virus que interactuaron con el nodo *Homo sapiens* y al menos otros nodo hospedero.

11. REFERENCIAS

1. Sánchez O, Bridgewater P, Instituto Nacional de Ecología (Mexico), U.S. Fish and Wildlife Service, editores. Perspectivas sobre conservación de ecosistemas acuáticos en México. 1a ed. México, D.F.: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología; 2007. 293 p.
2. Goodwin RE. Review of Ecology and Field Biology. Bios [Internet]. 1981 [citado 12 de septiembre de 2022];52(3):145-7. Disponible en: <https://www.jstor.org/pbidi.unam.mx:8080/stable/4607692>
3. Conagua CN del. gob.mx. [citado 31 de agosto de 2022]. Organismo de Cuenca Lerma Santiago Pacífico. Disponible en: <http://www.gob.mx/conagua/acciones-y-programas/organismo-de-cuenca-lerma-santiago-pacifico>
4. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). Informe Técnico de la Cuenca Hidrológica Río Lerma . Humedales. [Internet]. México; 2019 p. 83. Disponible en: https://www.inegi.org.mx/contenido/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/nueva_estruc/702825188740.pdf
5. Arturo Hernández-Colina, Mónica Yadeun, Gary García-Espinosa. Waterfowl community from a protected artificial wetland in Mexico State, Mexico. Huitzil [Internet]. 1 de noviembre de 2017 [citado 29 de agosto de 2022];19(1). Disponible en: <http://pbidi.unam.mx:8080/login?url=https://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=edsdoj&AN=edsdoj.17f4afb48e1b4bb7be6263cec1511d54&lang=es&site=eds-live>
6. Ramírez-Martínez LA, Loza-Rubio E, Mosqueda J, González-Garay ML, García-Espinosa G. Fecal virome composition of migratory wild duck species. Datta S, editor. PLoS ONE [Internet]. 21 de noviembre de 2018 [citado 29 de agosto de 2022];13(11):e0206970. Disponible en: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0206970>
7. Virgin HW. The Virome in Mammalian Physiology and Disease. Cell [Internet]. marzo de 2014 [citado 11 de enero de 2023];157(1):142-50. Disponible en: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0092867414002311>
8. Carlson CJ, Zipfel CM, Garnier R, Bansal S. Global estimates of mammalian viral diversity accounting for host sharing. Nat Ecol Evol [Internet]. 10 de junio de 2019 [citado 11 de enero de 2023];3(7):1070-5. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/s41559-019-0910-6>
9. Krammer F, Smith GJD, Fouchier RAM, Peiris M, Kedzierska K, Doherty PC, et al. Influenza. Nat Rev Dis Primers [Internet]. 28 de junio de 2018 [citado 11 de enero de 2023];4(1):3. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/s41572-018-0002-y>
10. Marra, P. P., Griffing, S. M., & McLean, R. G. West Nile Virus and Wildlife Health. Emerging Infectious Diseases. Emerging Infectious Diseases [Internet]. 2003;9(7):898-9. Disponible en: https://wwwnc.cdc.gov/eid/article/9/7/03-0277_article
11. Klenk K, Komar N. POOR REPLICATION OF WEST NILE VIRUS (NEW YORK 1999 STRAIN) IN THREE REPTILIAN AND ONE AMPHIBIAN SPECIES. The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene [Internet]. 1 de septiembre de 2003 [citado 11 de enero de 2023];69(3):260-2. Disponible en: <https://ajtmh.org/doi/10.4269/ajtmh.2003.69.260>
12. Carlson CJ, Gibb RJ, Albery GF, Brierley L, Connor RP, Dallas TA, et al. The Global Virome in One Network (VIRION): an Atlas of Vertebrate-Virus Associations. 2022;13(2):16.

13. Chan JFW, To KKW, Tse H, Jin DY, Yuen KY. Interspecies transmission and emergence of novel viruses: lessons from bats and birds. *Trends Microbiol* [Internet]. octubre de 2013 [citado 29 de agosto de 2022];21(10):544-55. Disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC7126491/>
14. Chan JFW, To KKW, Chen H, Yuen KY. Cross-species transmission and emergence of novel viruses from birds. *Current Opinion in Virology* [Internet]. febrero de 2015 [citado 6 de noviembre de 2022];10:63-9. Disponible en: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1879625715000073>
15. Pulosof S, Fortuna MA, Cosson JF, Galan M, Kittipong C, Ribas A, et al. Host–parasite network structure is associated with community-level immunogenetic diversity. *Nat Commun* [Internet]. diciembre de 2014 [citado 29 de agosto de 2022];5(1):5172. Disponible en: <http://www.nature.com/articles/ncomms6172>
16. Gómez JM, Nunn CL, Verdú M. Centrality in primate–parasite networks reveals the potential for the transmission of emerging infectious diseases to humans. *Proc Natl Acad Sci U S A* [Internet]. 7 de mayo de 2013 [citado 29 de agosto de 2022];110(19):7738-41. Disponible en: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3651426/>
17. Luis AD, O’Shea TJ, Hayman DTS, Wood JLN, Cunningham AA, Gilbert AT, et al. Network analysis of host–virus communities in bats and rodents reveals determinants of cross-species transmission. *Ecology Letters* [Internet]. 2015 [citado 29 de agosto de 2022];18(11):1153-62. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/ele.12491>
18. Morand S, McIntyre KM, Baylis M. Domesticated animals and human infectious diseases of zoonotic origins: Domestication time matters. *Infection, Genetics and Evolution* [Internet]. junio de 2014 [citado 29 de agosto de 2022];24:76-81. Disponible en: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1567134814000781>
19. Dallas TA, Han BA, Nunn CL, Park AW, Stephens PR, Drake JM. Host traits associated with species roles in parasite sharing networks. *Oikos* [Internet]. enero de 2019 [citado 29 de agosto de 2022];128(1):23-32. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/oik.05602>
20. Delmas E, Besson M, Brice MH, Burkle LA, Dalla Riva GV, Fortin MJ, et al. Analysing ecological networks of species interactions: Analyzing ecological networks. *Biol Rev* [Internet]. febrero de 2019 [citado 29 de agosto de 2022];94(1):16-36. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/brv.12433>
21. Pomeroy LW, Kim H, Xiao N, Moritz M, Garabed R. Network analyses to quantify effects of host movement in multilevel disease transmission models using foot and mouth disease in Cameroon as a case study. Komarova NL, editor. *PLoS Comput Biol* [Internet]. 29 de agosto de 2019 [citado 29 de agosto de 2022];15(8):e1007184. Disponible en: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pcbi.1007184>
22. Bansal S, Grenfell BT, Meyers LA. When individual behaviour matters: homogeneous and network models in epidemiology. *J R Soc Interface* [Internet]. 22 de octubre de 2007 [citado 29 de agosto de 2022];4(16):879-91. Disponible en: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsif.2007.1100>
23. Nieto-Rabiela F, Wiratsudakul A, Suzán G, Rico-Chávez O. Viral networks and detection of potential zoonotic viruses in bats and rodents: A worldwide analysis. *Zoonoses Public Health* [Internet]. septiembre de 2019 [citado 20 de enero de 2023];66(6):655-66. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/zph.12618>
24. International Committee on Taxonomy of Viruses: ICTV [Internet]. Disponible en: <https://ictv.global>

25. Portal de Información Geográfica - CONABIO [Internet]. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO); 2022 [citado 29 de agosto de 2022]. Disponible en: <http://geoportal.conabio.gob.mx/>
26. IUCN Red List of Threatened Species [Internet]. [citado 29 de agosto de 2022]. The IUCN Red List of Threatened Species. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org/en>
27. Global Biodiversity Information Facility [Internet]. [citado 29 de agosto de 2022]. Disponible en: <https://www.gbif.org/>
28. Encyclopedia of Life [Internet]. [citado 29 de agosto de 2022]. Disponible en: <https://eol.org/>
29. Bartomeus I. Understanding Linkage Rules in Plant-Pollinator Networks by Using Hierarchical Models That Incorporate Pollinator Detectability and Plant Traits. Farwig N, editor. PLoS ONE [Internet]. 1 de julio de 2013 [citado 29 de agosto de 2022];8(7):e69200. Disponible en: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0069200>
30. Albert R, Barabasi AL. Statistical mechanics of complex networks. Rev Mod Phys [Internet]. 30 de enero de 2002 [citado 31 de agosto de 2022];74(1):47-97. Disponible en: <http://arxiv.org/abs/cond-mat/0106096>
31. Newman ME. Networks. An Introduction. Oxford, New York: Oxford University Press Inc; 2010. 772 p.
32. Solé RV, Montoya JM. Complexity and Fragility in Ecological Networks. Proceedings: Biological Sciences [Internet]. 2001 [citado 31 de agosto de 2022];268(1480):2039-45. Disponible en: <https://www.jstor.org/pbidi.unam.mx:8080/stable/3067934>
33. Vázquez DP, Poulin R, Krasnov BR, Shenbrot GI. Species abundance and the distribution of specialization in host–parasite interaction networks. Journal of Animal Ecology [Internet]. 2005 [citado 29 de agosto de 2022];74(5):946-55. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2656.2005.00992.x>
34. Estrada E, Bodin Ö. Using Network Centrality Measures to Manage Landscape Connectivity. Ecological Applications [Internet]. 2008 [citado 31 de agosto de 2022];18(7):1810-25. Disponible en: <https://www.jstor.org/pbidi.unam.mx:8080/stable/40062253>
35. Bonacich P. Some unique properties of eigenvector centrality. Social Networks [Internet]. octubre de 2007 [citado 31 de agosto de 2022];29(4):555-64. Disponible en: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378873307000342>
36. Martin T, Zhang X, Newman MEJ. Localization and centrality in networks. Phys Rev E [Internet]. 12 de noviembre de 2014 [citado 7 de septiembre de 2022];90(5):052808. Disponible en: <http://arxiv.org/abs/1401.5093>
37. Alcalá Corona SA. Métodos computacionales de búsqueda de comunidades funcionales en redes de regulación genética [Internet] [Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias]. [Ciudad de México]; 2018. Disponible en: <http://132.248.9.195/ptd2018/abril/0773226/Index.html>
38. Lancichinetti A, Kivela M, Saramaki J, Fortunato S. Characterizing the Community Structure of Complex Networks. Sporns O, editor. PLoS ONE [Internet]. 12 de agosto de 2010 [citado 7 de septiembre de 2022];5(8):e11976. Disponible en: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0011976>
39. Newman MEJ. Fast algorithm for detecting community structure in networks. Phys Rev E [Internet]. 18 de junio de 2004 [citado 7 de septiembre de 2022];69(6):066133. Disponible en: <http://arxiv.org/abs/cond-mat/0309508>

40. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing [Internet]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2020. Disponible en: <https://www.R-project.org/>.
41. Hadley Wickham, Mara Averick, Jennifer Bryan, Winston Chang, Lucy D'Agostino McGowan, Romain François, et al. Welcome to the {tidyverse} [Internet]. *Journal of Open Source Software*; 2019. Disponible en: <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
42. Gabor Csardi, Tamas Nepusz. The igraph software package for complex network research [Internet]. *InterJournal, Complex Systems*; 2006. Disponible en: <https://igraph.org>
43. Mathieu Bastian, Sebastien Heymann, Mathieu Jacomy. Gephi: an open source software for exploring and manipulating networks. [Internet]. *International AAAI Conference on Weblogs and Social Media*; 2009. Disponible en: <http://www.aaai.org/ocs/index.php/ICWSM/09/paper/view/154>
44. CONABIO. AVESMX, La Red de Conocimiento sobre las Aves de México. 2015. AVESMX, La Red de Conocimiento sobre las Aves de México. Disponible en: <http://avesmx.conabio.gob.mx/BusquedaCriterios.php>
45. Colón Quezada D. Estructura genética poblacional del pato mexicano (*Anas diazi*) en México [Tesis para obtener el grado Maestro en Ciencias Biológicas]. [Instituto de Biología]: Universidad Nacional Autónoma de México; 2012.
46. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. DIARIO OFICIAL: Procuraduría Federal de Protección al Ambiente; 2016 sep.
47. Tolo IE, Bajer PG, Mor SK, Phelps NBD. Disease ecology and host range of Cyprinid herpesvirus 3 (CYHV -3) in CYHV -3 endemic lakes of North America. *Journal of Fish Diseases* [Internet]. 26 de marzo de 2023 [citado 5 de mayo de 2023];jfd.13778. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jfd.13778>
48. Wille M, Geoghegan JL, Holmes EC. How accurately can we assess zoonotic risk? Dobson AP, editor. *PLoS Biol* [Internet]. 20 de abril de 2021 [citado 6 de mayo de 2023];19(4):e3001135. Disponible en: <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pbio.3001135>
49. El medio ambiente en México 2013-2014 SEMARNAT [Internet]. Disponible en: https://apps1.semarnat.gob.mx:8443/dgeia/informe_resumen14/04_biodiversidad/4_1.html
50. Woźniakowski G, Samorek-Salamonowicz E. Animal herpesviruses and their zoonotic potential for cross-species infection. *Ann Agric Environ Med*. 2015;22(2):191-4.
51. Azab W, Dayaram A, Greenwood AD, Osterrieder N. How Host Specific Are Herpesviruses? Lessons from Herpesviruses Infecting Wild and Endangered Mammals. *Annu Rev Virol* [Internet]. 29 de septiembre de 2018 [citado 6 de mayo de 2023];5(1):53-68. Disponible en: <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-virology-092917-043227>
52. Geoghegan JL, Holmes EC. Predicting virus emergence amid evolutionary noise. *Open Biol* [Internet]. octubre de 2017 [citado 14 de febrero de 2023];7(10):170189. Disponible en: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsob.170189>
53. Plowright RK, Parrish CR, McCallum H, Hudson PJ, Ko AI, Graham AL, et al. Pathways to zoonotic spillover. *Nat Rev Microbiol* [Internet]. agosto de 2017 [citado 3 de mayo de 2023];15(8):502-10. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/nrmicro.2017.45>

54. Tomori O, Oluwayelu DO. Domestic Animals as Potential Reservoirs of Zoonotic Viral Diseases. *Annu Rev Anim Biosci* [Internet]. 15 de febrero de 2023 [citado 4 de mayo de 2023];11(1):33-55. Disponible en: <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-animal-062922-060125>
55. Wong G, Lu J, Zhang W, Gao GF. Pseudorabies virus: a neglected zoonotic pathogen in humans? *Emerging Microbes & Infections* [Internet]. 1 de enero de 2019 [citado 12 de septiembre de 2023];8(1):150-4. Disponible en: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/22221751.2018.1563459>
56. Kreuder Johnson C, Hitchens PL, Smiley Evans T, Goldstein T, Thomas K, Clements A, et al. Spillover and pandemic properties of zoonotic viruses with high host plasticity. *Sci Rep* [Internet]. 7 de octubre de 2015 [citado 14 de febrero de 2023];5(1):14830. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/srep14830>
57. INFECTION WITH KOI HERPESVIRUS. *Manual of Diagnostic Tests for Aquatic Animals 2022* [Internet]. 2022;OIE Aquatic Manual 2022(CHAPTER 2.3.6.). Disponible en: https://www.woah.org/fileadmin/Home/eng/Health_standards/aahm/current/2.3.06_KHV.pdf
58. Torres-Meza OA, Loza-Rubio E, Martínez-Maya JJ, García-Espinosa G. The First Detection of Koi Herpesvirus (Cy HV 3) in Migratory Wild Ducks in North America. *J Aquat Anim Health* [Internet]. marzo de 2020 [citado 6 de mayo de 2023];32(1):28-31. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/aah.10092>
59. Albery GF, Becker DJ, Brierley L, Brook CE, Christofferson RC, Cohen LE, et al. The science of the host–virus network. *Nat Microbiol* [Internet]. 24 de noviembre de 2021 [citado 6 de mayo de 2023];6(12):1483-92. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/s41564-021-00999-5>
60. Evans MV, Dallas TA, Han BA, Murdock CC, Drake JM. Data-driven identification of potential Zika virus vectors. *eLife* [Internet]. 28 de febrero de 2017 [citado 31 de mayo de 2023];6:e22053. Disponible en: <https://elifesciences.org/articles/22053>
61. Smartt CT, Shin D, Kang S, Tabachnick WJ. *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) From Florida Transmitted Zika Virus. *Front Microbiol* [Internet]. 26 de abril de 2018 [citado 31 de mayo de 2023];9:768. Disponible en: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fmicb.2018.00768/full>
62. Becker DJ, Albery GF, Sjodin AR, Poisot T, Bergner LM, Chen B, et al. Optimising predictive models to prioritise viral discovery in zoonotic reservoirs. *The Lancet Microbe* [Internet]. agosto de 2022 [citado 31 de mayo de 2023];3(8):e625-37. Disponible en: <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2666524721002457>
63. Valdez R, Ortega JA. *Ecología y manejo de fauna silvestre en México*. 1a. edición. México: Colegio de Postgraduados; 2014.
64. Ornelas García CP, Álvares F, Wegier A. *Antropización: Primer análisis integral* [Internet]. Primera Edición. Ciudad de México; 2019. Disponible en: <https://doi.org/10.22201/ib.9786073020305e.2019>
65. Segundo A. N, Hernández B E, López V. O, Torres A. O. Los bacteriófagos como una alternativa en el tratamiento de enfermedades infecciosas Bacterianas (Fagoterapia). *Revista Mexicana de Ciencias Farmacéuticas* [Internet]. 2010;41(3):17-26. Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57916078003>
66. Vargas García R. *TÉRMINOS DE USO COMÚN EN EPIDEMIOLOGÍA VETERINARIA*. Primera edición. México: Plaza y Valdés, S.A. de C.V.; 2000.

67. Pérez-Granados A, Molina-Céron M de la L. *Biología*. Primera edición. México: Editorial Santillana, S. A. de C. V.; 2007.
68. Smith, R.L. *Ecology and Field Biology*. Tercera edición. Nueva York: Harper & Row; 1980.
69. Fontaine C, Guimarães PR, Kéfi S, Loeuille N, Memmott J, van der Putten WH, et al. The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks: Merging networks with different interaction types. *Ecology Letters* [Internet]. noviembre de 2011 [citado 14 de febrero de 2023];14(11):1170-81. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2011.01688.x>
70. Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. The modularity of pollination networks. *Proc Natl Acad Sci USA* [Internet]. 11 de diciembre de 2007 [citado 14 de febrero de 2023];104(50):19891-6. Disponible en: <https://pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.0706375104>
71. Poisot T. An a posteriori measure of network modularity [Internet]. 2013 [citado 14 de febrero de 2023]. p. 61457 Bytes. Disponible en: https://f1000.figshare.com/articles/dataset/Relationships_between_raw_and_realized_modularity/156237
72. Krause J, James R, Franks DW, Croft DP. *ANIMAL SOCIAL NETWORKS*. United Kingdom: Oxford University Press Inc; 2015.
73. Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proc Natl Acad Sci USA* [Internet]. octubre de 2002 [citado 29 de agosto de 2022];99(20):12917-22. Disponible en: <https://pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.192407699>
74. Prescott LM, Harley JP, Klein DA. *Microbiología*. Quinta edición. España: McGRAW-HILL INTERAMERICANA DE ESPAÑA, S. A. U.; 2002.
75. Dennehy JJ. Evolutionary ecology of virus emergence: Virus emergence. *Ann NY Acad Sci* [Internet]. febrero de 2017 [citado 14 de febrero de 2023];1389(1):124-46. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/nyas.13304>