



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
PROGRAMA DE MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA
PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL

**Beta Diversidad y Dinámica de Virus Asociados a
Comunidades de Murciélagos en Paisajes Fragmentados**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:
Oscar Rico Chávez

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

Gerardo Suzán Azpiri (Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM)
Elizabeth Loza Rubio (Programa de Maestría y Doctorado en Ciencias de la
Producción y de la Salud Animal)
Fernando Esponda Darlington (Programa de Maestría y Doctorado en Ciencias
de la Producción y de la Salud Animal)

México D.F.

Febrero 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Gerardo Suzán

Al Comité Tutorial: Elizabeth Loza Rubio y Fernando Esponda

Al Dr. Gabriel E. García por toda su ayuda y consejos para mejorar el desarrollo del proyecto

Al Programa de Maestría y Doctorado en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca proporcionada

Al Proyecto “Emerging Pandemic Threats PREDICT” de la USAID por el financiamiento otorgado

Al Departamento de Etología Fauna Silvestre y Animales de Laboratorio de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM

A EcoHealth Alliance por el apoyo otorgado en la realización de la tesis

A la Asociación Mexicana de Medicina de la Conservación Kalaan-kab

Al grupo de Ecología de Enfermedades del DEFSAL, UNAM

Al Dr. Rodrigo Medellín y el personal del Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres del Instituto de Ecología, UNAM

A Edith Rojas y personal del CENID Microbiología Animal del INIFAP por el apoyo en el diagnóstico de laboratorio

A Rafael Lombera y su familia por la ayuda otorgada en el campo

A mis sinodales, Dra. Rosa Elena Sarmiento, Dr. Rafael Ávila, Dra. Susana Mendoza y Dr. Álvaro Aguilar

A mi familia y a todos aquellos que directa o indirectamente me apoyaron durante mis estudios de Doctorado

ÍNDICE

Resumen	ii
Abstract	iii
1. Introducción	1
2. Revisión de la literatura	3
a. Importancia de los murciélagos y su relación con los virus	3
b. Diversidad de especies y enfermedades	8
c. Beta diversidad	13
d. Teoría de metacomunidades	17
3. Objetivos	34
4. Hipótesis	35
5. Diversidad viral de comunidades de murciélagos en paisajes alterados en México	36
6. Beta diversidad y metacomunidades de virus asociados a murciélagos en paisajes fragmentados	65
7. Beta diversidad y prevalencia de rabia en comunidades de murciélagos en paisajes transformados	86

RESUMEN

La ecología de enfermedades estudia las dinámicas y mecanismos que expliquen la distribución de los agentes infecciosos en diferentes escalas espaciales y temporales. En el presente estudio se usó como modelo a las comunidades virus asociadas a murciélagos en paisajes fragmentados del sureste de México. Se obtuvieron muestras de murciélagos del periodo 2009-2012 que fueron analizadas para detectar diferentes familias virales. Se analizó el efecto del tipo de hábitat en la diversidad de virus y hospederos. Mediante la partición de la diversidad beta, se calcularon los componentes de anidación y recambio en la composición de comunidades virales y de hospederos. Además se aplicó la teoría de metacomunidades para determinar la estructura de distribución en dos tipos de hábitat (conservado y perturbado). En conjunto con lo anterior se realizó una descomposición de varianza basado en un análisis de correspondencia canónica para medir la influencia de características funcionales, de transmisión y filogenéticas de las especies de murciélagos en la distribución de las comunidades virales. Por último se relacionó el cambio en la composición de comunidades (diversidad beta) de murciélagos con la variación de los valores de prevalencia de rabia en un gradiente de perturbación. Se encontró una relación significativa ($r = 0.86, p < 0.05$) entre la diversidad beta de las comunidades virales y las comunidades de hospederos, siendo el componente de recambio el que mejor explicó la diversidad beta taxonómica (DBT) y la diversidad beta filogenética (DBF) Se identificó una estructura *quasi*-Gleasoniana en la metacomunidad total de virus, indicando un cambio gradual entre los virus, además de una respuesta idiosincrática al gradiente ambiental. La descomposición de varianza permitió identificar en las tres metacomunidades evaluadas que las características funcionales son las más importantes para explicar la variación en la distribución de virus a través de sus hospederos. Nuestros resultados mostraron que el 46% de la variación en el cambio de la prevalencia de rabia se explica por la DBT ($R^2 = 0.46, p = 0.01$), mientras que el 54% de la variación de la prevalencia es explicada por la DBF ($R^2 = 0.54, p = 0.007$). La integración de datos empíricos con análisis moleculares y ecológicos considerando los mecanismos de distribución de la riqueza viral en paisajes

fragmentados representa una herramienta importante para la toma de decisiones en salud pública y animal.

ABSTRACT

Disease ecology studies the dynamics and mechanisms that explain the distribution of infectious agents through their hosts at different spatial and temporal scales. In this study we described viral metacommunity structure in three bat communities from fragmented landscapes in southeastern Mexico. Using comprehensive ecological analysis and computational tools we analyzed the effect of habitat type in the viral and host diversity. By partitioning beta diversity we calculated the nestedness and turnover components of both viral and host communities. Furthermore metacommunities theory was applied to determine the structure of distribution within two habitat types (conserved and disturbed). In addition we performed an analysis based on variance decomposition from canonical correspondence analysis to measure the influence of hosts functional traits, transmission characteristics, and hosts phylogenetic relationships in the distribution of viral communities through their hosts. Finally we related the change of bats communities' composition (beta diversity) with the values of rabies prevalence variation within an anthropogenic gradient.

We found a significant relationship ($r = 0.86$, $p < 0.05$) between beta diversity of viral communities and beta diversity in host communities; the turnover component explained the taxonomic and phylogenetic beta diversity among virus communities. We identified a quasi-Gleasonian structure in the total viral metacommunity, indicating a gradual change between virus among hosts and idiosyncratic response to environmental gradient. The analyses of variance decomposition identified that functional traits are the most important factors to explain the distribution of virus through their hosts. Our results showed that 46% of the variation in the change of the rabies prevalence was explained by taxonomic beta diversity ($R^2 = 0.46$, $p = 0.01$), while 54% of the variation in prevalence variation was explained by the phylogenetic beta diversity ($R^2 = 0.54$, $p = 0.007$). The

integration of empirical data with ecological and molecular analyses, considering the mechanisms of viral richness distribution through habitats in modifying landscapes represents an important tool for public and animal health decision makers

1. INTRODUCCIÓN

Estudios en enfermedades emergentes y re-emergentes, en especial en sistemas multi-hospederos, con un enfoque unicausal, donde se asume la no interacción entre el patógenos con otras especies hospederas y no hospederas, o con otros patógenos o parásitos, han demostrado ser insuficientes para comprender y explicar los mecanismos en la emergencia de enfermedades zoonóticas (Nishiura et al., 2009; Holt & Dobson, 2006; Daszak et al., 2004; Cleaveland et al., 2001). Las complejas interacciones ecológicas (bióticas, bióticas y antropogénicas), así como las interacciones evolutivas en las enfermedades infecciosas, particularmente en las enfermedades emergentes (EE) de origen animal, requieren de una aproximación multidisciplinaria a diferentes escalas temporales y espaciales. Actualmente el desarrollo de las sociedades modernas, el crecimiento exponencial de la población humana y los desarrollos tecnológicos han creado nuevos escenarios ecológicos donde entran en contacto especies previamente separadas. Se sabe que las EE están estrechamente relacionadas con cambios globales (por ejemplo; cambio de uso de suelo, cambio climático, fragmentación y pérdida de hábitat) y que varios brotes de enfermedades emergentes involucran sistemas multi-hospederos y multi-patógenos (Jones et al., 2008, 2013; Murray & Daszak, 2013). Estos cambios favorecen la interacción entre humanos, animales domésticos y fauna silvestre y por consecuencia brotes de EE zoonóticas (Jones et al., 2013; Karesh et al., 2012).

La ecología de enfermedades se ha fortalecido en los últimos 20 años debido al uso de herramientas y análisis tradicionalmente ecológicos para estudiar las dinámicas de enfermedades infecciosas. Por ejemplo se han usado índices de diversidad para correlacionar la riqueza (número de especies en un sitio) y la abundancia relativa de una comunidad con la prevalencia de enfermedades (Suzán et al., 2009). También se han usado para evaluar los cambios en la composición (beta diversidad) de los sistemas parásito-hospedero en comunidades a escala local, regional o biogeográfica (Scordato & Kardish, 2014; Svensson-Coelho & Ricklefs, 2011). También se han incorporado herramientas filogenéticas para explorar las relaciones evolutivas entre parásitos y hospederos como los son; análisis de co-evolución entre parásito y hospedero,

especificidad filogenética de hospedero y barreras filogenéticas en la transmisión de agentes infecciosos (Poulin et al., 2011; Streicker et al., 2010; Legendre et al., 2002). Esto ha permitido integrar la influencia del medio ambiente en la distribución de los patógenos a diferentes escalas temporales y espaciales (Hawley & Altizer, 2011).

Uno de los grupos taxonómicos que más se ha estudiado en ecología de enfermedades son los quirópteros, a los cuales se les ha asociado con una gran diversidad de virus, en especial de tipo RNA y que por desgracia se han visto involucrados en numerosos brotes de EE (Olival et al., 2012; Turmelle & Olival, 2009). Sin embargo los murciélagos representan a unos de los grupos más importantes desde el punto de vista ecológico. Son un grupo funcional que ayudan al mantenimiento de los sistemas ecológicos vía dispersión de semillas, polinización, y control de plagas, además de que son excelentes bioindicadores del estado de conservación de los hábitats (Medellín et al., 2008).

El presente estudio tiene como objetivo Conocer el efecto del cambio de hábitat debido a actividades antropogénicas en la asociación, estructura y beta diversidad de comunidades de virus asociadas a murciélagos en el sureste de México. En la sección 5 del presente estudio se explorará la relación entre diversidad de murciélagos y la diversidad de virus en una gradiente de tipo de hábitat. En la sección 6 se buscarán los factores que pueden determinar la estructura de metacomunidades de virus asociados a murciélagos. Por último en la sección 7 se analizará la relación entre la diversidad beta de comunidades de murciélagos y la variación de los valores de prevalencia de rabia en un gradiente de hábitat.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

a. Importancia de los murciélagos y su relación con los virus

El orden *Chiroptera* está compuesto por más de 1,100 especies de murciélagos representando el 20% de la diversidad de los mamíferos (Simmons, 2005). Se divide en dos Subórdenes, Yinpteropchiroptera (conocidos como Megachiroptera) con 167 especies de murciélagos frugívoros del viejo mundo y Yangochiroptera (Microchiroptera) con más de 834 especies. En México existen 138 especies de murciélagos de Suborden Microchiroptera representadas en ocho familias y en una cuarta parte de la diversidad de mamíferos en el país (Medellín, Arita, et al., 2008). Los murciélagos son los únicos mamíferos capaces de mantener el vuelo, se distribuyen en todos los continentes con excepción de los polos además de jugar un papel importante en la ecología de los sistemas que habitan, especialmente en los trópicos (Simmons, 2005). Son el segundo grupo más diverso, sólo por detrás de los roedores y se caracterizan por presentar una alta diversidad ecológica y morfológica, adaptaciones sensoriales e historias de vida muy particulares (Jones, 2002) que incluyen la capacidad de vuelo, ecolocación, hibernación, vida gregaria y uso de una gran diversidad de recursos alimenticios y de hábitats. Los murciélagos participan de manera vital en los procesos de polinización de las plantas, se sabe que polinizan al menos 500 especies de plantas en los neotrópicos (Vogel 1969) de las que se puede incluir el *Agave* spp del cual se produce el tequila (Arita & Wilson 1987). Siendo en su mayoría insectívoros, los murciélagos son consumidores primarios de insectos nocturnos desempeñando un papel importante en el control de plagas de cultivos como el maíz (Federico et al., 2008). Existen más de 100 especies de murciélagos responsables de la dispersión de semillas en los trópicos, proceso necesario para la regeneración de bosques tropicales, especialmente en zonas perturbadas. Estas características los convierten en unos excelentes bio-indicadores para evaluar el grado de perturbación de una región (Meyer & Kalko, 2008; Medellín, Equihua, et al., 2008; Meyer et al., 2007).

Sin embargo en las últimas dos décadas los murciélagos han sido objeto de estudio de enfermedades emergentes y re-emergentes alrededor del mundo, especialmente

aquellas de origen viral (Wang, 2009; Wong et al., 2007; Calisher et al., 2006). El primer reconocimiento en que los murciélagos están asociados a los virus fue en la década de 1920 cuando se identificó al virus de rabia en especies de la región neotropical, sin embargo diferentes brotes de enfermedades infecciosas causadas por virus como Nipah a mediados de los 90s (Chua et al., 2000), Ebola (Leroy et al., 2005), Marburg (Adjemian et al., 2011), Hendra (Smith et al., 2011), MERS (Hilgenfeld & Peiris, 2013), Reovirus (Chua et al., 2007) y el reconocimiento de que los murciélagos son el reservorio natural de enfermedades como del síndrome respiratorio agudo grave (SARS) (Li et al., 2005) y sirvieron como catalizador para el aumento de esfuerzos y recursos para investigar enfermedades virales y el riesgo que representan para la salud pública y animal usando como modelo a los murciélagos.

A la fecha en GenBank (Benson et al., 2014) existen 4,766 reportes de secuencias virales pertenecientes a 36 géneros y 28 familias virales, de los cuales más del 90% son virus RNA asociados a 72 géneros y 11 familias de murciélagos (Chen et al., 2014). Es importante señalar que dichas secuencias no representan 4,766 genomas virales diferentes ya que es muy probable que en muchos casos se trate del mismo genoma debido a la región del virus secuenciada. Debido a la gran riqueza de virus asociados a murciélagos se han realizado esfuerzos por estimar la diversidad viral usando herramientas ecológicas. Anthony y colaboradores (2013) analizaron los patrones de ocurrencia de 55 virus de 9 familias virales detectadas por PCR en *Pteropus giganteus* mediante técnicas estadísticas para la estimación de diversidad de especies resultando en una extrapolación de 320,000 potenciales virus por detectar en mamíferos (Anthony et al., 2013).

Recientemente se han realizado diversas aproximaciones para determinar los factores y mecanismos que expliquen la gran riqueza de virus asociados a los murciélagos, dichas aproximaciones Olival y colaboradores (2102) las resumen en cuatro hipótesis: (1) Los murciélagos son reservorios en un número desproporcional de enfermedades emergentes; Se ha sugerido que los murciélagos son responsables de un gran número de enfermedades infecciosas emergentes (Wong et al., 2007), sin embargo es de esperarse que estén asociados a una gran diversidad de virus además de otros parásitos como bacterias, hongo y endoparásitos debido a que son el segundo grupo de

mamíferos mas diversos (Simmons, 2005). En un análisis se demostró que en proporción grupos como los ungulados, carnívoros, roedores y primates no humanos están asociados a un mayor número de patógenos de interés en salud pública que los murciélagos (Woolhouse & Gowtage-Sequeria, 2005). Además se sabe que los murciélagos sólo están asociados al 4.5% de patógenos conocidos responsables de enfermedades infecciosas emergentes y re-emergentes (Olival et al., 2012; Jones et al., 2008).

(2) Es posible que la percepción de los murciélagos como importantes reservorios de enfermedades infecciosas este en función a un sesgo de muestreo debido a un esfuerzo de investigación desproporcional. A fines de 2009 la cantidad de estudios acumulados en 40 años fue de 10,125 para carnívoros, 14,754 en roedores y 2,972 para murciélagos. Olival y colaboradores (2012) proponen que esta medida de esfuerzo de investigación puede estar sesgada si no se considera el número de especies conocidas de cada grupo (286 spp de carnívoros, 2,227 de roedores y 1,116 de murciélagos) (Wilson & Reeder, 2005) y así obtener un promedio de estudios por especie (carnívoros = 35.40, roedores = 6.48 y murciélagos = 2.66). Estos valores los usan como denominadores con el número de virus conocidos enlistados en el comité internacional sobre taxonomía de virus (ICTV) por grupo taxonómico y obtener una medida de diversidad viral que refleje el esfuerzo de investigación dependiendo de la diversidad de especies de cada grupo. En base a esto los murciélagos el grupo con mayor índice de diversidad viral (33.08), tres veces mayor al de los roedores (9.5) y 25 veces mayor al de los carnívoros (1.21) (Olival et al., 2012). En un estudio reciente se confirma a los murciélagos como uno de los grupos que son objeto de estudio en enfermedades infecciosas pero con la característica que exceptuando algunos casos de estudios sobre la familia *Rhabdoviridae* la vigilancia y muestreos realizados en dichas investigaciones son en individuos aparentemente sanos, además de ser menos propensos a presentar enfermedades asintomáticas en comparación con otros grupos de mamíferos (Levinson et al., 2013). Otro factor a considerar es el desarrollo de nuevas tecnologías para el diagnóstico y descubrimiento viral. Las técnicas de PCR, secuenciación y metagenómica cada vez son más eficientes y ya han sido usadas para caracterizar viomas, es decir, la

diversidad de todos los virus encontrados en una muestra (He et al., 2013; Smith & Wang, 2013; Li et al., 2010).

(3) La ecología y comportamiento de los murciélagos son la causa de eventos de salto taxonómico entre murciélagos, animales domésticos y humanos. Se ha argumentado que las características ecológicas y únicas de historia de vida de los murciélagos los hacen candidatos ideales para mantener y transmitir virus a otros grupos (Calisher et al., 2006; Dobson, 2005). Entre estas características se encuentra su larga longevidad, pudiendo vivir de 20 a 30 años (Brunet-Rossinni & Wilkinson, 2009). Esta longevidad según Turmelle y colaboradores (2010) puede tener un papel importante en la transmisión y mantenimiento de los virus sugiriendo que los adultos presentan memoria inmunológica que les permite hacer frente a virus endémicos, sin embargo sólo se realizó el estudio con una especie (*Eptesicus fuscus*) y con un sólo virus (rabia) (Turmelle et al., 2010). EL comportamiento gregario es otra de las características que en la literatura se mencionan como determinantes en el mantenimiento de virus en murciélagos (Calisher et al., 2006). Algunas especies como *Tadarida brasiliensis* y *Eidolon helvum* son capaces de vivir en colonias de decenas de millones, aunque lo común es que compartan refugio con cientos de individuos ya sea de la misma especie o de otras especies. Estas grandes poblaciones con altas densidades y tasas de contacto se combinan con comportamientos sociales como disputas por territorio, acicalamiento y alimentación (Kerth, 2008) permitiendo así a los virus pasar de un individuo a otro a través de la saliva, orina o heces (Calisher et al., 2006). Sin embargo en un análisis multivariado sobre la riqueza de virus donde se tomó en cuenta la relación filogenética de los murciélagos encontró que ni el tamaño de la colonia y la capacidad de migración estaba relacionada con la riqueza viral (Turmelle & Olival, 2009). Un estudio más reciente realizó una aproximación basada en características ecológicas y fisiológicas como masa corporal, longevidad máxima, número de crías por año, tamaño de camada, capacidad de migración, torpor, tamaño del área de distribución geográfica y número de especies del mismo orden que sean simpátricas para cuantificar qué tan únicos son los murciélagos en asociarse con virus zoonóticos. Los resultados revelaron que la característica de hospedero más importante es la simpatría (Luis et al., 2013), la cual ya había sido señalada como un importante

predictor en variantes de virus de rabia compartidas entre murciélagos (Streicker et al., 2010) y para virus en primates (Davies & Pedersen, 2008). Luis y colaboradores (2014) mencionan que la sólo la diversidad no es un buen predictor de riqueza viral para los murciélagos ya que los roedores con dos veces más de especies están asociados a sólo siete virus más que los murciélagos, además de ser hospederos de menos virus zoonóticos por especie que los murciélagos. Existen otros ejemplos donde además de considerar variables ecológicas y de historia de vida se han considerado el efecto de la fragmentación del hábitat y de la distribución de las especies en sus rangos históricos. En uno de los mencionados estudios las variables tamaño de distribución geográfica y peso corporal resultaron con efectos significativos para explicar la diversidad viral en murciélagos africanos, resaltando que especies con tamaños corporales más grandes y mayor fragmentación en su distribución se asociaron a una mayor diversidad de virus (Maganga et al., 2014). Resultados similares se encontraron en un estudio con murciélagos del sureste asiático; donde se encontró una correlación negativa entre la forma de la distribución de las especies medida como un índice de fragmentación de la distribución con la diversidad viral, es decir, se encontró mayor riqueza de virus en poblaciones genéticamente bien estructuradas (Gay et al., 2014).

(4) Los murciélagos tienen un sistema inmunológico único así como una historia evolutiva con los virus que les permiten ser mejores reservorios comparados con otros grupos. Debido a que los murciélagos son mamíferos evolutivamente antiguos, los virus que evolucionaron con ellos podrían utilizar los receptores celulares que han sido conservados en los mamíferos mejorando así la probabilidad de transmisión entre murciélagos y otras especies incluyendo el hombre (Wang et al., 2011). Sin embargo los roedores son evolutivamente más antiguos que los murciélagos y están más cercanos filogenéticamente con los humanos (dos Reis et al., 2012), en consecuencia si los receptores celulares siguieron los mismos patrones evolutivos, se esperaría que los receptores celulares entre roedores y humanos sean más similares que entre humanos y murciélagos (Luis et al., 2013). Debido a la baja virulencia y a una alta diversidad viral asociada a los murciélagos se ha sugerido que existen mecanismos que han evolucionado para controlar de una manera más efectiva la virulencia de las infecciones en los

murciélagos (Baker et al., 2013; Wang et al., 2011) y que están estrechamente relacionados a la capacidad de sostener el vuelo, pues para esto es necesario un incremento en el metabolismo con un consecuente aumento en la temperatura corporal (O'Shea et al., 2014). La hipótesis del vuelo (Figura 1) explica que los murciélagos pueden incrementar su temperatura hasta 16 veces en comparación con el doble en la mayoría de las aves. La demanda metabólica durante el vuelo resulta en temperaturas corporales iguales a aquellas en la que la mayoría de los mamíferos presentan fiebre, proceso que incrementa la tasa de múltiples respuestas inmunes. Este mecanismo evolutivamente ha favorecido a los murciélagos tolerar una alta diversidad de virus y a su vez ha permitido a estos tener un alto potencial virulento cuando infectan a otras especies debido a que pueden existir naturalmente en condiciones de fiebre dentro de sus hospederos (O'Shea et al., 2014).

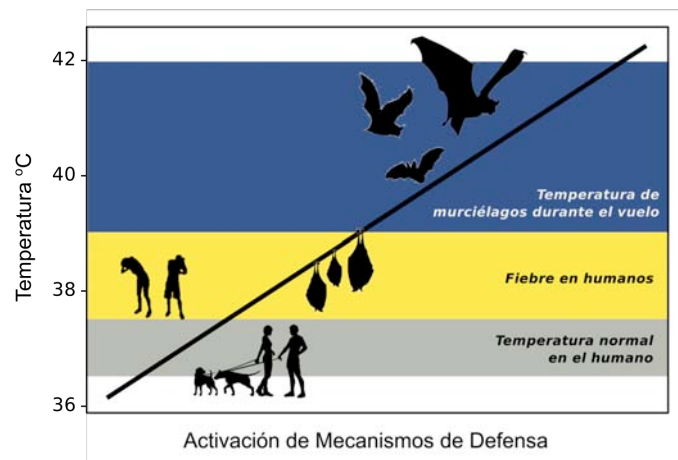


Figura 1. Esquematización de la hipótesis del vuelo que permite a los murciélagos presentar una alta diversidad viral en comparación con otros mamíferos.

b. Diversidad de especies y enfermedades

Antes de revisar la relación que existe entre la diversidad de especies y los patrones y dinámicas de agentes infecciosos, es necesario entender el concepto de diversidad biológica. Esta abarca desde la diversidad de genes, especies, ecosistemas y diversidad funcional, es decir, se puede entender como la variabilidad de la vida (biodiversidad). El incremento en la población humana, el aumento en las demandas de

consumo de energía, así como la transformación de los ecosistemas por actividades antropogénicas, representan las principales amenazas para la biodiversidad. Actualmente el planeta enfrenta una exacerbada pérdida de diversidad de especies y de servicios ecosistémicos. Se estima que las tasas de extinción en los próximos 50 años podrían ser tres veces más fuertes que las ocurridas en el pasado (Purvis et al., 2000). Un gran porcentaje de los grupos taxonómicos se encuentran en peligro de extinción (12% de aves, 23% de mamíferos, 32% de los anfibios, 31% de las plantas gimnospermas y 33% de los corales) (Pimm et al., 2014). No se tiene mucha información sobre tasas de extinción ya sea a escala local o global de parásitos (lo que incluye virus, bacterias, protozoarios, etc). Para la mayoría de los simbioses, la extinción de su hospedero representaría su extinción (Dobson et al., 2008).

Para poder relacionar apropiadamente la diversidad de especies con el mantenimiento, transmisión y dinámica de parásitos es necesario conocer los diferentes índices para cuantificar la diversidad de especies. Wittaker (1972) propuso una partición de la diversidad en base a la escala espacial de estudio que a la fecha ha servido como marco de referencia para el estudio de ecología de comunidades. El primer componente propuesto por Wittaker para cuantificar la diversidad de especies es la *diversidad alfa*, definida como la riqueza de especies presentes en una comunidad, la *diversidad beta* entendida como el grado de cambio o reemplazo en la composición de especies entre diferentes comunidades en un paisaje y la *diversidad gamma*, que se refiere a la riqueza de especies del conjunto de comunidades que integran un paisaje, resultado de la diversidad alfa y beta (Whittaker, 1972). Este planteamiento es de gran importancia, ya que permite monitorear el efecto del cambio en la estructura de las comunidades debido a las transformaciones de los ecosistemas por actividades humanas (Rodríguez & Arita, 2004; Arita & Rodríguez, 2002; Moreno & Halffter, 2001; Halffter, 1998).

En el estudio de ecología de enfermedades existen numerosos ejemplos y aproximaciones de cómo la diversidad de especies puede amortiguar la presentación de enfermedades aunque también podría bajo ciertas circunstancias, amplificar la presencia de agentes patógenos (Keesing et al., 2006, 2010; Dobson et al., 2006; Saul, 2003). Keesing (2010) propone que la pérdida de biodiversidad puede afectar la transmisión de

enfermedades infecciosas al ocurrir cambios en: (1) La abundancia del hospedero o vector; ya sea que se incremente la abundancia de hospederos no competentes, causando una disminución en la prevalencia o aumentando la abundancia de los hospederos competentes o vectores, provocando un efecto de amplificación. Se ha observado en campos experimentales que sembrando plantas no hospederas para patógenos fúngicos con plantas que sí lo son, se disminuyó tres veces la carga de patógenos en las especies hospederas, mediante la reducción de la densidad de hospederos por la competencia de las especies no hospederas (Mitchell et al., 2002). (2) En el comportamiento del hospedero, vector o parásito; Roedores hospederos de Hantavirus que pertenecen a comunidades más diversas tienen una mayor probabilidad de tener contactos con otras especies de roedores, así como una menor probabilidad de encuentros intraespecíficos, reduciendo el riesgo de la transmisión del virus (Suzán et al., 2009; Keesing et al., 2006) o alterando dinámicas evolutivas de virulencia y vías de transmisión (Keesing et al., 2010). y (3) La condición del hospedero o vector; Se demostró que variedades de plantas de arroz genéticamente más diversas eran más resistentes a infecciones por hongos que las menos diversas (Mundt, 2002). Existen enfermedades como el caso de la enfermedad de Lyme en la cual pueden operar múltiples mecanismos en los que la pérdida de diversidad incrementa la transmisión de la enfermedad. *Peromyscus maniculatus* es al mismo tiempo el roedor más abundante de Norteamérica, el hospedero más competente para la enfermedad de Lyme y el hospedero más usado por las garrapatas inmaduras (Keesing et al., 2009), como consecuencia este roedor infecta a las garrapatas en una gran proporción tanto en comunidades diversas como en comunidades poco diversas, debido a que es una especie generalista de hábitat (LoGiudice et al., 2008). En contraste *Didelphis virginiana* y es considerado un hospedero incompetente para el género *Borrelia*, ya que elimina la mayoría de las garrapatas que intentan alimentarse de él y está ausente en fragmentos de bosque poco diversos donde el *P. maniculatus* es muy abundante. Por lo que conforme disminuye la diversidad y se pierde la especie con capacidad amortiguadora, aumenta la abundancia del hospedero competente, traduciéndose en una mayor presencia de la enfermedad (Keesing et al., 2009; LoGiudice et al., 2008). Este efecto de dilución ha sido observado en otros sistemas

como en el Virus del Oeste de Nilo y aves en Estados Unidos, donde se observó una correlación negativa entre el número de especies no paserinas con tasa de infección en mosquitos y humanos, es decir, comunidades de aves con mayor diversidad de especies fueron asociadas a menores tasas de infección tanto en humanos como en los vectores (Ezenwa et al., 2006).

Keesing (2006) propuso cinco mecanismos que pudieran explicar la disminución de la prevalencia de una enfermedad al incrementar la diversidad de especies. Cabe señalar que el modelo propuesto consiste en un sistema de un sólo patógeno y que las adicionadas no son hospederas. Estos consisten en la reducción de la tasa de encuentro entre individuos susceptibles e infecciosos, reduciendo la probabilidad de la transmisión debido a un encuentro, disminuyendo la densidad de los individuos susceptibles, incrementando la tasa de recuperación y por último, incrementando la tasa de mortalidad de los individuos infectados (Keesing et al., 2006). Sin embargo esta adición podría tener un efecto de amplificación, en especial cuando se traten de sistemas con patógenos multi-hospederos, por ejemplo la rabia, donde se evidenció la importancia de la identidad de los hospederos, debido a que pueden servir como barreras filogenéticas para la transmisión del virus entre murciélagos (Streicker et al., 2010).

Recientemente el concepto del efecto de dilución ha sido fuertemente criticado por Randolph y Dobson (2012), quienes argumentan que la comunidad científica, en especial la biología de la conservación ha adoptado el concepto de efecto de dilución como un pensamiento panglossiano y describen que éste sólo se observa bajo ciertas circunstancias en sistemas de enfermedades de transmisión por vectores. Además señalan que el efecto de dilución no se cumple cuando se usa una medición de abundancia y no de prevalencia. Concluyen que el efecto de dilución o amplificación de una enfermedad dependerá de la composición y estructura de la comunidad más que de la diversidad de especies *per se* y resaltan la importancia de distinguir entre los tipos de diversidad por ejemplo: diversidad funcional, riqueza de especies y equitatividad de especies (Randolph & Dobson, 2012). Wood y Lafferty (2013) también se han sumado a la crítica argumentando que no se debería de tomar como regla un sistema tan complejo como el de la enfermedad de Lyme para hacer generalizaciones sobre el beneficio de la diversidad en la

salud humana. Además señalan que las investigaciones para explorar la relación entre diversidad y el riesgo de enfermedad deberían de considerar la resolución espacial y toman como ejemplo los hantavirus en roedores de Norteamérica. Proponen en base a la evidencia del brote de hantavirus de 1993 en la región de Four Corners que el riesgo de adquirir la infección podría aumentar conforme aumentara la diversidad en un gradiente espacial amplio (zonas urbanas, suburbios y zonas rurales), mientras que en una escala espacial más fina (zonas rurales) la diversidad podría disminuir el riesgo de infección (Wood & Lafferty, 2013). Sin embargo en un meta-análisis de estudios sobre la respuesta de roedores a la fragmentación, se encontró que la reducción del hábitat está asociada al incremento de la abundancia de hospederos reservorios para hantavirus traduciéndose en un riesgo de salud pública (Rubio et al., 2014). Es innegable que cambios en los patrones de diversidad tienen un potencial efecto en el riesgo de enfermedades en animales y plantas (Murray & Daszak, 2013; Keesing et al., 2010), y que incluyen dinámicas complejas (Wood & Lafferty, 2013) por lo que para entender la ecología de los sistemas multi-hospederos y su respuesta al medio ambiente (fragmentación, disturbios, pérdida de hábitat) es necesario desarrollar estructuras de trabajo incluyan una perspectiva de ecología de comunidades (Roche et al., 2012)

Desde una perspectiva evolutiva, las relaciones filogenéticas entre hospederos y patógenos también han sido estudiadas y se han incorporado índices que miden la diversidad filogenética y los cambios en las relaciones filogenéticas de los hospederos en los ensamblajes de sus comunidades (Helmus et al., 2007; Webb et al., 2002). Estos métodos pueden ofrecer una dimensión adicional para explorar las interacciones entre parásitos y hospederos a través del tiempo tales como especificidad filogenética de hospedero, co-evolución entre parasito-hospedero, barreras filogenéticas para la transmisión de patógenos (Poulin et al., 2011; Streicker et al., 2010; Legendre et al., 2002). Además el estudio ecológico y filogenético de las interacciones parásito-hospedero pueden integrar el efecto de factores ambientales que influyen en la distribución en de estos a través del tiempo y de diferentes escalas espaciales (Hawley & Altizer, 2011).

c. Beta diversidad

La diversidad beta tiene una gran importancia en ecología y biogeografía para poder entender, cuantificar y monitorear la diversidad biológica, es decir, es un concepto clave para entender el funcionamiento de los ecosistemas, su conservación y manejo (P Legendre, Borcard, & Peres-Neto, 2005; Pierre Legendre & De Cáceres, 2013). Esto motivó a que en los últimos 10 años surgieran un considerable número de trabajos para entender y cuantificar la diversidad beta, lo que causó un gran número de propuestas e índices para su cuantificación sin una apropiada estandarización (Tuomisto, 2011; Moreno & Rodríguez, 2011; Baselga, 2010; Koleff et al., 2003). Existen dos conceptos relacionados con la diversidad beta: la disminución de la similitud con la distancia y el recambio de especies. La disminución de la similitud entre comunidades por la distancia generalmente se presenta cuando se tiene un gradiente ambiental, lo que provoca que las condiciones ambientales cambien conforme aumente la distancia, es decir disminuye la similitud ambiental, separando especies con diferentes características fisiológicas (figura 2). El contexto espacial y temporal juegan un papel importante en la disminución de la similitud por la distancia, debido a que la configuración espacial influye en el movimiento de las especies (Soininen et al., 2007; Nekola & White. P.S., 1999). En el caso de los murciélagos su capacidad de dispersión provoca que tengan diferentes patrones de diversidad beta que otros mamíferos (Koleff et al., 2008). El concepto de recambio de especies fue propuesto por Vellend (2001) mostrando evidencias estadísticas de que la diversidad beta y el recambio de especies son dos fenómenos diferentes, aunque estrechamente relacionados. Vellend propuso que el recambio debe conceptualizarse como la tasa o magnitud de cambio en la composición de especies a lo largo de gradientes ambientales o espaciales predefinidos, lo cual implica que existe algún tipo de estructura en el paisaje que modela la variación en la composición de especies entre los sitios de muestreo. El recambio de especies implica una direccionalidad en la secuencia de las muestras, a raíz de un gradiente. El anidamiento es otra forma de aproximación para cuantificar el cambio en la composición de la comunidades (Ulrich et al., 2009). El análisis de conjuntos anidados se ha utilizado como herramienta ecológica para describir patrones de presencia

de especies y de las causas que los provocan. En un sistema anidado, la composición de especies en ensamblajes pequeños es una submuestra de la composición de especies de ensamblajes mayores (Ulrich et al., 2009). Una de las aportaciones más recientes para el análisis de la diversidad beta es la propuesta por Baselga (2010), quien muestra evidencia de que la diversidad beta puede entenderse como el resultado de dos fenómenos: la diferenciación en la composición de especies (recambio) y el anidamiento entre comunidades con diferente número de especies (Baselga, 2010). El principal aporte de Baselga es que logró dividir la diversidad beta total en dos componentes independientes: (1) la diferenciación en la composición de especies, medida con el índice de Simpson (β_{sim}), que describe la variación sin la influencia de gradientes de riqueza y (2) el anidamiento (β_{nes}). Además propone un índice beta de anidamiento (β_{nes}) bajo el siguiente razonamiento: cuando dos comunidades presentan la misma riqueza de especies, no existe anidamiento entre ellas, por lo que la diversidad beta deberá ser originada por diferencias en la composición de especies. En estas circunstancias, el resultado de β_{sor} y β_{sim} es el mismo. Sin embargo, cuando las comunidades presentan un número diferente de especies, el resultado de ambos índices ya no es el mismo, es decir, no toda la diversidad beta estará originada por diferencias en la composición de especies y esto significa que el factor de anidamiento se encuentra presente (Baselga, 2010).

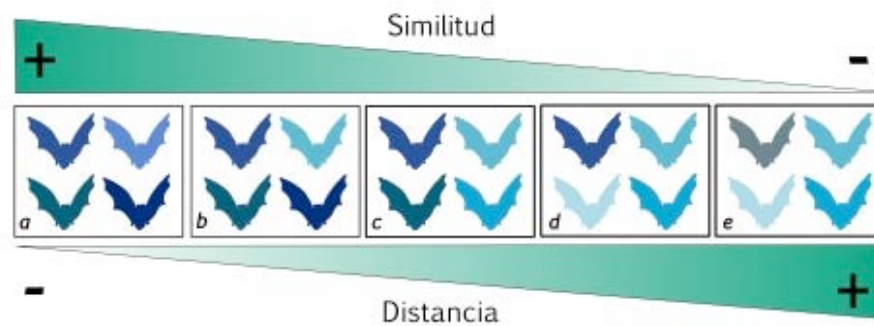


Figura 2. Representación gráfica de la relación entre similitud y distancia en un gradiente ambiental. Comunidades (a, b, c, d y e) ordenadas a través de un gradiente espacial. La similitud en la composición de especies disminuye conforme aumenta la distancia entre las comunidades. Modificado de Calderón-Patrón, 2012.

Por otra parte el uso de filogenias se ha incrementado notablemente en la ecología de comunidades, debido a la necesidad de entender el origen de las especies dentro de las comunidades y explorar teorías sobre la influencia de factores evolutivos y ecológicos que dan estructura a las comunidades (Webb et al., 2002). La diversidad filogenética fue propuesta por Richard Vane-Wright (1991) y se define como una medida basada en las relaciones evolutivas entre especies y representa uno de los componentes de la biodiversidad (Winter et al., 2013; Vane-Wright et al., 1991). Al igual que en la diversidad de especies la diversidad filogenética puede ser estudiada como diversidad alfa, beta y gamma. La diversidad beta filogenética cuantifica las relaciones filogenéticas entre comunidades y provee información acerca de cuándo fueron separadas en tiempos evolutivos (Graham & Fine, 2008). Leprieur (2012), quien se basa en la metodología de Baselga (2010) propone que la disimilitud filogenética entre comunidades puede estar dada por el reemplazamiento de linajes entre sitios (recambio filogenético) o por el incremento en la diferencia de la diversidad filogenética entre dos regiones anidadas (anidación filogenética) (figura 3) (Leprieur et al., 2012). Esta partición de la diversidad beta filogenética permite inferir la influencia de la escala espacial y los procesos que están relacionados con el recambio espacial y con el ensamblaje anidado a nivel filogenético. Por ejemplo, el tiempo de especiación puede incrementar el recambio entre dos regiones y la selección de los linajes puede incrementar el anidamiento, debido a que algunos linajes son filtrados fuera de un determinado conjunto regional pero no de otro (Leprieur et al., 2012).

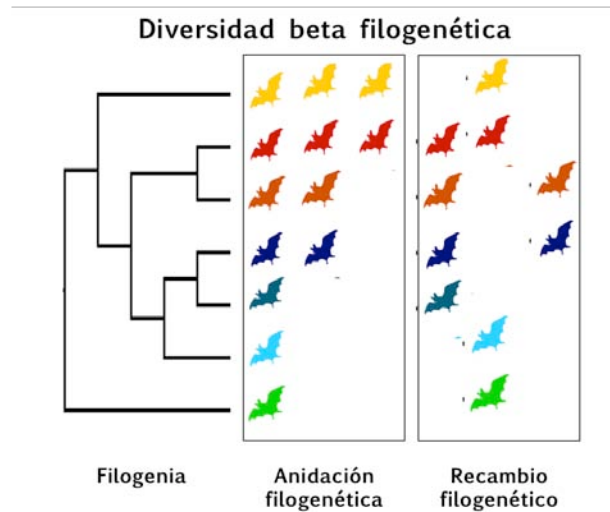


Figura 3. Representación gráfica de los componentes de la beta diversidad filogenética propuestos por Leprieur, 2012. Cada columna representa un sitio y los colores representan a las diferentes especies.

En la literatura se pueden encontrar diferentes trabajos que tratan de explicar los patrones de diversidad beta de murciélagos ya sea a nivel global, continental, regional o local (Peixoto et al., 2013; Koleff et al., 2008; Rodríguez et al., 2003; Moreno & Halffter, 2001). Se ha propuesto que México es un país betadiverso, debido a su alta riqueza de especies y una alta heterogeneidad espacial, lo que da como resultado un alto recambio de especies. La conjunción en el territorio de distintos tipos de vegetación y la gran variabilidad climática y de elevación también favorecen la alta riqueza de especies endémicas (Rodríguez et al., 2003). En México y a nivel continental los murciélagos presentan un incremento en la riqueza (número de especies) conforme disminuye la latitud, esto se explica por el aumento de recursos de norte a sur, reflejando una alta diversidad de gremios tróficos en murciélagos neotropicales (Stevens & Willig, 2002). Sin embargo los patrones de diversidad beta en murciélagos no muestran una correlación con la latitud (Rodríguez et al., 2003).

d. Teoría de Metacomunidades

El concepto de metacomunidad se refiere a un conjunto de comunidades que están conectadas por la dispersión de varias especies que potencialmente interactúan

entre sí (Wilson, 1992). El objetivo central de la ecología de comunidades es tratar de entender los mecanismos de distribución, abundancia e interacciones entre las especies. Tradicionalmente esto se ha intentado contestar mediante el estudio de procesos a escalas locales (Clements, 1936) o analizando dinámicas a escalas regionales (Gleason, 1926). El concepto de que la composición de especies de una comunidad puede ser afectada por procesos a diferentes escalas es el eje de la teoría de metacomunidades. Esta consiste en una propuesta teórica y mecanística para explicar la interdependencia de interacciones locales (dentro de especies, entre especies y/o entre especies y su medio) y procesos a una escala regional (dispersión) (Leibold et al., 2004).

Se han propuesto cuatro paradigmas conceptuales para describir a las metacomunidades. Cada paradigma se basa en diferentes mecanismos de ensamblaje para explicar la co-existencia de especies locales dentro de una metacomunidad y predice cambios en la composición de la comunidad local basándose en la tasa de dispersión y en las características tanto del hábitat como de las especies (Holyoak et al., 2005; Leibold et al., 2004). (1) El paradigma de clasificación de especies (*“species-sorting”*) tiene el supuesto de los parches de hábitat difieren en cuanto a las condiciones ambientales; cuando la dispersión de especies no está limitada, es decir, las especies pueden llegar a todos los parches, las diferencias en la capacidad de enfrentar las condiciones ambientales permiten a las especies co-existir en una escala regional por medio de la diversificación del nicho (Cottenie et al., 2003; Leibold, 1998). (2) El paradigma *“mass-effects”* (efecto de hábitat) asume que los parches de hábitat son heterogéneos y están estrechamente conectados a través de la frecuente dispersión de las especies, de tal manera que la reproducción en un hábitat permitirá la persistencia dentro de un hábitat continuo (Mouquet et al., 2003; Mouquet & Loreau, 2002). (3) El paradigma de dinámica de parches asume que los parches de hábitat son homogéneos para ser habitados por especies que muestran un equilibrio entre la dispersión y la dominancia local a través de la competencia, en la cual los competidores exitosos son malos colonizadores y los dispersores exitosos son pobres competidores (Cadotte, 2007; Calcagno et al., 2006; Yu & Wilson, 2001). (4) Por último, el paradigma del modelo neutro implica que las especies no difieren en sus aptitudes ni en sus nichos. El ensamblaje de las comunidades dependerá

totalmente de la estocasticidad demográfica y la inmigración y la especiación se consideran para contrarrestar los procesos de extinción local (Hubbell, 2001).

Para poder analizar los patrones encontrados en una metacomunidad Leibold y Mikkelsen (2002) propusieron tres elementos estructurales: *coherencia*, *recambio* y *agrupamiento* como medidas de matrices de incidencia (sitios x especie) (Leibold & Mikkelsen, 2002). De estos tres elementos, pueden surgir seis patrones principales de distribución de especies (Cuadro 1) y cada uno puede asociarse a una particular forma en la cual las especies interactúan y responden a factores bióticos o abióticos en un gradiente de distribución (Leibold & Mikkelsen, 2002). La *coherencia* relaciona el nivel con el que las especies responden al mismo gradiente ambiental, si las especies tienen patrones de distribución independientes la metacomunidad presentará una estructura no coherente y se clasificará como aleatoria. Si la metacomunidad presenta una coherencia negativa y está compuesta por pares de especies mutuamente excluyentes distribuidas independientemente de otros pares a través del gradiente se clasificará como “*checkerboard*” (Diamond, 1975). En el caso de que las especies respondan al mismo gradiente la *coherencia* será positiva y será posible continuar con el análisis del siguiente elemento estructural según la metodología jerárquica de Leibold y Mikkelsen (2002). El *recambio* relaciona la manera en que cambia la composición de las especies a través de las comunidades. Metacomunidades con una menor tasa de *recambio* de lo esperado y donde la composición de especies de los sitios con menor riqueza represente un subconjunto de los sitios con mayor riqueza, la metacomunidad se clasificará como anidada (Ulrich et al., 2009). En el caso de que las tasas de *recambio* sean mayores de los esperados, las metacomunidades podrán clasificarse como clementsianas, gleasonianas o uniformes (evenly spaced) según los patrones de *agrupamiento*. Éste último elemento estructural mide el nivel de distinción de los bloques de especies. Comunidades que forman grupos de especies mostrando una respuesta similar dentro del gradiente y son reemplazados por otros a través del espacio (*agrupamiento* positivo) se les denomina metacomunidades clementsianas. Comunidades que muestran respuestas idiosincráticas al gradiente y generan una metacomunidad con un continuo cambio gradual de composición se clasifican como gleasonianas. Por último las metacomunidades uniformes son aquellas

con agrupamiento negativo y compuestas por especies que compiten a lo largo del gradiente (Leibold & Mikkelsen, 2002; Tilman, 1982). Presley y colaboradores (2010) proponen el reconocimiento de *quasi* estructuras (Figura 4) con las mismas características de las estructuras idealizadas, coincidiendo con los conceptos de distribución clementsiana, glesoniana y uniforme. Argumentan que la significancia del recambio no es una característica fundamental de las distribuciones gleasonianas, uniformes o anidadas. Además proponen que en una metacomunidad coherente con un recambio negativo no significativo (menos reemplazamientos de los esperados) el grado de anidamiento no es lo suficientemente fuerte, por lo que les llaman estructuras quasi-anidadas, pudiendo mostrar una pérdida de especies estocástica, por hiperdispersión o por agrupamiento (Figura 4) (Presley et al., 2010).

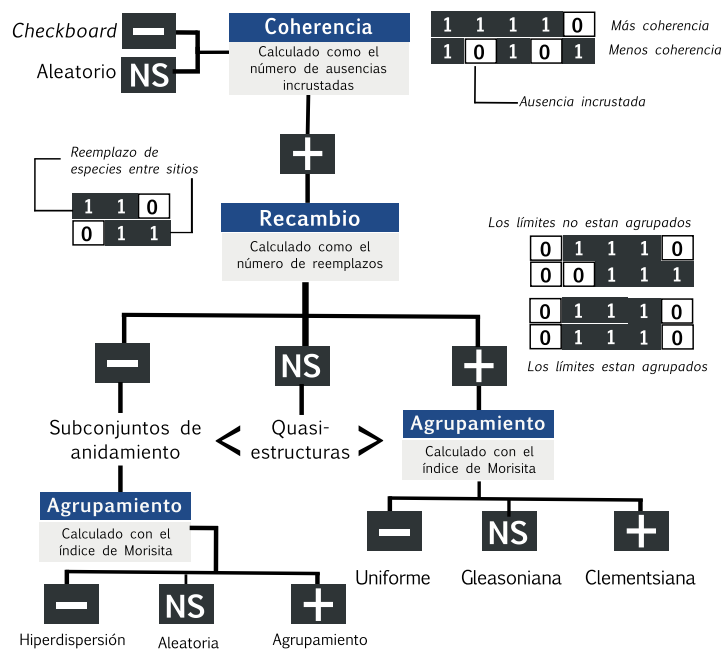


Figura 4. Representación de la aproximación jerárquica basada en el análisis de los elementos estructurales de las metacomunidades. Se muestran las combinaciones de los resultados consistentes con las seis estructuras ideales (Leibold & Mikkelsen, 2002), tres patrones de pérdida de especies y las seis quasi-estructuras. En los cuadros con números, las columnas representan especies y las filas los sitios. NS = No significativos, el signo de más = Significativamente positivo y el signo de menos = significativamente negativo ($p < 0.05$). Modificado de Henríquez-Silva, 2013.

Además de la metodología para analizar los patrones de distribución de las metacomunidades existen propuestas para analizar la estructura filogenética de las metacomunidades. Por ejemplo, Pillar y Duarte (2010) proponen una metodología para comparar comunidades en base a la ponderación filogenética de las especies que las componen, medir la señal filogenética a escala de metacomunidad, identificar si las características responsables de la señal filogenética también están expresando un patrón de ensamblaje de filtración a lo largo del gradiente ecológico y para probar el conservadurismo de nicho ecológico (Debastiani & Pillar, 2012; Pillar & Duarte, 2010).

Recientemente se ha propuesto aplicar la teoría de metacomunidades para estudiar la ecología y evolución de simbioses, definidos como todo organismo que debe de infectar o hábitat a un hospedero en al menos una parte de su ciclo de vida e incluyen microparásitos (virus, bacterias y protozoarios) y macroparásitos (helmintos y artrópodos) (Ewald, 1987). Esta idea es de relevancia ya que todos los hospederos, incluido el humano, son infectados simultáneamente o secuencialmente por varios parásitos o simbioses. En un trabajo donde se analizó el riesgo de infección usando series de tiempo de infecciones individuales en *Microtus agrestis* por cuatro tipos de microparásitos, se encontró que algunas infecciones, en especial por virus, incrementan la susceptibilidad para otros microparásitos y en algunos casos puede ocurrir de manera contraria (Telfer et al., 2010). Mihaljevic (2012) propone que una comunidad de simbioses podría estar definida en varias escalas espaciales, por lo que múltiples metacomunidades pueden surgir dependiendo de la escala a considerar (figura 5). En dicha propuesta la escala local está definida por un sólo hospedero dentro del cual la dinámica poblacional de los simbioses se desarrolla, las cuales se verán alteradas principalmente por la capacidad de transmisión para poder así dispersarse de un hospedero a otro (Mihaljevic, 2012).

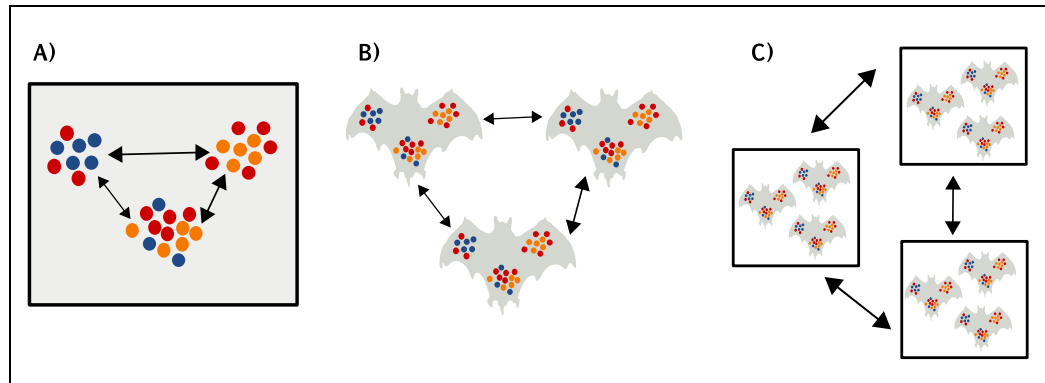
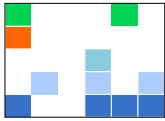
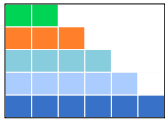
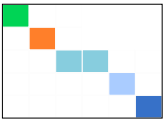
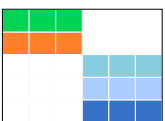
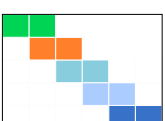
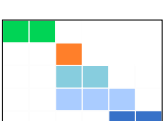


Figura 5. Representación esquemática de metacomunidades de simbiosis a diferentes escalas. **A)** Varios compartimentos dentro de un hospedador que albergan diferentes comunidades, las cuales están conectadas por la dispersión de los simbiosis (representado por las flechas). **B)** Individuos hospedadores actúan como comunidades o parches para los simbiosis. En este caso los parches se conectarán vía transmisión de los simbiosis (dispersión). **C)** Poblaciones de hospedadores que actúan como parches para los simbiosis. Modificado de Mihaljevic (2012).

Bajo éste contexto Suzán y colaboradores (2015) proponemos que la prevalencia de una infección a escala local y regional está influenciada por tres mecanismos que ocurren a nivel de paisaje dentro del contexto de metacomunidades: (1) La dispersión, colonización y extinción de patógenos, reservorios y no hospedadores es debido a procesos estocásticos que determinan la distribución de todas las especies y su potencial interacción en la metacomunidad. (2) Cambios antropogénicos pueden conducir a una filtración ambiental de hospedadores, no hospedadores y patógenos. (3) La diversidad filogenética entre reservorios, vectores, y especies no hospedadoras entre y en las comunidades puede tener un peso importante, al facilitar o impedir la persistencia y circulación de un patógeno (Suzán et al., 2015). Sin embargo aún son necesarios mayores estudios empíricos para entender evaluar los patrones y mecanismos que contribuyen a la diversidad de especies a través del espacio y su relación con las enfermedades infecciosas (Suzán et al., 2014; Logue et al., 2011).

Cuadro 1. Estructura de metacomunidades y mecanismos de infección y prevalencia. Tomado de Suzán et al., 2015

Estructura idealizada	Subestructura	Definición (modificada de Presley et al 2010)	Operador para la infección y la prevalencia	Estructura hipotética
<i>Aleatoria</i>		La distribución de especies produce patrones aleatorios. Las especies responden de manera diferente al mismo gradiente ambiental.	Abundancia del hospedero reservorio	
<i>Estructuras no aleatorias</i>		La distribución de las especies son moldeadas por la interacciones bióticas y abióticas produciendo subconjuntos anidados.		
	<i>Anidada</i>	Los rangos de las especies que ocupan una porción más pequeña del gradiente ambiental están contenidas dentro de los rangos de aquellas que ocupan una porción más grande del gradiente (Ulrich et al., 2009)	Índice de ocupación del hospedero reservorio	
<i>Estructuras no anidadas</i>	<i>Checkerboard</i>	Pares de especies mutuamente excluyentes (Diamond 1975).	Distribución del reservorio limitada. Se espera una baja prevalencia	
	<i>Clementsiana</i>	Los límites de los rangos de las especies son altamente coincidentes (Clements 1916).	Distribución del reservorio limitada. Se espera una baja prevalencia	
	<i>Gleasoniana</i>	Las distribuciones muestran recambio gradual y responden de manera idiosincrática al gradiente.	Distribución del reservorio limitada. Se espera una baja prevalencia	
	<i>Agrupada</i>	Las distribuciones muestran un recambio con los límites hiperdispersos a lo largo del gradiente, indicando diferencias entre especies en la tolerancia al medio.	Distribución del reservorio limitada. Se espera una baja prevalencia	

2.1 REFERENCIAS

- Adjemian, J., Farnon, E. C., Tschiko, F., Wamala, J. F., Byaruhanga, E., Bwire, G. S., et al. (2011). Outbreak of Marburg Hemorrhagic Fever among Miners in Kamwenge and Ibanda Districts, Uganda, 2007. *Journal of Infectious Diseases*, 204.
- Anthony, S. J., Epstein, J. H., Murray, K. A., Navarrete-Macias, I., Zambrana-torrel, C. M., Solovyov, A., et al. (2013). A Strategy To Estimate Unknown Viral Diversity in Mammals. *MBio*, 4(5).
- Arita, H. & Rodríguez, P. (2002). Geographic Range, Turnover Rate and the Scaling of Species Diversity. *Ecography*, 5(February), 541-550.
- Baker, M. L., Schountz, T. & Wang, L. F. (2013). Antiviral Immune Responses of Bats: A Review. *Zoonoses and Public Health*, 60, 104-116.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the Turnover and Nestedness Components of Beta Diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143.
- Benson, D. A., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell, J. & Sayers, E. W. (2014). GenBank. *Nucleic Acids Research*, 42.
- Brunet-Rossini, A. & Wilkinson, G. (2009). Methods for Age Estimation and the Study of Senescence in Bats, in: *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, (pp. 315-326). Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Cadotte, M. W. (2007). Competition-Colonization Trade-Offs and Disturbance Effects at Multiple Scales. *Ecology*, 88, 823-829.
- Calcagno, V., Mouquet, N., Jarne, P. & David, P. (2006). Coexistence in a Metacommunity: The Competition-Colonization Trade-off Is Not Dead. *Ecology Letters*, 9, 897-907.
- Calisher, C. H., Childs, J. E., Field, H. E., Holmes, K. V & Schountz, T. (2006). Bats: Important Reservoir Hosts of Emerging Viruses. *Clinical microbiology reviews*, 19(3), 531-45.
- Chen, L., Liu, B., Yang, J. & Jin, Q. (2014). DBatVir: The Database of Bat-Associated Viruses. *Database: the journal of biological databases and curation*, 2014, bau021.
- Chua, K. B., Bellini, W. J., Rota, P. A., Harcourt, B. H., Tamin, A., Lam, S. K., et al. (2000). Nipah Virus: A Recently Emergent Deadly Paramyxovirus. *Science (New York, N.Y.)*, 288, 1432-1435.

- Chua, K. B., Cramer, G., Hyatt, A., Yu, M., Tompang, M. R., Rosli, J., et al. (2007). A Previously Unknown Reovirus of Bat Origin Is Associated with an Acute Respiratory Disease in Humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 11424–11429.
- Clements, F. E. (1936). Nature and Structure of the Climax. *Journal of Ecology*, 24, 252–284.
- Cleaveland, S., Laurenson, M. K. & Taylor, L. H. (2001). Diseases of Humans and Their Domestic Mammals: Pathogen Characteristics, Host Range and the Risk of Emergence. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 356(1411), 991–9.
- Cottenie, K., Michels, E., Nuytten, N. & De Meester, L. (2003). Zooplankton Metacommunity Structure: Regional vs. Local Processes in Highly Interconnected Ponds. *Ecology*, 84, 991–1000.
- Davies, T. J. & Pedersen, A. B. (2008). Phylogeny and Geography Predict Pathogen Community Similarity in Wild Primates and Humans. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 275(1643), 1695–701.
- Daszak, P., Tabor, G. M., Kilpatrick, a M., Epstein, J. & Plowright, R. (2004). Conservation Medicine and a New Agenda for Emerging Diseases. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1026, 1–11.
- Debastiani, V. & Pillar, V. (2012). SYNCSA—R Tool for Analysis of Metacommunities Based on Functional Traits and Phylogeny of the Community Components. *Bioinformatics*, 1–2. Retrieved August 1, 2014, from
- Diamond, J. (1975). Assembly of Species Communities, in: Cody, M. . and Diamond, J. D. (Eds.), *Ecology and evolution of communities*, (pp. 342–444). Harvard Univ. Press.
- Dobson, A., Cattadori, I., Holt, R. D., Ostfeld, R. S., Keesing, F., Krichbaum, K., et al. (2006). Sacred Cows and Sympathetic Squirrels: The Importance of Biological Diversity to Human Health. *PLoS medicine*, 3(6), e231.
- Dobson, A., Lafferty, K., Kuris, A. M., Hechinger, R. F. & Jetz, W. (2008). Homage to Linnaeus: How Many Parasites? How Many Hosts? *Proceedings of the ...*, 105, 11482–11489.
- Dobson, A. P. (2005). Virology. What Links Bats to Emerging Infectious Diseases? *Science (New York, N.Y.)*, 310, 628–629.
- Ewald, P. W. (1987). Transmission Modes and Evolution of the Parasitism-Mutualism Continuum. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 503, 295–306.

- Ezenwa, V. O., Godsey, M. S., King, R. J. & Guptill, S. C. (2006). Avian Diversity and West Nile Virus: Testing Associations between Biodiversity and Infectious Disease Risk. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 273, 109–117.
- Federico, P., Hallam, T. G., McCracken, G. F., Purucker, S. T., Grant, W. E., Correa-Sandoval, A. N., et al. (2008). Brazilian Free-Tailed Bats as Insect Pest Regulators in Transgenic and Conventional Cotton Crops. *Ecological Applications*, 18, 826–837.
- Gay, N., Olival, K. J., Bumrungsri, S., Siriaronrat, B., Bourgarel, M. & Morand, S. (2014). Parasite and Viral Species Richness of Southeast Asian Bats: Fragmentation of Area Distribution Matters. *International journal for parasitology. Parasites and wildlife*, 3(2), 161–70.
- Gleason, H. a. (1926). The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, 7–26.
- Graham, C. H. & Fine, P. V. a. (2008). Phylogenetic Beta Diversity: Linking Ecological and Evolutionary Processes across Space in Time. *Ecology letters*, 11(12), 1265–77.
- Halffter, G. (1998). A Strategy for Measuring Landscape Biodiversity. *Biology International*, 3, 3–17.
- Hawley, D. M. & Altizer, S. M. (2011). Disease Ecology Meets Ecological Immunology: Understanding the Links between Organismal Immunity and Infection Dynamics in Natural Populations. *Functional Ecology*, 25(1), 48–60.
- He, B., Li, Z., Yang, F., Zheng, J., Feng, Y., Guo, H., et al. (2013). Virome Profiling of Bats from Myanmar by Metagenomic Analysis of Tissue Samples Reveals More Novel Mammalian Viruses. *PLoS ONE*, 8.
- Helmus, M. R., Savage, K., Diebel, M. W., Maxted, J. T. & Ives, A. R. (2007). Separating the Determinants of Phylogenetic Community Structure. *Ecology letters*, 10(10), 917–25.
- Hilgenfeld, R. & Peiris, M. (2013). From SARS to MERS: 10 Years of Research on Highly Pathogenic Human Coronaviruses. *Antiviral Research*, 100, 286–295.
- Holt, R. D. & Dobson, A. (2006). Extending the Principles of Community Ecology to Address the Epidemiology of Host-Pathogen Systems, in: *Disease Ecology: Community structure and pathogen dynamics*, (pp. 6–27).
- Holyoak, M., Leibold, M. A. & Holt, R. D. (2005). *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities* (M. Holyoak, M. A. Leibold, and R. D. Holt, Eds.). University of Chicago Press.
- Hubbell, S. P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*.

- Jones, B. A., Grace, D., Kock, R., Alonso, S., Rushton, J., Said, M. Y., et al. (2013). Zoonosis Emergence Linked to Agricultural Intensification and Environmental Change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(21), 8399–404.
- Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L., et al. (2008). Global Trends in Emerging Infectious Diseases. *Nature*, 451(7181), 990–3.
- Karesh, W. B., Dobson, A., Lloyd-Smith, J. O., Lubroth, J., Dixon, M. A., Bennett, M., et al. (2012). Ecology of Zoonoses: Natural and Unnatural Histories. *The Lancet*, 380, 1936–1945.
- Keesing, F., Belden, L. K., Daszak, P., Dobson, A., Harvell, C. D., Holt, R. D., et al. (2010). Impacts of Biodiversity on the Emergence and Transmission of Infectious Diseases. *Nature*, 468(7324), 647–52.
- Keesing, F., Brunner, J., Duerr, S., Killilea, M., Logiudice, K., Schmidt, K., et al. (2009). Hosts as Ecological Traps for the Vector of Lyme Disease. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 276, 3911–3919.
- Keesing, F., Holt, R. D. & Ostfeld, R. S. (2006). Effects of Species Diversity on Disease Risk. *Ecology letters*, 9(4), 485–98.
- Kerth, G. (2008). Causes and Consequences of Sociality in Bats. *BioScience*, 58, 737.
- Koleff, P., Gaston, K. J. & Lennon, J. J. (2003). Measuring Beta Diversity for Presence-Absence Data. *Journal of Animal Ecology*, 72(3), 367–382.
- Koleff, P., Soberón, J. & Arita, H. (2008). Patrones de Diversidad Espacial En Grupos Selectos de Especies, in: *Capital natural de México. Conocimiento actual de la biodiversidad*, (pp. 323–364).
- Legendre, P. (2008). Testing Hypotheses about the Causes of Beta Diversity.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P. (2005). Analyzing Beta Diversity: Partitioning the Spatial Variation of Community Composition Data. *Ecological Monographs*, 75, 435–450.
- Legendre, P. & De Cáceres, M. (2013). Beta Diversity as the Variance of Community Data: Dissimilarity Coefficients and Partitioning. *Ecology letters*, 16(8), 951–63.
- Legendre, P., Desdevises, Y. & Bazin, E. (2002). A Statistical Test for Host-Parasite Coevolution. *Systematic biology*, 51(2), 217–34.

- Leibold, M. A. (1998). Similarity and Local Co-Existence of Species in Regional Biotas. *Evolutionary Ecology*, 12, 95–110.
- Leibold, M. a., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., et al. (2004). The Metacommunity Concept: A Framework for Multi-Scale Community Ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613.
- Leibold, M. A. & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, Species Turnover, and Boundary Clumping: Elements of Meta-Community Structure. *Oikos*, 97(2), 237–250.
- Leprieur, F., Albouy, C., De Bortoli, J., Cowman, P. F., Bellwood, D. R. & Mouillot, D. (2012). Quantifying Phylogenetic Beta Diversity: Distinguishing between “True” Turnover of Lineages and Phylogenetic Diversity Gradients. *PloS one*, 7(8), e42760.
- Leroy, E. M., Kumulungui, B., Pourrut, X., Rouquet, P., Hassanin, A., Yaba, P., et al. (2005). Fruit Bats as Reservoirs of Ebola Virus. *Nature*, 438, 575–576.
- Levinson, J., Bogich, T. L., Olival, K. J., Epstein, J. H., Johnson, C. K., Karesh, W., et al. (2013). Targeting Surveillance for Zoonotic Virus Discovery. *Emerging infectious diseases*, 19(5), 743–7.
- Li, L., Victoria, J. G., Wang, C., Jones, M., Fellers, G. M., Kunz, T. H., et al. (2010). Bat Guano Virome: Predominance of Dietary Viruses from Insects and Plants plus Novel Mammalian Viruses. *Journal of virology*, 84, 6955–6965.
- Li, W., Shi, Z., Yu, M., Ren, W., Smith, C., Epstein, J. H., et al. (2005). Bats Are Natural Reservoirs of SARS-like Coronaviruses. *Science (New York, N.Y.)*, 310, 676–679.
- LoGiudice, K., Duerr, S. T. K., Newhouse, M. J., Schmidt, K. A., Killilea, M. E. & Ostfeld, R. S. (2008). Impact of Host Community Composition on Lyme Disease Risk. *Ecology*, 89, 2841–2849.
- Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H. & Hillebrand, H. (2011). Empirical Approaches to Metacommunities: A Review and Comparison with Theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 482–491.
- Luis, A. D., Hayman, D. T. S., Shea, T. J. O., Cryan, P. M., Gilbert, A. T., Juliet, R. C., et al. (2013). A Comparison of Bats and Rodents as Reservoirs of Zoonotic Viruses: Are Bats Special? *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 1(280).
- Maganga, G. D., Bourgarel, M., Vallo, P., Dallo, T. D., Ngoagouni, C., Drexler, J. F., et al. (2014). Bat Distribution Size or Shape as Determinant of Viral Richness in African Bats. (M. L. Baker, Ed.). *PloS one*, 9(6), e100172.

- Medellín, R., Arita, H. T. & Sánchez, H. O. (2008). *Identificación de Los Murciélagos de México. Clave de Campo*. México D.F.: Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellín, R., Equihua, M. & Amin, M. (2008). Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14(6), 1666–1675.
- Meyer, C. F. J., Fründ, J., Lizano, W. P. & Kalko, E. K. V. (2007). Ecological Correlates of Vulnerability to Fragmentation in Neotropical Bats. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 381–391.
- Meyer, C. F. J. & Kalko, E. K. V. (2008). Assemblage-Level Responses of Phyllostomid Bats to Tropical Forest Fragmentation: Land-Bridge Islands as a Model System. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1711–1726.
- Mihaljevic, J. R. (2012). Linking Metacommunity Theory and Symbiont Evolutionary Ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(6), 323–9.
- Mitchell, C. E., Tilman, D. & Groth, J. V. (2002). Effects of Grassland Plant Species Diversity, Abundance, and Composition on Foliar Fungal Disease. *Ecology*, 83, 1713–1726.
- Moreno, C. E. & Halffter, G. (2001). Spatial and Temporal Analysis of α , β and Γ Diversities of Bats in a Fragmented Landscape. , (Halffter 1998), 367–382.
- Moreno, C. E. & Rodríguez, P. (2011). Commentary: Do We Have a Consistent Terminology for Species Diversity? Back to Basics and toward a Unifying Framework. *Oecologia*, 167, 889–892.
- Mouquet, N. & Loreau, M. (2002). Coexistence in Metacommunities: The Regional Similarity Hypothesis. *The American naturalist*, 159, 420–426.
- Mouquet, N., Munguia, P., Kneitel, J. M. & Miller, T. E. (2003). Community Assembly Time and the Relationship between Local and Regional Species Richness. *Oikos*, 103, 618–626.
- Mundt, C. C. (2002). Use of Multiline Cultivars and Cultivar Mixtures for Disease Management. *Annual review of phytopathology*, 40, 381–410.
- Murray, K. a & Daszak, P. (2013). Human Ecology in Pathogenic Landscapes: Two Hypotheses on How Land Use Change Drives Viral Emergence. *Current opinion in virology*, 3(1), 79–83.
- Nekola, J. C. & White. P.S. (1999). The Distance Decay of Similarity in Biogeography and Ecology. *Journal of Biogeography*, 26, 867–878.

- Nishiura, H., Hoyer, B., Klaassen, M., Bauer, S. & Heesterbeek, H. (2009). How to Find Natural Reservoir Hosts from Endemic Prevalence in a Multi-Host Population: A Case Study of Influenza in Waterfowl. *Epidemics*, 1(2), 118–28.
- O’Shea, T. J., Cryan, P. M., Cunningham, A. A., Fooks, A. R., Hayman, D. T. S., Luis, A. D., et al. (2014). Bat Flight and Zoonotic Viruses. *Emerging Infectious Diseases*, 20, 741–745.
- Olival, K. J., Epstein, J. H., Wang, L.-F., Field, H. E. & Daszak, P. (2012). Are Bats Exceptional Viral Reservoirs?, in: Aguirre, A. A., Ostfeld, R. S., and Daszak, P. (Eds.), *New Directions in Conservation Medicine. Applied Cases of Ecological Health*, (pp. 195–212). New York: Oxford University Press.
- Peixoto, F. P., Braga, P. H. P., Cianciaruso, M. V., Diniz-Filho, J. A. F. & Brito, D. (2013). Global Patterns of Phylogenetic Beta Diversity Components in Bats (W. Daniel Kissling, Ed.). *Journal of Biogeography*, n/a–n/a.
- Pillar, V. D. & Duarte, L. D. S. (2010). A Framework for Metacommunity Analysis of Phylogenetic Structure. *Ecology letters*, 13(5), 587–96.
- Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., et al. (2014). The Biodiversity of Species and Their Rates of Extinction, Distribution, and Protection. *Science (New York, N.Y.)*, 344, 1246752.
- Poulin, R., Krasnov, B. R. & Mouillot, D. (2011). Host Specificity in Phylogenetic and Geographic Space. *Trends in parasitology*, 27(8), 355–61.
- Presley, S. J., Higgins, C. L. & Willig, M. R. (2010). A Comprehensive Framework for the Evaluation of Metacommunity Structure. *Oikos*, 119(6), 908–917.
- Purvis, A., Gittleman, J. L., Cowlishaw, G. & Mace, G. M. (2000). Predicting Extinction Risk in Declining Species. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 267, 1947–1952.
- Randolph, S. E. & Dobson, a D. M. (2012). Pangloss Revisited: A Critique of the Dilution Effect and the Biodiversity-Buffers-Disease Paradigm. *Parasitology*, 139(7), 847–63.
- Dos Reis, M., Inoue, J., Hasegawa, M., Asher, R. J., Donoghue, P. C. J. & Yang, Z. (2012). Phylogenomic Datasets Provide Both Precision and Accuracy in Estimating the Timescale of Placental Mammal Phylogeny. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 3491–3500.
- Roche, B., Dobson, A. P., Guégan, J.-F. & Rohani, P. (2012). Linking Community and Disease Ecology: The Impact of Biodiversity on Pathogen Transmission. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 367(1604), 2807–13.

- Rodríguez, P. & Arita, H. (2004). Beta Diversity and Latitude in North American Mammals: Testing the Hypothesis of Covariation. *Ecography*, 5(March), 547-556.
- Rodríguez, P., Soberón, J. & Arita, H. T. (2003). EL Componente Beta de La Diversidad de Mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 89, 241-259.
- Rubio, A. V, Avila-Flores, R. & Suzán, G. (2014). Responses of Small Mammals to Habitat Fragmentation: Epidemiological Considerations for Rodent-Borne Hantaviruses in the Americas. *EcoHealth*.
- Saul, A. (2003). Zooprophylaxis or Zoopotential: The Outcome of Introducing Animals on Vector Transmission Is Highly Dependent on the Mosquito Mortality While Searching. *Malaria journal*, 2, 32.
- Scordato, E. S. C. & Kardish, M. R. (2014). Prevalence and Beta Diversity in Avian Malaria Communities: Host Species Is a Better Predictor than Geography. *The Journal of animal ecology*.
- Simmons, N. B. (2005). Order Chiroptera, in: Wilson, D. and Reeder, D. (Eds.), *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, (pp. 312-529). Hopkins University Press.
- Smith, I., Broos, A., de Jong, C., Zeddeman, A., Smith, C., Smith, G., et al. (2011). Identifying Hendra Virus Diversity in Pteropid Bats. *PLoS ONE*, 6(9).
- Smith, I. & Wang, L. F. (2013). Bats and Their Virome: An Important Source of Emerging Viruses Capable of Infecting Humans. *Current Opinion in Virology*, 3, 84-91.
- Soininen, J., McDonald, R. & Hillebrand, H. (2007). The Distance Decay of Similarity in Ecological Communities. *Ecography*, 30(3-12).
- Stevens, R. D. & Willig, M. R. (2002). Geographical Ecology at the Community Level: Perspectives on the Diversity of New World Bats. *Ecology*, 83(2), 545-560.
- Streicker, D. G., Turmelle, A. S., Vonhof, M. J., Kuzmin, I. V., McCracken, G. F. & Rupprecht, C. E. (2010). Host Phylogeny Constrains Cross-Species Emergence and Establishment of Rabies Virus in Bats. *Science (New York, N.Y.)*, 329(5992), 676-9.
- Suzán, G., García-Peña, G. E., Castro-Arellano, I., Rico-Chávez, O., Rubio, A. V, Tolsá, M., et al. (2015). Metacommunity and Phylogenetic Structure Determine Wildlife and Zoonotic Infectious Disease Patterns in Time and Space. *Ecology and evolution*, In Press.
- Suzán, G., Marcé, E., Giermakowski, J. T., Mills, J. N., Ceballos, G., Ostfeld, R. S., et al. (2009). Experimental Evidence for Reduced Rodent Diversity Causing Increased Hantavirus Prevalence. *PloS one*, 4(5), e5461.

- Svensson-Coelho, M. & Ricklefs, R. E. (2011). Host Phylogeography and Beta Diversity in Avian Haemosporidian (Plasmodiidae) Assemblages of the Lesser Antilles. *The Journal of animal ecology*, 80(5), 938–46.
- Telfer, S., Lambin, X., Birtles, R., Beldomenico, P., Burthe, S., Paterson, S., et al. (2010). Species Interactions in a Parasite Community Drive Infection Risk in a Wildlife Population. *Science (New York, N.Y.)*, 330, 243–246.
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton Univ. Press.
- Tuomisto, H. (2011). Commentary: Do We Have a Consistent Terminology for Species Diversity? Yes, If We Choose to Use It. *Oecologia*, 167(4), 903–911.
- Turmelle, A. S., Jackson, F. R., Green, D., McCracken, G. F. & Rupprecht, C. E. (2010). Host Immunity to Repeated Rabies Virus Infection in Big Brown Bats. *The Journal of general virology*, 91, 2360–2366.
- Turmelle, A. S. & Olival, K. J. (2009). Correlates of Viral Richness in Bats (order Chiroptera). *EcoHealth*, 6(4), 522–39.
- Ulrich, D. H., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N. J. (2009). A Consumer's Guide to Nestedness Analysis. *Oikos*, 118, 3–17.
- Vane-Wright, R. ., Humphries, C. J. & Williams, P. H. (1991). What to protect?–Systematics and the Agony of Choice. *Biological Conservation*, 55, 235.
- Vellend, M. (2001). Do Commonly Used Indices of B-Diversity Measure Species Turnover? *Journal of Vegetation Science*, 12, 545–552.
- Wang, L. F. (2009). Bats and Viruses: A Brief Review. *Virologica Sinica*, 24, 93–99.
- Wang, L.-F., Walker, P. J. & Poon, L. L. M. (2011). Mass Extinctions, Biodiversity and Mitochondrial Function: Are Bats “Special” as Reservoirs for Emerging Viruses? *Current opinion in virology*, 1(6), 649–57.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. a. & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21, 213–251.
- Wilson, D. & Reeder, D. (2005). *Mammals Species of the World: A Taxonomy and Geographic Reference*. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.

- Wilson, D. S. (1992). Complex Interaction in Metacommunities, with Implications for Biodiversity and Higher Levels of Selection. *Ecology*, 73, 1984-2000.
- Winter, M., Devictor, V. & Schweiger, O. (2013). Phylogenetic Diversity and Nature Conservation: Where Are We? *Trends in ecology & evolution*, 28(4), 199-204.
- Wong, S., Lau, S., Woo, P. & Yuen, K. Y. (2007). Bats as a Continuing Source of Emerging Infections in Humans. *Reviews in Medical Virology*, 17, 67-91.
- Wood, C. L. & Lafferty, K. D. (2013). Biodiversity and Disease: A Synthesis of Ecological Perspectives on Lyme Disease Transmission. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 239-247.
- Woolhouse, M. E. J. & Gowtage-Sequeria, S. (2005). Host Range and Emerging and Reemerging Pathogens. *Emerging infectious diseases*, 11(12), 1842-7.
- Yu, D. W. & Wilson, H. B. (2001). The Competition-Colonization Trade-off Is Dead; Long Live the Competition-Colonization Trade-Off. *The American naturalist*, 158, 49-63.

3. OBJETIVO

Conocer el efecto del cambio de hábitat debido a actividades antropogénicas en la asociación, estructura y beta diversidad de comunidades de virus asociadas a murciélagos en el sureste de México.

3.1 Objetivos Específicos

- A. Conocer la relación entre diversidad de murciélagos y la diversidad de virus en una gradiente de tipo de hábitat.
- B. Conocer los factores que pueden determinar la estructura de metacomunidades de virus asociados a murciélagos.
- C. Conocer la relación entre la diversidad beta de comunidades de murciélagos y la variación de los valores de prevalencia de rabia en un gradiente de hábitat.

4. HIPÓTESIS

- A. Hábitats conservados albergan comunidades de hospederos con alta diversidad taxonómica y filogenética las cuales están relacionadas con una alta diversidad viral, por lo que cambios en el tipo de hábitat modificarán la estructura de las comunidades de hospederos y virus, reflejándose en altos valores de beta diversidad.

- B. Las características del ambiente y de los hospederos pueden determinar la estructura de metacomunidades de parásitos, por lo que el tipo de hábitat y la filogenia de los hospederos determinará la estructura de metacomunidades de virus asociados a murciélagos.

- C. La composición de las comunidades de hospederos determinan la prevalencia de rabia, por lo que la beta diversidad entre comunidades de hospederos tendrá una correlación con la variación de la prevalencia de rabia.

NOTA EXPLICATIVA

Cada una de las hipótesis planteadas serán respondidas en los siguientes secciones. La sección 5 corresponde al artículo aceptado en Revista Veterinaria México. Mientras que las secciones 6 y 7 corresponden a artículos en preparación. En cada una de las secciones se presentan los métodos, resultados y discusiones correspondientes.

5. DIVERSIDAD VIRAL DE COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS EN PAISAJES ALTERADOS EN MÉXICO

Viral diversity of bat communities in human-dominated landscapes in Mexico

Oscar Rico-Chávez[#], Ojeda-Flores Rafael[#], Rostal M. K, Zambrana-Torrelío Carlos, Loza-Rubio Elizabeth, Aguirre, A. A and Gerardo Suzán*

Keywords: *Disease Ecology, Chiroptera, viral richness, alpha diversity, beta diversity, phylogenetic diversity, habitat loss.*

Oscar Rico Chávez[#], Departamento de Etología, Fauna Silvestre y Animales de Laboratorio, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México. Av Universidad 3000, Col. Cd. Universitaria C.P 04510, Distrito Federal, México.

Asociación Mexicana de Medicina de la Conservación, Kalaan-Kab A.C.

Rafael Ojeda Flores[#], Departamento de Etología, Fauna Silvestre y Animales de Laboratorio, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México. Av Universidad 3000, Col. Cd. Universitaria C.P 04510, Distrito Federal, México.

Carlos Zambrana Torrelío: EcoHealth Alliance. 460 W 34th St New York, NY 10001

Elizabeth Loza Rubio: Departamento de Biotecnología en Salud Animal. Centro Nacional de Investigaciones en Microbiología Veterinaria. INIFAP.

A. Alonso Aguirre, Department of environmental Science and Policy, George Mason University, 4400 University Drive, Fairfax, Virginia 22030, U.S.A.

Gerardo Suzán*, Departamento de Etología, Fauna Silvestre y Animales de Laboratorio, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México. Av Universidad 3000, Col. Cd. Universitaria C.P 04510, Distrito Federal, México.

Asociación Mexicana de Medicina de la Conservación, Kalaan-Kab A.C.

* Corresponding author

These authors contributed equally to this work as joint first authors.

Abstract

Using integrative epidemiologic techniques, we studied the changing relationships (beta and phylogenetic beta diversity) of multihost systems and virus associations in bat communities in fragmented landscapes from Chiapas, Campeche and Greater Mexico City. We combined computing applications, molecular detection, and nucleotide sequencing of coronaviruses, hantaviruses, paramyxoviruses and pegiviruses with ecological and phylogenetic analyses. A total of 22 viruses were discovered in 1,067 samples from 42 bat species, representing an estimated 78% of all viral richness in the system. Based on 17 virus genotypes discovered with an equal sampling effort, a total viral richness of 23 genotypes was estimated using a Chao2 statistic model. Using a residual model we categorized host species and habitat types that are prone to harbor higher viral richness. A positive relationship between phylogenetic host diversity with viral diversity ($r = 0.41$, $p < 0.05$) and viral richness ($r = 0.51$, $p < 0.05$) was found. Beta diversity (the rate of change) of viral communities was explained by host beta diversity ($r = 0.86$, $p < 0.05$). To understand the change in viral and host communities we partitioned beta diversity in nestedness (species loss) and turnover (compositional dissimilarity) components. In Chiapas the host beta diversity was explained by nestedness of species composition while phylogenetic host diversity was explained by turnover of the host lineages. Campeche showed a high phylogenetic host nestedness and low host turnover. Beta-diversity and beta-phylogenetic diversity indicated that patterns of local species assemblages and regional abiotic features in human dominated landscapes are significant drivers of viral community composition. Our study represents the first effort in Mexico to study the relationship between viral diversity in bat communities in modified landscapes to understand hosts-viruses relationships.

Keywords: *Disease Ecology, Chiroptera, viral richness, alpha diversity, beta diversity, phylogenetic diversity, habitat loss.*

Introduction

Land use change appears to be the primary mechanism driving zoonotic diseases (Patz et al., 2004). The expansion of agricultural production and urbanization have simultaneously modified ecosystem structure and function, community structure (species assemblages), patterns of species distribution and biodiversity (Christian et al., 2009; Gibbs et al., 2009). These modified systems have produced suitable environments for multi-species interactions, particularly hosts, vectors, and/or pathogens (Rubio et al., 2014; Jones et al., 2013; Rivard et al., 2007; McMichael, 2004).

Bats, on one hand, have been considered the likely source of highly pathogenic RNA viruses including lyssaviruses (Banyard et al., 2011), Ebola virus (Leroy et al., 2005), Marburg virus (Towner et al. 2009), Nipah virus (Epstein et al., 2006), Hendra virus (Smith et al., 2011), and coronaviruses (e.g. SARS-coronavirus, MERS-coronavirus) (Hilgenfeld & Peiris, 2013). Bats, on the other hand, are recognized as a key group in the maintenance of ecological systems by providing ecological services such as pollination, seed dispersion and pest control. Additionally, due their response to habitat loss and fragmentation bats are excellent bioindicators of environmental changes (Medellín, Equihua, et al., 2008).

To properly understand complex interactions in multihost systems several ecological and phylogenetic tools have been used. In disease ecology, diversity indices have been used to correlate the number of species (*richness*) and the relative abundance of species present in a given community (*alpha diversity*) with disease prevalence (Suzán et al., 2009) and in microbiomes systems (Olson et al., 2014; Anthony, Epstein, et al., 2013). Diversity indices have also been used to evaluate changes in host-parasite composition in hosts communities at local, regional, and biogeographic scales (Alpha, *beta gamma diversity*) (Scordato & Kardish, 2014; Svensson-Coelho & Ricklefs, 2011). From an evolutionary perspective, host and pathogen phylogenetic relationships have been studied and diversity indices have been incorporated to measure changes in host species community assemblages through environmental gradients (Helmus et al., 2007; Webb et al., 2002). These phylogenetic methods offer additional dimensions to explore host-parasite interactions in time, such as; host specificity, host-parasite co-evolution, host switching events, and phylogenetic barriers preventing pathogen transmission (Poulin et al., 2011; Streicker et al., 2010; Legendre et al., 2002). The study of ecological and phylogenetic interactions between host-pathogen systems integrates the role of

environmental influences on host and pathogen distributions across time and spatial scales and across different levels of biological organization beyond taxonomic levels (Hawley & Altizer, 2011)

In this study we examined the relationship between host diversity and the diversity of four viral taxa in bats from human dominated landscapes in Mexico. Two hypotheses were tested related to the effect of host species and host phylogenetic diversities on viral diversity and the influence of habitat type in the composition of host and viral communities. First, we hypothesized that (1) host communities with high species and phylogenetic diversities will support high values of viral diversity; (2) changes in host and viral community composition across a habitat type will be reflected in high values of beta diversity and phylogenetic-beta diversity.

Material and Methods

Sample collection

Bats were captured at three different sites in Mexico at Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA) in Chiapas, the Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC) in Campeche, and Greater Mexico City (GMC) that include Distrito Federal and Metropolitan Area. The first two sites, located in southeastern Mexico, represent regions of high species diversity and are characterized by large tracts of continuous primary vegetation, while the Greater Mexico City site is highly urbanized with vegetation patches. A high evergreen forest characterizes RBMA while RBC is dominated by tropical semi-deciduous forest; both regions have high anthropogenic pressure. In RBMA and RBC bats were collected from three different habitat types: '*Forested*' (Fd), where signs of human impact are largely absent and original vegetation persists, '*Fragmented*' (F), areas of primary vegetation are interspersed with agricultural/rangeland and '*Disturbed*' (D), the transition zone between areas of secondary vegetation and agricultural/rangeland and by the presence of urban areas. In the Greater Mexico City sites, bats were captured in '*Urban*' (U), human dominated areas and '*Fragmented*' habitats (F). We used 5 mist-nets (each 9 x 3 m wide) and were opened at dusk and remained open four consecutive hours. Each habitat was sampled once in six months. Identification of bats was made using a field guide (Medellín, Arita, et al., 2008). The minimal distance in RBMA was 2 km while in RBC was 10 km. A mantel test was performed to ensure sites independence due to the geographic distance (RBMA; $r = 0.55$, $p = 0.01$; RBC $r = 0.57$ $p = 0.006$). Oral and rectal swabs, and when possible blood samples were collected from each

animal. Samples were collected in a lysis buffer and preserved at -80°C until transfer to the Center for Infection and Immunity, Columbia University, New York for viral screening.

Virus discovery

A total of 1,067 samples from 608 individuals representing 42 bat species were tested for the five viral families/genera (Table S1). Total nucleic acid was extracted from all samples using the EasyMag® (bioMérieux, Inc) platform, and cDNA synthesis performed using SuperScript® III first strand synthesis supermix (Invitrogen), all according the manufacturer's instructions. Viral discovery was performed using broadly reactive consensus PCR primers, targeting the L-Segment for hantavirus detection (Klempa et al., 2006), and the polymerase (pol) gene for paramyxovirus detection (Tong et al., 2008). PCR products of the expected size were cloned into Strataclone™ PCR cloning vector and sequenced using standard M13R primers. Coronavirus, hepacivirus and pegivirus detections have been previously reported and these viral sequences were detected in the same 1,067 samples (Quan et al., 2013; Anthony, Ojeda-Flores, et al., 2013).

Estimates and Completeness of Viral Richness

We evaluated our sampling effort (the number of samples tested for a given virus), using two methods: by producing rarefaction and extrapolation curves and by calculating the values of the residuals of the linear regression between viral richness within a host and sampling effort by host. Rarefaction and extrapolation curves are statistical techniques to estimate the number of species for a given number of samples (Chao & Jost, 2012; Magurran, 2004) allowing the evaluation of the sampling effort and estimate the number of host samples required to obtain a viral richness value with 95% of confidence (Chao et al., 2014). We evaluated the viral richness, defined as unique viruses discovered in the 1,067 samples, by constructing a sample size based rarefaction and extrapolation curves using a three-fold original sample effort (3,201 samples) (Chao et al., 2014) with the R iNEXT library (Hsieh et al., 2013). The same methodology was conducted to explore viral completeness by habitat type. For this we only considered samples with the same number of PCR screenings (coronaviruses, paramyxoviruses and hantaviruses). In order to identify host species associated with higher viral richness we used a methodology proposed by Herbreteau (2012). We calculated residual values from the linear regression of the logarithm of viral richness and the logarithm of sampling effort for each species and

in each disturbance level. These data were logarithmically transformed to stabilize the variance. Host species or disturbance levels with positive or negative residual values were identified as host species with more or less viral richness than expected by the regression model (Herbreteau et al., 2012).

Host and Viral Diversity

In order to study regional host and viral alpha diversities, abundance matrixes (host and virus) were constructed, where rows were disturbance level and columns were (i) host species and (ii) viruses discovered in each disturbance level. Using the R vegan library (Oksanen et al., 2013), a Shannon-Wiener diversity index (Shannon, 1948) was calculated for each matrix. Values ranged from 0 when there is only one species present to 1 when all species are equally represented in the sample (Magurran, 2004).

Phylogenetic Diversity and Host Specificity

The mammalian super tree (Bininda-Emonds et al., 2007) was used to calculate phylogenetic diversity (PD) of host communities using the R Picante library (Kembel et al., 2010). The PD was measured by calculating the sum of the total branch length of the host species phylogeny sampled in each habitat type (Faith, 1992). Because data of host taxonomic diversity were not normally distributed only phylogenetic analyses were performed. The relationship between viral richness and viral diversity with host PD was explored using a linear model. To quantify host-viral taxonomic associations we used a modified index of host specificity proposed by Poulin and Mouillot, 2003, that measures the PD of host communities associated to each virus. Viruses with high values of host specificity indicates that they have a plasticity to infect a wide range of host, while viruses with lower values are restricted to a few closely related host species (Poulin et al., 2011; Poulin & Mouillot, 2003)

Beta Diversity and Phylogenetic Beta Diversity

A Pearson correlation test was performed to explore the relationship between host BD and PBD with the change of composition of viral communities by habitat type calculated with Sorensen index. To evaluate the change in composition of viral and host communities (beta-diversity; BD) within regions we used measures of beta-diversity: spatial turnover (β_{SIM}) and nestedness (β_{SNE}) components (Baselga, 2010). Spatial

turnover (β_{SIM}) measures the replacement of species by another species due to environmental factors or spatial isolation, such as by habitat fragmentation (Calderón-Patrón et al., 2012). The nestedness component (β_{SNE}) measures if sites with smaller number of species are subset of richer sites (Ulrich et al., 2009). These components were calculated for taxonomic and phylogenetic beta-diversity analyses. The phylogenetic beta-diversity (PBD) measures how phylogenetic relatedness changes across space in the same manner that BD measures how species composition changes across space (Graham & Fine, 2008). The PBD between disturbance levels was obtained using the inverse of the PhyloSor index (Bryant et al., 2008). This index represents shared branches between communities from two sites. Values range from 0 when no species are shared to 1 when all species between locations are the same. The methodology of Leprieur (2012) was used to calculate the phylogenetic turnover ($P\beta_{\text{SIM}}$) and to measure the phylogenetic dissimilarity, nested patterns of species assemblages ($P\beta_{\text{SNE}}$). The functions *beta.multi* for P and *phylo.beta.multi* for PB from the R betapart library were also applied to calculate the influence of each component on host and viral community composition by habitat type in each region (Baselga & Orme, 2013).

Results

Viral Community Data

A total of 4,139 consensus PCR assays were performed for viral detection, including coronaviruses (CoV's, $n = 1,067$), paramyxoviruses (PMV's, $n = 1,067$), hantaviruses (HTV's, $n = 1,067$), pegiviruses (PGV's, $n = 469$) and hepacivirus (HPV's, $n = 469$). A viral richness (S) of 22 virus genotypes in 46 positive samples from a total of 1,067 samples, 13 for coronavirus, 2 for paramyxovirus, 2 for hantavirus, and 5 for pegivirus were obtained (Table S2). No hepacivirus and no co-infections were detected. This viral richness is associated with 17 bat species from 12 genera and 4 families (Figure 1A). In forested habitat a total of 11 viruses were detected followed by fragmented habitat (10) disturbed (8) and urban (3) (Figure 1B). The bat species harboring viral richness greater than one were all phyllostomid bats: *Carollia sowelli* ($S = 5$), *Artibeus lituratus* ($S = 4$), *Artibeus jamaicensis* ($S = 3$), *Artibeus phaeotis* ($S = 3$) and *Trachops cirrhosus* ($S = 2$) (Figure S1).

Estimates and Completeness of Viral Richness

Based on the 17 virus genotypes discovered, we estimated a maximum richness of 23 genotypes using a Chao2 statistic model (Chao & Jost, 2012). The sampling effort of 1,067 samples represents a completeness of 81% in relation to the estimated viral richness. The rarefaction sample coverage function estimates a 97% of completeness with a sample size of 3,201 (three-fold sample size) (Figure 2). The comparison between habitats showed the highest value of completeness (53%) in forested habitat, followed by disturbed (43%) and fragmented (15%). The estimates of viral richness with a three-fold original sample effort by habitat were 24 from fragmented habitat, 19 for forested and 10 for disturbed (Table 1).

Positive relationships were observed between sampling effort and host viral richness ($R^2 = 0.44$, $p < 0.01$) and between sampling effort and habitat type viral richness ($R^2 = 0.37$ $p < 0.05$). *Sturnira lilium*, *Pteronotus parnelli* and *Artibeus jamaicensis* were associated with more viral richness than expected by linear model between host viral richness and sampling effort whereas *Trachops cirrhosus*, *Lonchorhina aurita* and *Eptesicus fuscus* (Figure 3.A), were recognized as host species associated with lower viral richness than expected. RBMA fragmented habitat type harbor the highest number of viruses than expected while RBC fragmented habitat type was identified as the site with smallest viral richness than expected by the model (Figure 3.B).

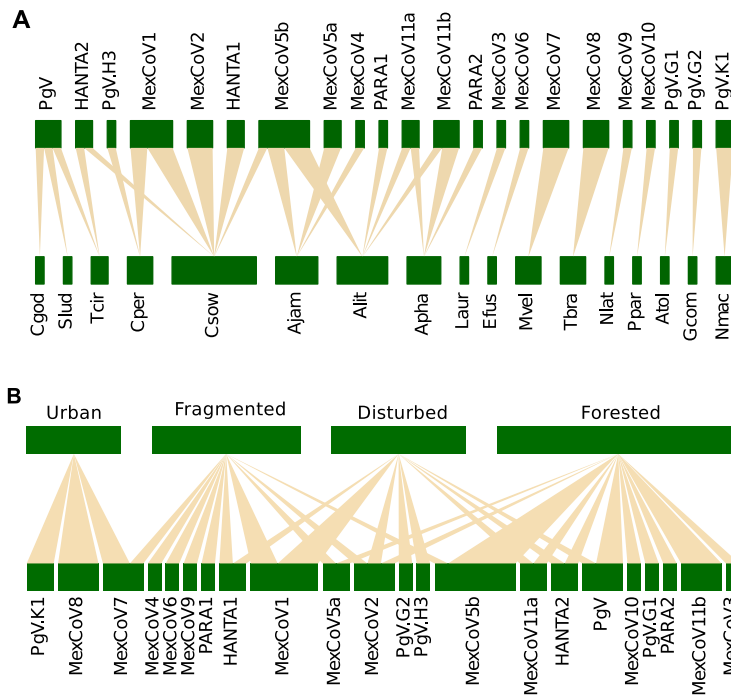


Figure 1. Bipartite graph of 22 virus genotypes discovered in 17 bat species. A. Viral richness associated to bats. The width of the green boxes represents viral and positive hosts abundances. B. Viral richness associated to habitat type.

Table 1. Estimates of viral richness and samples completeness by habitat type. The asterisk indicates real data.

Habitat	Sample Size	Richness	Sampled Completeness
Total	1067*	17*	81%
	1677	18	95%
	3201	23	97%
Forested	405*	9*	53%
	1215	19	76%
	3201	27	95%
Fragmented	217*	10*	15%
	651	24	40%
	3201	48	94%
Disturbed	395*	5*	43%
	1185	10	97%
	3201	11	99%
Urban	49*	2*	100%

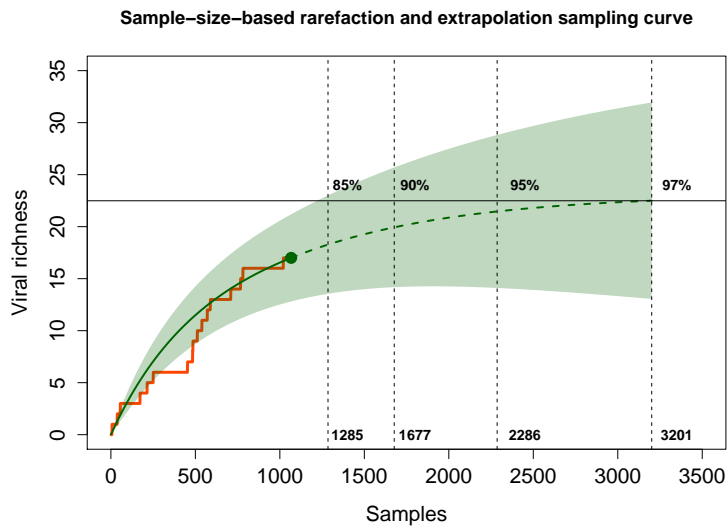


Figure 2. Rarefaction and extrapolation sampling curve based on 1,067 samples. Orange line represents accumulation curve of virus genotypes over samples tested. Green point, viral richness = 22 in 1,067 samples analyzed for virus tested. Solid green line: rarefaction curve, green dashed line: extrapolation-sampling curve. The numbers of samples needed to obtain the percentage of completeness of 85, 90, 95 and 97% are presented.

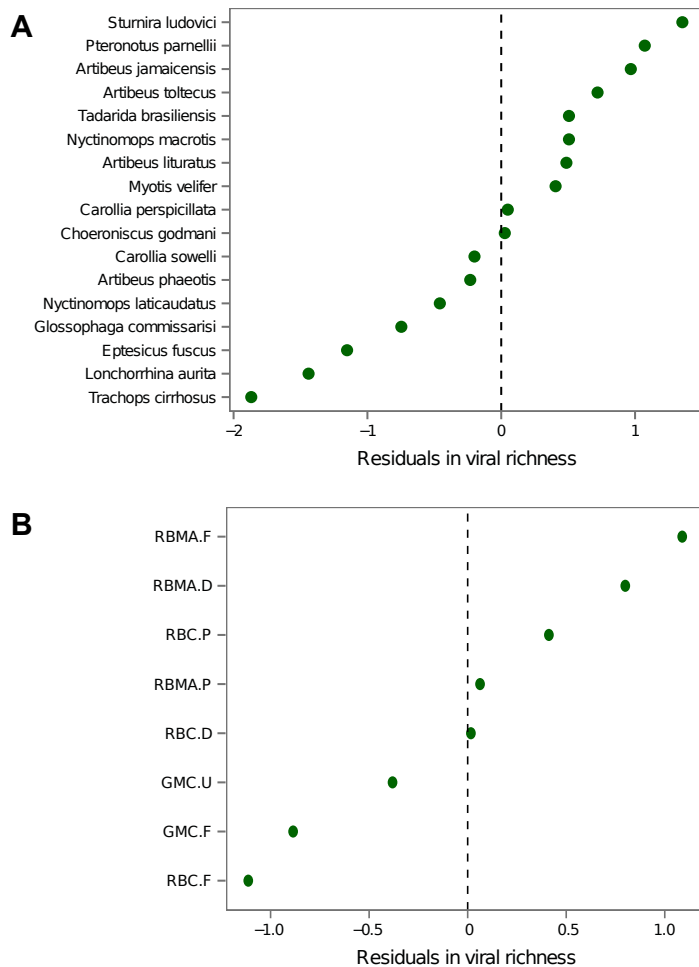


Figure 3. Distribution of residuals values from the linear relation (A) between host viral richness and sampling effort and (B) between habitat type viral richness and sampling effort. Host species and habitats type were reordered by residuals of the sampling effort regression.

Host and Viral Diversity

Montes Azules was the region with more virus genotypes discovered (12), followed by Calakmul (11) and Greater Mexico City, respectively (3) (Figure 4). As we expected, RBMA was the most diverse region in terms of host species and host phylogeny, being C the most diverse area in both diversity scales ($H = 2.79$, $PD = 484.8$). Interestingly, D presented high values of both, species and phylogenetic diversities compared to F (Table 2). A difference in host species diversity ($F = 13.63$, $df = 2$, $p < 0.01$) and host phylogenetic diversity was observed ($F = 16.71$, $df = 2$, $p < 0.01$) at regional scale contrary to viral diversity comparison ($F = 3.73$, $df = 2$, $p > 0.05$). A significant relationship between viral

richness and viral diversity with, host phylogenetic diversity was observed. A total of 41% ($p < 0.05$) and 51% ($p < 0.05$) of viral richness and viral diversity variance was explained by phylogenetic diversity, respectively. This suggests that host community composition at each habitat type is determining both, viral richness and viral diversity.

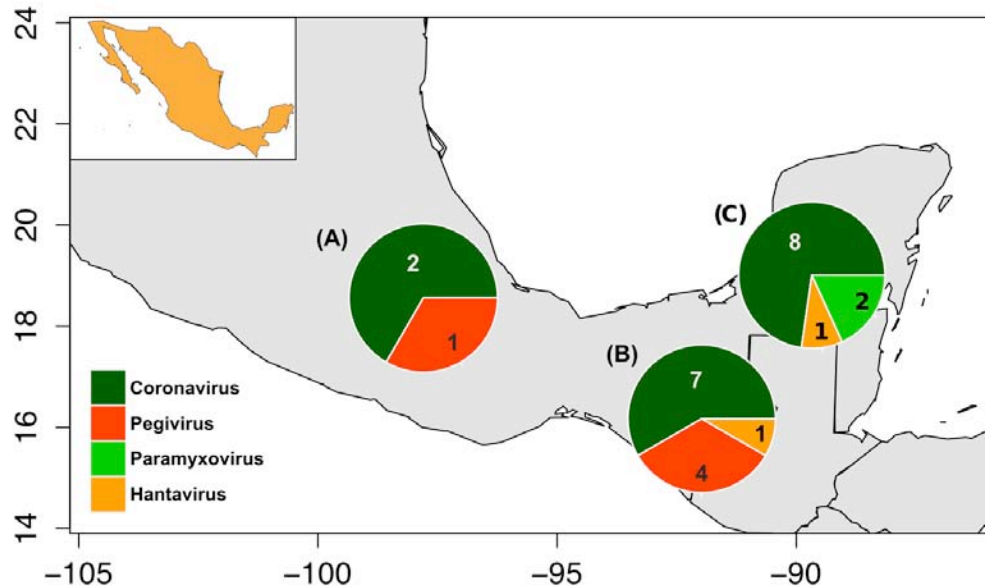


Figure 4. Viral richness in the three regions of study: (A) Greater Mexico City, (B) Montes Azules and (C) Calakmul. Number of virus genotypes discovered per region is shown.

Table 2. Host and viral diversities per habitat type for the 3 regions. Richness (S), Shannon – Weiner diversity index (H), phylogenetic diversity (PD).

Region	Habitat	Host			Virus	
		S	H	PD	S	H
Montes Azules	Forested	26	2.79	484.8	8	2.043
	Fragmented	14	2.207	332.8	2	0.693
	Disturbed	20	2.622	418.2	5	1.56
Calakmul	Forested	12	1.906	260.1	4	1.906
	Fragmented	8	1.853	208.8	7	1.853
	Disturbed	13	1.986	289.1	4	1.986
Greater Mexico City	Fragmented	1	0	60	1	0
	Urban	4	1.155	137.6	3	1.079

Phylogenetic Host Specificity

From 22 viruses discovered, only six were associated to more than two host species and 16 viruses were detected in one host species (Table S3). The flavivirus PgV was the virus with the lowest value of phylogenetic host specificity (114.5) and was detected in three species from three different phyllostomidae subfamilies; Stenodermatinae and phyllostominae, both from forested sites and glossophaginae from disturbed habitat. Hanta 2 (87.8) were detected in two bat species from different habitats; *Carollia sowellii* (disturbed) and *Trachops cirrhosus* (forested), while the coronavirus MexCoV 5b was found in three bat species, two of which belongs to the same genus; *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* (forested) and *C. sowellii* (fragmented). MexCov 11a (68.3), Mex CoV 11b (68.3) and MexCov 1 (65.6) were detected in two bat species from the same genus (Figure 1A).

Beta Diversity

We found that 86% ($p < 0.05$) of the beta diversity of viral communities was explained by the turnover of the host species between habitats. The same trend was observed with host PBD and virus beta diversity however was not statistically significant ($r = 0.79$, $p > 0.05$). For Montes Azules, the community dissimilarity in host species composition through the habitat gradient was relatively high ($\beta_{SOR} = 0.49$), and is explained by the nestedness component ($\beta_{SNE} = 0.57$), because most of the bat species sampled in low rich sites are contained in the richest site (forested = 26 species). PBD showed different behavior; although the value of overall PBD is similar ($P\beta_{SOR} = 0.42$), the phylogenetic composition change was partially explained by the turnover component ($P\beta_{SIM} = 0.25$), due to the low phylogenetic relationship contained in the species subset replaced by nestedness. The overall beta diversity in RBC was relatively low ($\beta_{SOR} = 0.37$), suggesting that the habitat type has a low influence on the species assemblage. The observed pattern in RBC was different to RBMA, while species composition dissimilarity was moderately driven by species replacement ($P\beta_{SIM} = 0.22$). In contrast to RBMA, the PBD analysis indicated a replacement dominated by high phylogenetically related species ($P\beta_{SNE} = 0.79$). The interpretation of the pattern observed in GMC is limited, because only two communities were sampled and the nestedness component is impossible to calculate. In RBMA and RBC we observed high overall values of beta diversity in viral communities (Table S3), and both were explained by the turnover component ($\beta_{SIM} = 0.66$), suggesting

that changes in habitat quality drives a high replacement of virus species regardless of host composition.

Discussion

In this study we evaluated the relationship between bat diversity and the diversity of 4 medically important viral families within an environmental gradient in human-dominated landscapes in 3 regions of Mexico. Combining computing applications, molecular detection, and nucleotide sequencing of coronaviruses, hantaviruses, paramyxoviruses and pegiviruses with ecological and phylogenetic analyses, we measured the viral community turnover in bat hosts by beta and phylogenetic beta diversity calculations in these multihost systems. A strong relation between viral richness and viral diversity with host phylogenetic diversity was detected. Generalist species were associated with more virus species than expected by linear model between host viral richness and sampling effort. A positive relationship between beta diversity of both viral and bat communities through the habitat gradient was detected.

As hypothesized, significant positive correlation between phylogenetic diversity with viral richness and viral diversity was detected, supporting the habitat heterogeneity hypothesis (Lawton, 1983) and highlighting the importance of keystone structure (Tews et al., 2004). The habitat heterogeneity hypothesis proposes a strong relationship between environmental diversity, in this case, the phylogenetic host diversity with biological diversity (viral diversity). Twes (2004) refers to “Keystone structures” as host species that provide distinct resources, which may be linked to different viral species. Considering bat hosts as habitats, in our model, the keystone structures can be environmental (reproductive potential, longevity, trophic guild, abundance and adult mass) transmission (home range, diet breadth and roost size) and phylogenetic traits (phylogenetic distance and phylogenetic distinctiveness). Mechanisms explaining the relationship between host and parasite diversity have recently gained attention in disease ecology. Our findings suggest that environmental factors such as fragmentation and habitat loss drive species assemblages resulting in areas of major risk for zoonotic disease emergence, as proposed by (Gay et al., 2014; Kamiya et al., 2014; Rubio et al., 2014). Future studies are required to identify which host traits determine the viral communities assemblages.

The phylogenetic host specificity calculated in this study not only reflects the number of bat species infected by a single virus, but also it helps to explore the

phylogenetic relationship among these species. Our findings show that few viral species possess high host plasticity like PgV and Hanta 2, while most viruses detected showed high phylogenetic specificity. Due to the quality of our data, we cannot conclude that viruses found in only one bat species are strictly exclusive to them and further studies are needed. However, the coronavirus family showed a high host phylogenetic specificity at genus level (Anthony, Ojeda-Flores, et al., 2013; Ojeda-Flores et al. *In review*).

Changes in viral communities composition through the evaluated anthropogenic landscapes showed a strong dependence on the host species turnover, however this relationship was not statistically significant when host PBD was considered. Our results show different patterns between regions and between diversity levels. Montes Azules is characterized by a nestedness process in host communities composition and changes are a reflect of a high PD host pool, while in Calakmul BD values were relatively low due to low PD host diversity, and the PBD was explained by nestedness component. As hypothesized, we found high values of beta diversity in viral communities supporting the hypothesis of perturbation, where land use change modifies parasite dynamics in multihost systems by cross-species shifting in parasite transmission (Murray & Daszak, 2013). It has been widely proposed that habitat transformation drives the exposure of novel hosts to a rich pool of parasites, specially in high diversity regions, influencing the cross-species transmission rate (Brearley et al., 2013; Murray & Daszak, 2013; Lloyd-Smith et al., 2009).

The use of beta analyses at both scales: taxonomic and phylogenetic has provided a useful tool to understand if host species or environmental filters can determine the parasite composition (Scordato & Kardish, 2014; Svensson-Coelho & Ricklefs, 2011). We could not demonstrate that host phylogeny determines the composition of viral communities due to spatial scale limitations in our study. Further studies are necessary to test the correlation between host phylogeographical structure and beta diversity of viral communities within larger spatial scales or in communities separated by geographic barriers (vicariance processes).

Conclusions

Our study represents one of the few that integrates viral and host diversity within environmental gradient in human-dominated landscapes in vertebrates and represents the first study in Mexico measuring viral community turnover in bats. Combining molecular and ecological methodologies and the integration of phylogenetic component in

the beta diversity analyses helped to distinguish different patterns of host composition variation through the habitat gradient type. This framework represents an important tool to monitor potential viral richness in wildlife surveillance systems.

Funding

This study was funded by the United States Agency for International Development (USAID) Emerging Pandemic Threats PREDICT, NIH-AI57158 (NBC-Lipkin), NIH NIAID R01 A1079231 (non-biodefense EID), DTRA. We acknowledge the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) and the Posgrado en Ciencias de la Producción y Salud Animal of Universidad Nacional Autónoma de México. We are grateful to Comisión Nacional de Áreas Protegidas (CONANP), Rafael Lombera supported fieldwork in the Reserva de la Biosfera Montes Azules and Rafael Ávila helped with bat sampling in Mexico City. We would like to thank DEFSAL's Disease Ecology group especially to Jesús Sotomayor for supporting field activities.

Authors contributions

Oscar Rico Chávez: Performed the fieldwork, ecological and phylogenetic analyses and wrote the manuscript.

Rafael Ojeda Flores: Performed laboratory work and wrote the manuscript

Carlos Zambrana Torrelío: Coordinate the project and review the manuscript

Elizabeth Loza Rubio: Review the manuscript

Alonso Aguirre: Coordinate the project and review the manuscript

Gerardo Suzán: Conducted the research, wrote and review the manuscript

References

- Allendorf, S. D., Cortez, A., Heinemann, M. B., Harary, C. M. A., Antunes, J. M. a P., Peres, M. G., et al. (2012). Rabies Virus Distribution in Tissues and Molecular Characterization of Strains from Naturally Infected Non-Hematophagous Bats. *Virus research*, 165(2), 119–25.
- Anthony, S. J., Epstein, J. H., Murray, K. A., Navarrete-Macias, I., Zambrana-torrelío, C. M., Solovyov, A., et al. (2013). A Strategy To Estimate Unknown Viral Diversity in Mammals Simon. *MBio*, 4(5).
- Anthony, S. J., Ojeda-Flores, R., Rico-Chávez, O., Navarrete-Macias, I., Zambrana-Torrelío, C. M., Rostal, M. K., et al. (2013). Coronaviruses in Bats from Mexico. *The Journal of general virology*, 94(Pt 5), 1028–38.
- Banyard, A. C., Hayman, D., Johnson, N., McElhinney, L. & Fooks, A. R. (2011). Bats and Lyssaviruses. *Advances in virus research*, 79, 239–89.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the Turnover and Nestedness Components of Beta Diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143.
- Baselga, A. & Orme, C. (2013). Betapart: An R Package for the Study of Beta Diversity. *Methods Ecol.Evol.*, 3, 808–812.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D. E., Beck, R. M. D., Grenyer, R., et al. (2007). The Delayed Rise of Present-Day Mammals. *Nature*, 446(7135), 507–12.
- Brearley, G., Rhodes, J., Bradley, A., Baxter, G., Seabrook, L., Lunney, D., et al. (2013). Wildlife Disease Prevalence in Human-Modified Landscapes. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 88(2), 427–42.
- Bryant, J. A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A. J., Enquist, B. J. & Green, J. L. (2008). Microbes on Mountainsides: Contrasting Elevational Patterns of Bacterial and Plant Diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 11505–11511.
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C. E. & Zuria, I. (2012). La Diversidad Beta: Medio Siglo de Avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(3), 879–891.
- Canuti, M., Eis-Huebinger, A. M., Deijis, M., de Vries, M., Drexler, J. F., Oppong, S. K., et al. (2011). Two Novel Parvoviruses in Frugivorous New and Old World Bats. *PloS one*, 6(12), e29140.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., et al. (2014). Rarefaction and Extrapolation with Hill Numbers: A Framework for Sampling and Estimation in Species Diversity Studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67.

- Chao, A. & Jost, L. (2012). Coverage-Based Rarefaction and Extrapolation: Standardizing Samples by Completeness rather than Size. *Ecology*, 93(12), 2533–2547.
- Chen, L., Liu, B., Yang, J. & Jin, Q. (2014). DBatVir: The Database of Bat-Associated Viruses. *Database : the journal of biological databases and curation*, 2014, bau021.
- Christian, K., Isabelle, L. V., Frédéric, J. & Vincent, D. (2009). More Species, Fewer Specialists: 100 Years of Changes in Community Composition in an Island Biogeographical Study. *Diversity and Distributions*, 15(4), 641–648.
- Cleaveland, S., Laurenson, M. K. & Taylor, L. H. (2001). Diseases of Humans and Their Domestic Mammals: Pathogen Characteristics, Host Range and the Risk of Emergence. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 356(1411), 991–9.
- Epstein, J. H., Field, H. E., Luby, S., Pulliam, J. R. C. & Daszak, P. (2006). Nipah Virus: Impact, Origins, and Causes of Emergence. *Current Infectious Disease Reports*, 8, 59–65.
- Faith, D. P. (1992). Conservation Evaluation and Phylogenetic Diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10.
- Galindo González, J. (2004). Clasificación de Los Murciélagos de La Region de Los Tuxtlas, Veracruz, Respecto a Su Respuesta a La Fragmentación Del Hábitat. *Acta Zoologica Mexicana*, 20(002), 239–243.
- Gay, N., Olival, K. J., Bumrungsri, S., Siriaronrat, B., Bourgarel, M. & Morand, S. (2014). Parasite and Viral Species Richness of Southeast Asian Bats: Fragmentation of Area Distribution Matters. *International journal for parasitology. Parasites and wildlife*, 3(2), 161–70.
- Gibbs, K. E., MacKey, R. L. & Currie, D. J. (2009). Human Land Use, Agriculture, Pesticides and Losses of Imperiled Species. *Diversity and Distributions*, 15, 242–253.
- Graham, C. H. & Fine, P. V. a. (2008). Phylogenetic Beta Diversity: Linking Ecological and Evolutionary Processes across Space in Time. *Ecology letters*, 11(12), 1265–77.
- Hawley, D. M. & Altizer, S. M. (2011). Disease Ecology Meets Ecological Immunology: Understanding the Links between Organismal Immunity and Infection Dynamics in Natural Populations. *Functional Ecology*, 25(1), 48–60.
- Helmus, M. R., Savage, K., Diebel, M. W., Maxted, J. T. & Ives, A. R. (2007). Separating the Determinants of Phylogenetic Community Structure. *Ecology letters*, 10(10), 917–25.

- Herbreteau, V., Bordes, F., Jittapalapong, S., Supputamongkol, Y. & Morand, S. (2012). Rodent-Borne Diseases in Thailand: Targeting Rodent Carriers and Risky Habitats. *Infection ecology & epidemiology*, 2.
- Hilgenfeld, R. & Peiris, M. (2013). From SARS to MERS: 10 Years of Research on Highly Pathogenic Human Coronaviruses. *Antiviral Research*, 100, 286–295.
- Holmes, E. C. & Drummond, A. J. (2007). The Evolutionary Genetics of Viral Emergence. *Current Topics in Microbiology and Immunology*, 315, 51–66.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H. & Chao, A. (2013). iNEXT: Interpolation and Extrapolation.
- Jones, B. A., Grace, D., Kock, R., Alonso, S., Rushton, J., Said, M. Y., et al. (2013). Zoonosis Emergence Linked to Agricultural Intensification and Environmental Change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(21), 8399–404.
- Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L., et al. (2008). Global Trends in Emerging Infectious Diseases. *Nature*, 451(7181), 990–3.
- Kamiya, T., O'Dwyer, K., Nakagawa, S. & Poulin, R. (2014). Host Diversity Drives Parasite Diversity: Meta-Analytical Insights into Patterns and Causal Mechanisms. *Ecography*, 37(7), 689–697.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., et al. (2010). Picante: R Tools for Integrating Phylogenies and Ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Klempa, B., Fichet-Calvet, E., Lecompte, E., Auste, B., Aniskin, V., Meisel, H., et al. (2006). Hantavirus in African Wood Mouse, Guinea. *Emerging infectious diseases*, 12(5), 838–40.
- Lawton, J. H. (1983). Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects. *Annual Review of Entomology*, 28(1), 23–39.
- Legendre, P., Desdevises, Y. & Bazin, E. (2002). A Statistical Test for Host-Parasite Coevolution. *Systematic biology*, 51(2), 217–34.
- Leroy, E. M., Kumulungui, B., Pourrut, X., Rouquet, P., Hassanin, A., Yaba, P., et al. (2005). Fruit Bats as Reservoirs of Ebola Virus. *Nature*, 438, 575–576.
- Lloyd-Smith, J. O., George, D., Pepin, K. M., Pitzer, V. E., Pulliam, J. R. C., Dobson, A. P., et al. (2009). Epidemic Dynamics at the Human-Animal Interface. *Science (New York, N.Y.)*, 326(5958), 1362–7.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Oxford, UK: Blackwell Science Ltd.

- McMichael, A. J. (2004). Environmental and Social Influences on Emerging Infectious Diseases: Past, Present and Future. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359(1447), 1049–58.
- Medellín, R., Arita, H. T. & Sánchez, H. O. (2008). *Identificación de Los Murciélagos de México. Clave de Campo*. México D.F.: Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellín, R., Equihua, M. & Amin, M. (2008). Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14(6), 1666–1675.
- Murray, K. a & Daszak, P. (2013). Human Ecology in Pathogenic Landscapes: Two Hypotheses on How Land Use Change Drives Viral Emergence. *Current opinion in virology*, 3(1), 79–83.
- Ojeda-Flores, R., Anthony, S. J., Santiago-Alarcon, D., Rico-Chávez, O., Sarmiento-Silva, R. E., González-Santillán, E., et al. Bat-Coronavirus Co -Phylogenetic Patterns in Mexico Indicate Strong Host Specificity. *PloS one*, In Review.
- Oksanen, J., Blanchet, G. F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., et al. (2013). Vegan: Community Ecology Package.
- Olson, S. H., Parmley, J., Soos, C., Gilbert, M., Latorre-Margalef, N., Hall, J. S., et al. (2014). Sampling Strategies and Biodiversity of Influenza a Subtypes in Wild Birds. *PloS one*, 9(3), e90826.
- Patz, J. A., Daszak, P., Tabor, G. M., Aguirre, A. A., Pearl, M., Epstein, J., et al. (2004). Unhealthy Landscapes: Policy Recommendations on Land Use Change and Infectious Disease Emergence. *Environmental Health Perspectives*, 112, 1092–1098.
- Poulin, R., Krasnov, B. R. & Mouillot, D. (2011). Host Specificity in Phylogenetic and Geographic Space. *Trends in parasitology*, 27(8), 355–61.
- Poulin, R. & Mouillot, D. (2003). Parasite Specialization from a Phylogenetic Perspective: A New Index of Host Specificity. *Parasitology*, 126(Pt 5), 473–80. Retrieved October 8, 2014, from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12793652>
- Quan, P.-L., Firth, C., Conte, J. M., Williams, S. H., Zambrana-Torrel, C. M., Anthony, S. J., et al. (2013). Bats Are a Major Natural Reservoir for Hepaciviruses and Pegiviruses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(20), 8194–9.
- R Core Team. (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rivard, D. H., Poitevin, J., Plasse, D., Carleton, M., Currie, D. J., Ward, D. H., et al. (2007). Changing Species Richness and Composition in Canadian National Parks. , 14(4), 1099–1109.

- Rubio, A. V, Avila-Flores, R. & Suzán, G. (2014). Responses of Small Mammals to Habitat Fragmentation: Epidemiological Considerations for Rodent-Borne Hantaviruses in the Americas. *EcoHealth*.
- Scordato, E. S. C. & Kardish, M. R. (2014). Prevalence and Beta Diversity in Avian Malaria Communities: Host Species Is a Better Predictor than Geography. *The Journal of animal ecology*.
- Shannon, C. E. (1948). A Mathematical Theory of Communication. *System Technical Journal*, (27), 379–423.
- Smith, I., Broos, A., de Jong, C., Zeddeman, A., Smith, C., Smith, G., et al. (2011). Identifying Hendra Virus Diversity in Pteropid Bats. *PLoS ONE*, 6(9).
- Streicker, D. G., Turmelle, A. S., Vonhof, M. J., Kuzmin, I. V., McCracken, G. F. & Rupprecht, C. E. (2010). Host Phylogeny Constrains Cross-Species Emergence and Establishment of Rabies Virus in Bats. *Science (New York, N.Y.)*, 329(5992), 676–9.
- Suzán, G., Marcé, E., Giermakowski, J. T., Mills, J. N., Ceballos, G., Ostfeld, R. S., et al. (2009). Experimental Evidence for Reduced Rodent Diversity Causing Increased Hantavirus Prevalence. *PloS one*, 4(5), e5461.
- Svensson-Coelho, M. & Ricklefs, R. E. (2011). Host Phylogeography and Beta Diversity in Avian Haemosporidian (Plasmodiidae) Assemblages of the Lesser Antilles. *The Journal of animal ecology*, 80(5), 938–46.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., et al. (2004). Animal Species Diversity Driven by Habitat Heterogeneity/diversity: The Importance of Keystone Structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79–92.
- Tong, S., Chern, S.-W. W., Li, Y., Pallansch, M. A. & Anderson, L. J. (2008). Sensitive and Broadly Reactive Reverse Transcription-PCR Assays to Detect Novel Paramyxoviruses. *Journal of clinical microbiology*, 46(8), 2652–8.
- Towner, J. S., Amman, B. R., Sealy, T. K., Reeder Carroll, S. A., Comer, J. A., Kemp, A., et al. (2009). Isolation of Genetically Diverse Marburg Viruses from Egyptian Fruit Bats. *PLoS Pathogens*, 5.
- Ulrich, D. H., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N. J. (2009). A Consumer's Guide to Nestedness Analysis. *Oikos*, 118, 3–17.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. a. & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505.
- Woolhouse, M. E. J. & Gowtage-Sequeria, S. (2005). Host Range and Emerging and Reemerging Pathogens. *Emerging infectious diseases*, 11(12), 1842–7.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1. Number of samples and bats per disturbance level by region.

Region	Disturbance level	No. of Samples	Bats captured
Montes Azules	Pristine	253	127
	Fragmented	142	79
	Disturbed	293	134
Calakmul	Pristine	152	129
	Fragmented	65	38
	Disturbed	102	71
Greater Mexico City	Fragmented	10	5
	Urban	49	25
Total		1067	608

Table S2. Virus discovered in bat species from three regions. *Virus*, name of unique virus, *N*, number of virus per bat species.

Region	Habitat	Sample	Species	Virus	N
Montes Azules	Pristine	Oral	<i>Carollia sowelli</i>	Mex Cov 2	1
	Pristine	Oral	<i>Artibeus phaeotis</i>	Mex Cov 11a	1
	Pristine	Oral	<i>Artibeus phaeotis</i>	Mex Cov 11b	1
	Pristine	Oral	<i>Trachops cirrhosus</i>	PgV.G1	1
	Pristine	Rectal	<i>Lonchorhina aurita</i>	Mex CoV 3	1
	Pristine	Rectal	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Mex CoV 5a	1
	Pristine	Blood	<i>Trachops cirrhosus</i>	PgV 1	1
	Pristine	Blood	<i>Sturnira ludovici</i>	PgV 1	1
	Pristine	Blood	<i>Artibeus toltecus</i>	PgV.G1	1
	Fragmented	Rectal	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Mex CoV 5a	1
	Fragmented	Blood	<i>Eptesicus fuscus</i>	Mex CoV 6	1
	Disturbed	Oral	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 1	1
	Disturbed	Oral	<i>Carollia sowelli</i>	Mex HTV 2	1
	Disturbed	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 1	1
	Disturbed	Blood	<i>Choeroniscus godmani</i>	PgV 1	1
	Disturbed	Blood	<i>Glossophaga commissarisi</i>	PgV.G2	1
	Disturbed	Blood	<i>Carollia perspicillata</i>	PgV.H3	1
Calakmul	Pristine	Rectal	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Mex CoV 5b	2
	Pristine	Rectal	<i>Artibeus lituratus</i>	Mex CoV 5b	3
	Pristine	Rectal	<i>Artibeus lituratus</i>	Mex CoV 11b	1
	Pristine	Rectal	<i>Artibeus phaeotis</i>	Mex CoV 11b	1
	Pristine	Rectal	<i>Artibeus phaeotis</i>	PMV 2	1

	Fragmented	Rectal	<i>Carollia perspicillata</i>	Mex CoV 1	1
	Fragmented	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 1	1
	Fragmented	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 2	1
	Fragmented	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 5b	1
	Fragmented	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	HTV 1	1
	Fragmented	Rectal	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Mex CoV 4	1
	Fragmented	Rectal	<i>Artibeus lituratus</i>	PMV 1	1
	Fragmented	Rectal	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Mex CoV 9	1
	Disturbed	Rectal	<i>Carollia perspicillata</i>	Mex CoV 1	1
	Disturbed	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 2	1
	Disturbed	Rectal	<i>Artibeus lituratus</i>	Mex CoV 11a	1
	Disturbed	Blood	<i>Carollia sowelli</i>	HTV 1	1
Greater Mexico City	Fragmented	Rectal	<i>Myotis velifer</i>	Mex CoV 7	1
	Urban	Rectal	<i>Myotis velifer</i>	Mex Cov 7	2
	Urban	Rectal	<i>Tadarida brasiliensis</i>	Mex CoV 8	3
	Urban	Rectal	<i>Nyctinomops macrotis</i>	PgV.K1	1
	Urban	Blood	<i>Nyctinomops macrotis</i>	PgV.K1	1

Table S3. Host specificity index (HSI) for each virus measured as the phylogenetic diversity of host community associated to each virus. (S) = Host richness.

Virus	HPI	S
PgV	114.5	3
HANTA2	87.8	2
MexCoV5b	85.8	3
MexCoV11a	68.3	2
MexCoV11b	68.3	2
MexCoV1	65.6	2
MexCoV2	60	1
MexCoV3	60	1
MexCoV4	60	1
MexCoV5a	60	1
MexCoV6	60	1
MexCoV7	60	1
MexCoV8	60	1
MexCoV9	60	1
MexCoV10	60	1
PgV.G1	60	1
PgV.G2	60	1
PgV.H3	60	1
PgV.K1	60	1
HANTA1	60	1
PARA1	60	1
PARA2	60	1

Table S4. Multiple site dissimilarities accounting for the spatial turnover and the nestedness components of beta diversity and phylogenetic beta diversity. β_{SNE} , nestedness component, β_{SIM} , turnover component, β_{SOR} , value of overall beta diversity. $P\beta_{SNE}$, phylogenetic nestedness component, $P\beta_{SIM}$, phylogenetic turnover, $P\beta_{SOR}$, dissimilarity value accounting for phylogenetic beta diversity.

Region	Host						Virus		
	β_{SNE}	β_{SIM}	β_{SOR}	$P\beta_{SNE}$	$P\beta_{SIM}$	$P\beta_{SOR}$	β_{SNE}	β_{SIM}	β_{SOR}
Total	0.08	0.70	0.79	0.06	0.65	0.72	0.08	0.70	0.78
Montes Azules	0.57	0.33	0.49	0.17	0.25	0.42	0.13	0.66	0.80
Calakmul	0.14	0.22	0.37	0.79	0.36	0.44	0.06	0.66	0.73
Greater Mexico City	0.60	0	0.60	0.45	0	0.45	0.50	0	0.50

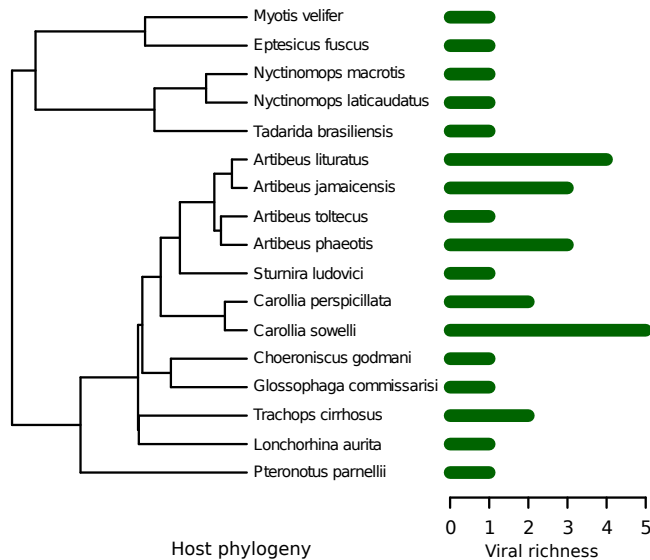


Figure S1. Host phylogeny and viral richness.

6. BETA DIVERSIDAD Y METACOMUNIDADES DE VIRUS ASOCIADOS A MURCIÉLAGOS EN PAISAJES FRAGMENTADOS

RESUMEN

La identificación de los mecanismos que moldean las estructuras de comunidades y metacomunidades de simbioses tienen importantes implicaciones epidemiológicas, de transmisión inter especie y en general para la ecología de comunidades. En el presente estudio se midió la diversidad beta de comunidades de virus en hábitats conservados y perturbados, calculando los componentes de anidación y recambio. Se analizó la estructura de metacomunidades y se cuantificó la contribución de características funcionales, de transmisión y relación filogenética de los hospederos a la estructura de las metcomunidades virales asociadas a murciélagos mediante la descomposición de varianza basado en un análisis de correspondencia canónica. Las metacomunidades se conformaron por 23 virus pertenecientes a cuatro familias (adenovirus, astrovirus, coronavirus y herpesvirus) distribuidos en 11 especies de murciélagos. La diversidad beta entre las comunidades de virus se explicó por el componente de recambio en los dos tipos de hábitat (β_{SIM} conservado = 0.90 y β_{SIM} perturbado = 0.83). Tanto las metacomunidades de hábitats conservados y perturbados no mostraron coherencia por lo que su estructura de distribución fue aleatoria. En contraste la metacomunidad total mostró una estructura *quasi*-Gleasoniana indicando un recambio gradual en la distribución de los virus entre los hospederos, respondiendo de manera idiosincrática al gradiente ambiental. El análisis de descomposición de la varianza indicó que las características funcionales así como estas junto con la filogenia explican el 49% y 55% de la variación en la composición de la comunidad total de virus. En nuestro presente estudio se resalta la importancia de las características funcionales de los hospederos como factor moldeador de las comunidades de virus independientemente de la estructura de distribución de las metacomunidades. El presente estudio representa a la fecha, el primer análisis de metacomunidades virales en vertebrados.

INTRODUCCIÓN

El estudio de comunidades y metacomunidades de simbioses, definidos como todo organismo que debe de infectar o vivir dentro de un hospedero en al menos una parte de su ciclo de vida (Ewald, 1987), ha mejorado la comprensión de las interacciones entre los simbioses, así como entre los simbioses, sus hospederos y el medio en el que habitan. Por ejemplo han servido como modelo para el estudio de la facilitación (Krasnov et al., 2005), selección sexual (Presley, 2012), efectos de las relaciones filogenéticas y variación ambiental en la composición de comunidades (Dallas & Presley, 2014; Krasnov et al., 2004, 2010), variación geográfica de las interacciones entre especies (Krasnov et al., 2006), estudio de teoría de redes (Lima et al., 2012; Anderson & Sukhdeo, 2011; Economo & Keitt, 2008) y recientemente para estudiar el efecto en la prevalencia de enfermedades (Suzán et al., 2015). El objetivo de la teoría de metacomunidades es evaluar los procesos y mecanismos que contribuyen a la diversidad de especies. Ésta teoría investiga cómo es que la dispersión de los organismos entre comunidades alteran las dinámicas locales y por consecuencia influyen en la estructura de la metacomunidad (Holyoak et al., 2005). Recientemente se han incorporado las relaciones evolutivas de los organismos para explorar como la variación genética se distribuye entre las comunidades y como el flujo genético puede influir en la interacción de las especies y en la composición de las comunidades (Leibold et al., 2010; Urban & Skelly, 2006). Una metacomunidad es definida como un conjunto de comunidades de diferentes sitios (potencial pero no necesariamente conectadas por dispersión), mientras que una comunidad es un conjunto de especies en un sitio (Holyoak et al., 2005). Presley (2010) propone una metodología para evaluar los tres elementos estructurales de las metacomunidades y así identificar la estructura de distribución de las mismas. Sin embargo una vez identificada la estructura de distribución, se requieren de más análisis para determinar la influencia del gradiente ambiental en la estructura de las metacomunidades (López-González et al., 2012; Presley et al., 2009). Existe evidencia que las comunidades de simbioses son más similares mientras que sus hospederos sean más parecidos geográficamente, filogenéticamente y ecológicamente (Locke et al., 2013). Estas

características podrían afectar la transmisión o el establecimiento de los simbioses entre sus hospederos. Sin embargo las características de los hospederos que determinan la estructura de las comunidades de simbioses no siempre son las mismas, mientras que para ciertos sistemas la distancia filogenética explica la variación (Seifertová et al., 2008) para otros es un pobre indicador (Poulin, 2010). En nuestro modelo una comunidad contiene a todos los virus detectados en una especie de murciélago y las comunidades están conectadas a través de la transmisión de virus entre las especies hospederas. Esperamos que (1) los cambios en la composición de comunidades virales entre hospederos se vean reflejados en altos valores de beta diversidad, que (2) las características de los hospederos determinen la estructura de metacomunidades de virus y que (3) el tipo de hábitat modifique la estructura de distribución de las metacomunidades de virus asociados a murciélagos.

MATERIAL Y MÉTODOS

La información de los murciélagos y virus para el presente estudio fue obtenida como parte de un muestreo prospectivo realizado en el verano del 2011 como parte del proyecto USAID-PREDICT (<http://www.vetmed.ucdavis.edu/ohi/predict/>) realizado en el sureste de México. Se muestrearon cuatro sitios en el sureste de México, dos ellos caracterizados como sitios conservados en el estado de Chiapas, donde la vegetación original dominaba el paisaje y no se observaban actividades antropogénicas. Los dos sitios están ubicados en el estado de Tabasco y Chiapas. Se categorizaron como sitios con alto grado de perturbación, donde actividades como la ganadería y la agricultura dominaban el paisaje. La captura de murciélagos se realizó colocando 5 redes de niebla de 3 metros de alto por 9 metros de ancho. Las redes se colocaron al anochecer y se mantuvieron abiertas durante 4 horas. Cada sitio sólo se visitó una noche. La identificación de las especies se realizó con ayuda de guías de campo (Medellín, Arita, et al., 2008).

Comunidades de virus

Los virus que componen las metacomunidades se obtuvieron de la búsqueda por PCR de 13 familias virales; coronavirus, adenovirus, herpesvirus, astrovirus, paramyxovirus, alphavirus, filovirus, flavivirus, lyssavirus, seadornavirus, arenavirus hantavirus y bocavirus. Se detectaron 23 genomas virales correspondientes a cuatro familias virales; herpesvirus, adenovirus, astrovirus y coronavirus (cuadro suplementario 1). Se analizaron un total de 120 muestras correspondientes a 17 especies de murciélagos de once géneros y tres familias. De todos los murciélagos capturados se colectó una muestra de sangre de todos los individuos capturados teniendo cuidado de no exceder una relación de 10 μ l de sangre por cada gramo de peso. Debido al tamaño de las especies, la sangre se colectó puncionando la vena cefálica y aspirando con una pipeta (Smith et al., 2010). Además se colectaron hisopos orales y rectales, estos fueron colocado en criotubos con lisis buffer como medio de transporte y preservadas a -80°C hasta su análisis en el Center for Infection and Immunity de la Universidad de Columbia University en Nueva York. La extracción el ácido nucleico se realizó usando el kit EasyMag® (bioMérieux, Inc) y la síntesis de cDNA se hizo usando el kit de síntesis de primera cadena SuperScript® III (Invitrogen) de acuerdo con las instrucciones del fabricante. La detección viral se realizó usando cebadores de PCR para la polimerasa (pol) de herpesvirus (Van DeVanter et al., 1996), el gen hexon de adenovirus (Casas et al., 2005) y la RNA polimerasa dependiente de RNA (RdRp) de astrovirus (Atkins et al., 2009). Los productos de PCR fueron clonados en Stratclone™ y secuenciados usando cebadores M13R. Los resultados correspondientes a los coronavirus corresponden a lo reportado por Anthony y colaboradores (2013) sobre coronavirus en murciélagos de México (Anthony et al., 2013).

Beta diversidad

Para medir el cambio en la composición de las comunidades de virus se calcularon los componentes de anidación (Bsne) y recambio (Bsim) de la diversidad beta (Baselga, 2010). El componente de anidación es una mide si los sitios con menor número de especies son una muestra de aquellos con mayor número de especies (Ulrich et al.,

2009). El recambio mide el reemplazamientos de especies por otras debido a una filtro ambiental o un aislamiento espacial como podría ser hábitats fragmentados (Calderón-Patrón et al., 2012). Los cálculos se hicieron usando la función beta.multi de la librería betapart, la cual calcula los valores de disimilitud del recambio espacial, el anidamiento y la suma de estos dos (Baselga & Orme, 2013).

Estructura de Metacomunidades

La metodología para evaluar la estructura de metacomunidades se realizó analizando datos de presencia-ausencia de los virus. Se cuantificaron tres elementos para medir la distribución de los virus en sus hospederos; coherencia, recambio y agrupamiento según lo propuesto por Presley y colaboradores (2010). Estos análisis se basan en la ordenación del promedio recíproco. Éste maximiza simultáneamente la correspondencia de la distribución de los virus entre los hospederos y la correspondencia de la composición de las comunidades virales de cada hospedero. La ordenación resultante representa un gradiente de similitud de composición de la comunidad viral entre sus hospederos (Presley et al., 2010; Leibold & Mikkelsen, 2002). Para que una metacomunidad sea coherente, la distribución de los virus deberá estar en función de las características del medio ambiente, en este caso de sus hospederos, lo que representaría un gradiente de la variación ambiental al cual cada virus puede responder. Además la mayoría de los virus en la metacomunidad deberá responder al mismo gradiente. En el caso de que alguna metacomunidad no presentara coherencia, se le denominará como aleatoria, donde la distribución de las especies (virus) se da de manera independiente. Es importante señalar que una metacomunidad deberá ser coherente para poder cuantificar el recambio y el agrupamiento (Leibold & Mikkelsen, 2002). La cuantificación de la coherencia se realizó generando 1,000 matrices aleatorias de nuestros datos y contado el número de ausencias incrustadas en cada una de las matrices aleatorias. Después se calculó el promedio, la desviación estándar y se realizó una prueba de z para evaluar la significancia estadística con respecto a las ausencias observadas. Si la probabilidad (≤ 0.05) de obtener un promedio de las ausencias aleatorias fue menor al observado, la metacomunidad fue considerada como coherente significativa y se continuaba con el

análisis. El recambio fue calculado como el número de veces que un virus es reemplazado por otro entre dos hospederos. El número observado de reemplazamientos se comparó con la distribución de los valores generado aleatoriamente por el modelo nulo, el cual intercambiaba al azar los rangos de los virus (Leibold & Mikkelsen, 2002). Un recambio significativamente más bajo indican metacomunidades anidadas, mientras que un recambio significativamente mayor es consistente con las demás estructuras de distribución. El elemento de agrupamiento fue calculado con el índice de Morisita (Morisita, 1971) para diferenciar entre las distribuciones Clementsianas, Gleasonianas y uniformes (figura 1). El valor esperado del índice de Morisita es 1; valores no significativos diferentes a 1 indican que los límites de las distribuciones son aleatorias, indicando una distribución Gleasoniana. Resultados significativos mayores a 1 indican que los límites de las distribuciones están agrupadas, consistente con una distribución Clementsiana. Resultados significativos menores a 1, indican una distribución híper dispersa de los límites de las distribuciones de los virus, lo que coincide con una distribución uniforme. En todos los análisis se usó un nivel alpha de 0.05 para determinar la significancia. En el caso de que el recambio no fuera significativo se consideraron las estructuras de distribución análogas llamadas *quasi*-estructuras (Presley et al., 2010). En el presente estudio se analizaron 3 metacomunidades correspondientes al tipo de hábitat (conservado y perturbado) así como la metacomunidad total de virus. Los análisis para calcular las estructuras de metacomunidades fueron realizados en MatLab (Sigmon, 1993) y en el programa libre R (R Core Team, 2013) usando la librería metacom (Dallas, 2014).

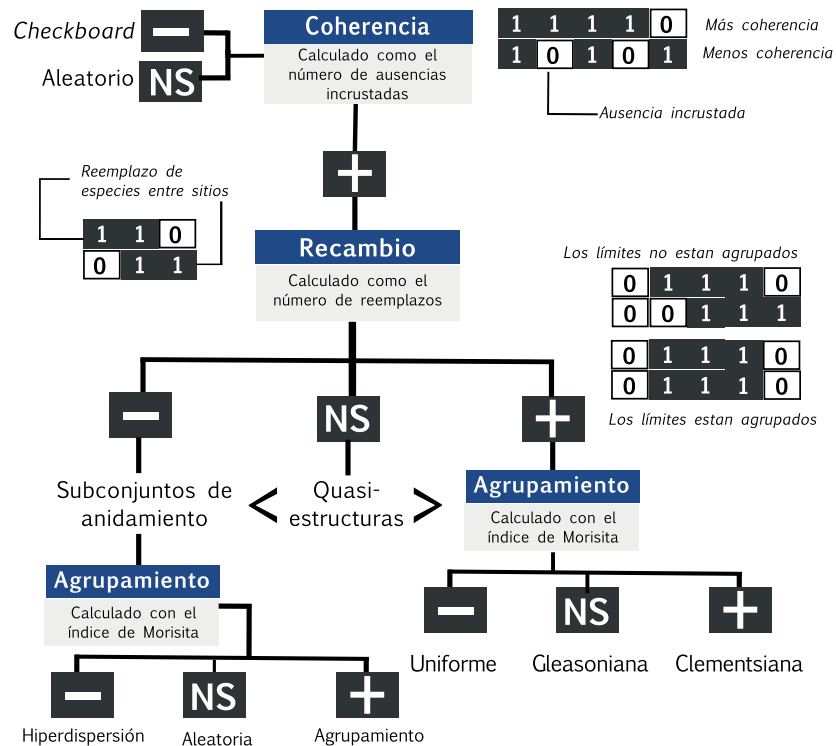


Figura 1. Representación de la aproximación jerárquica basada en el análisis de los elementos estructurales de las metacomunidades. Se muestran las combinaciones de los resultados consistentes con las seis estructuras ideales (Leibold & Mikkelsen, 2002), tres patrones de pérdida de especies y las seis *quasi*-estructuras. En los cuadros con números, las columnas representan especies y las filas los sitios. NS = No significativos, el signo de más = Significativamente positivo y el signo de menos = significativamente negativo ($p < 0.05$). Modificado de Henríquez-Silva, 2013.

Características de los hospederos.

Se evaluó la importancia de las características funcionales, capacidad de transmisión y filogenia de los hospederos en la variación de la composición de las comunidades virales (cuadro 1). Las características funcionales de los hospederos que se tomaron en cuenta para explicar la variación de la distribución de los virus entre los murciélagos fueron; masa corporal, tamaño de camada, número de crías por año y gremio trófico. La capacidad de transmisión de virus entre hospederos fueron área de distribución, abundancia y respuesta al hábitat (Gay et al., 2014; Luis et al., 2013) (cuadro 1). Las características de los hospederos fueron obtenidas de la base de datos PanTHERIA

(Jones et al., 2009) así como de otras fuentes (cuadro suplementario 2). Las relaciones filogenéticas entre los hospederos se estimaron usando los dos primeros componentes del análisis de componentes principales (PCA) de la matriz de distancia filogenética obtenida del súper árbol de los mamíferos (Bininda-Emonds et al., 2007) mediante la librería ape (Paradis et al., 2004) e implementada en R (R Core Team, 2013). Los dos primeros componentes principales representan el 84% (74% y 10% respectivamente) del total de la variación representada por el PCA.

Cuadro 1. Características de los hospederos que definen la variación que puede determinar la distribución de los virus entre sus hospederos y las estructuras de las metacomunidades de virus.

Categoría	Característica	Descripción	Unidades
Características funcionales	Masa corporal	Promedio de la masa corporal en adultos	gr
	Tamaño de camada	Promedio de número de crías por parto en un año	#
	Crías por año	Promedio de número de crías en un año	#/año
	Gremio trófico	1 = Frugívoros, 2 = Insectívoro aéreo, 3 = Insectívoro forrajero, 4 = Omnívoro, 5 = Nectarívoro, frugívoro	-
Transmisión	Abundancia	Número de individuos por especie	#
	Área de distribución	Tamaño del área de distribución natural	km ²
	Respuesta al hábitat	1 = Dependiente, 2 = Vulnerable, 3 = Adaptable	-
Filogenia	Distancia filogenética	Dos primeros componentes principales del análisis de la matriz de distancia filogenética	-

Se usó la descomposición de la varianza en base al análisis de correspondencia canónica (CCA) (Peres-Neto et al., 2006) para determinar la variación única entre comunidades virales que podrían ser atribuidas a las características y a la filogenia de los hospederos, así como para medir la cantidad total de variación explicada por las características y filogenia de los hospederos. Todos los cálculos se hicieron con ayuda de la librería vegan (Oksanen et al., 2013) implementado en (R Core Team, 2013). Se utilizó un nivel de significancia alpha de 0.05 para todos los análisis.

RESULTADOS

Beta diversidad y estructura de metacomunidades

Las comunidades de virus entre hospederos mostraron altos valores de beta diversidad (cuadro 2), en las tres metacomunidades evaluadas. El recambio fue el componente que explicó la diferencia en la composición de virus entre hospederos.

Cuadro 2. Valores de los componentes de la beta diversidad de las metacomunidades de virus.

β_{SIM} = recambio, β_{SNE} = anidamiento y β_{SOR} = beta diversidad.

Metacomunidad	Virus	Hospederos	β_{SIM}	β_{SNE}	β_{SOR}
Total	23	11	0.87	0.056	0.920
Conservado	14	8	0.90	0.055	0.955
Perturbado	13	6	0.83	0.053	0.892

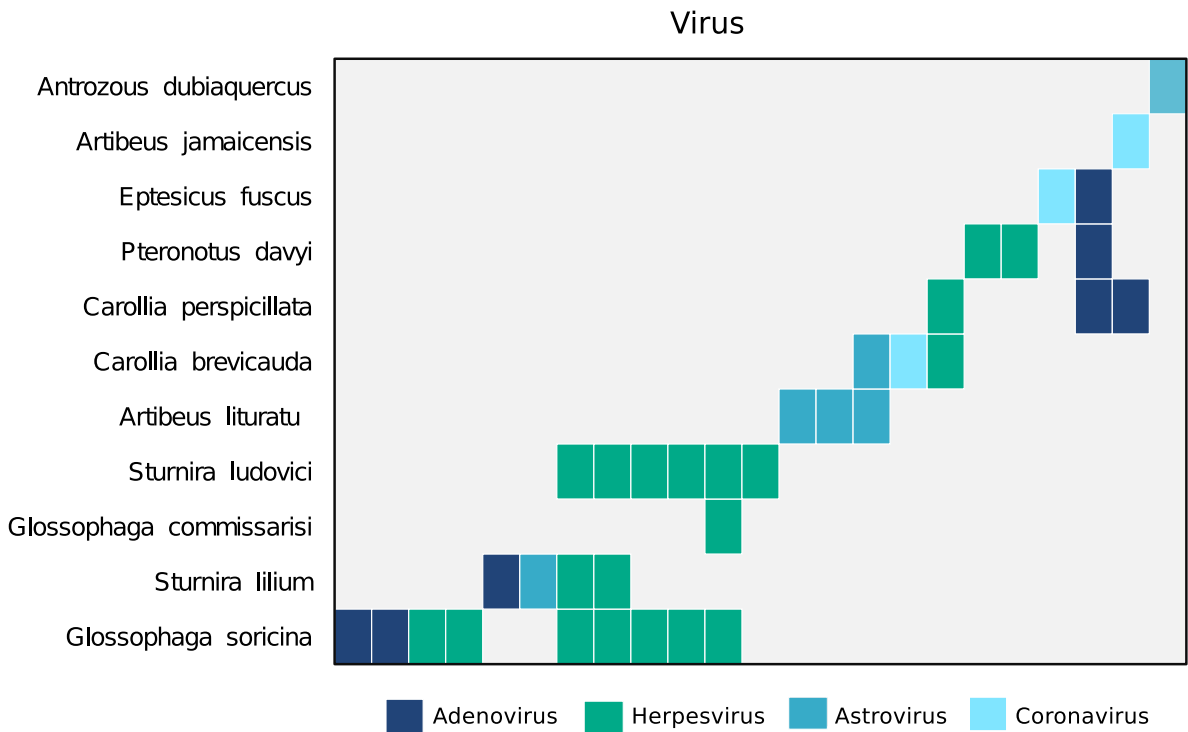


Figura 2. Matriz ordenada de la metacomunidad total de virus compuesta por cuatro familias virales

La metacomunidad total mostró una coherencia positiva significativa ($p = 0.007$) y un recambio y agrupamientos no significativo, consistente con una estructura cuasi-Gleasoniana (figura 2). Las metacomunidades de virus separadas por tipo de hábitat no fueron coherentes significativas, evitando un análisis más profundo de los siguientes elementos estructurales e indicando una estructura aleatoria (cuadro 3).

Cuadro 3. Resultados del análisis de los elementos estructurales de la metacomunidad total de virus y separada por tipo de hábitat: conservado y perturbado. Abs = Ausencias incrustadas, Prom = promedio del modelo nulo, DS = desviación estándar, Rep = Número de reemplazos.

Metacom.	Coherencia					Recambio				Agrupamiento		Estructura
	Abs	p	Prom	DS	Rep	p	Prom	DS	Índice	p		
Total	8	0.007	38.35	11.4	461	0.9	477.85	144.23	0.98	0.52	quasi-Gleasoniana	
Conservado	6	0.574	9.64	6.42	-	-	-	-	-	-	Aleatoria	
Perturbado	5	0.936	4.76	2.975	-	-	-	-	-	-	Aleatoria	

Las características de los hospederos junto con la filogenia, explican el 55% de la variación de la composición de las comunidades virales de todo el estudio, mientras que la variación es explicada en un 49% si sólo se toman en cuenta las características de los murciélagos de la metacomunidad total (cuadro 4). El total de la variación de la composición de las comunidades de virus en el tipo de hábitat conservado fue explicada por tanto por las características de los hospederos, la filogenia y la capacidad de transmisión. Mientras que el hábitat perturbado sólo las características de los hospederos junto con la filogenia y la capacidad de transmisión respectivamente explicaron la variación de los datos.

Cuadro 4. Resultados de la partición de la varianza basada en el análisis de correspondencia canónica para determinar la variación de la distribución (R^2) de los virus explicada por las características funcionales de los hospederos (Hosp), el potencial de transmisión (Trans) y la filogenia de los hospederos (Filo). Resultados. En negritas se muestran los valores significativos ($p < 0.05$).

Metacomunidad	Partición	gl	R^2	F	p
Total	Hosp	4	0.49345	1.3543	0.045
	Filo	2	0.07686	1.2727	0.168
	Trans	3	0.11064	0.9846	0.514
	Hosp + Filo	6	0.55756	1.8895	0.004
	Hosp + Trans	7	0.83073	0.8747	0.698
	Trans + Filo	5	0.1739	1.002	0.453
	Total	9	0.95514	0.808	0.626
Conservado	Hosp	4	0.56586	2.6917	0.007
	Filo	2	0.16528	1.7962	0.037
	Trans	3	0.2932	1.5138	0.038
	Hosp + Filo	6	0.85933	5.8543	0.007
	Hosp + Trans	7	1	-	0.001
	Trans + Filo	5	0.4529	1.1748	0.366
	Total	9	1	-	0.001
Perturbado	Hosp	4	0.92671	1.3339	0.272
	Filo	2	0.60802	1.1738	0.325
	Trans	3	0.09956	0.5092	0.943
	Hosp + Filo	6	1	-	0.001
	Hosp + Trans	7	1	-	0.001
	Trans + Filo	5	0.9205	1.1825	0.433
	Total	9	0.92671	1.4325	0.321

DISCUSIÓN

Los resultados de la diversidad beta de comunidades de virus coinciden con lo esperado y con un estudio previo (Rico-Chávez et al., 2015), donde se encontró que el componente de recambio explicaba la alta diversidad beta entre hospederos y entre hábitats. Nuestro estudio representa el primer análisis de metacomunidades virales asociadas a murciélagos en una escala de parásito-hospedero según lo propuesto por

Mihaljevic (2012), donde las comunidades están representadas por los virus detectados en cada especie de murciélago y donde los hospederos representan los sitios (Mihaljevic, 2012). La metacomunidad total mostró una estructura coherente, lo que coincide con los sistemas ecológicos parásito-hospedero, donde normalmente se muestran distribuciones coherentes (Dallas & Presley, 2014), debido a que muchos virus pueden tener preferencias por algún hospedero en función a una historia evolutiva compartida o por compartir características funcionales (Sharp & Simmonds, 2011; Davies & Pedersen, 2008). Sin embargo al resultar en una estructura *quasi-Gleasoniana* (figura 2), la respuesta al gradiente ambiental se da de manera independiente (Leibold & Mikkelsen, 2002). Además se esperaba que las características funcionales de los hospederos explicaran de manera significativa la variación de la comunidad de virus entre sus hospederos. Las variables funcionales de los hospederos como masa corporal, gremio trófico y aquellas relacionadas a su reproducción son análogas a las de un modelo clásico, donde se mide la calidad del parche o hábitat, ya que estas influyen en el éxito de colonización y propagación de los virus entre sus hospederos (Poulin et al., 2011). Además estas características funcionales son comúnmente usadas para determinar la calidad del hospedero, las cuales pueden afectar la dinámica y diversidad de las comunidades virales (Gay et al., 2014; Rigaud et al., 2010). Finalmente la relación filogenética entre hospederos no explicó de manera individual la variación de los datos, sin embargo sí lo hizo junto con las características funcionales. Éste comportamiento pudo ser resultado de la calidad de los datos, debido a que 9 de las 11 especies de murciélagos pertenecen a la familia Phyllostomidae. Las metacomunidades de hábitats conservados y perturbados mostraron una distribución aleatoria, aunque esto no quiere decir que los virus se distribuyan al azar, sino que la distribución y la respuesta al gradiente ambiental se realiza de manera independiente. En el caso de la metacomunidad del hábitat conservado los tres factores (funcional, de transmisión y filogenético) explican la variación de los datos. En la metacomunidad del hábitat perturbado sólo las características funcionales, en conjunto la filogenia y en conjunto con las características de transmisión explicaron la distribución de los datos (cuadro 4). Aunque es clara la diferencia en los patrones de ambas comunidades, los resultados aquí mostrados se deben de tomar con cautela, debido a

que en las dos comunidades se tienen pocos datos. Sin embargo nuestros resultados confirman la importancia de las características funcionales de los hospederos en la distribución y variación de los datos. Sería importante ampliar este tipo de estudios para cuantificar con certeza cómo la transformación de los ecosistemas puede alterar no sólo las comunidades de hospederos, en este caso de murciélagos (Fenton et al., 2012; Medellín, Equihua, et al., 2008), sino también de los virus asociados a ellos.

CONCLUSIÓN

El presente estudio representa el primer análisis de la teoría de metacomunidades y determinación de variables asociadas a la estructura de metacomunidades virales en murciélagos tomando en cuenta la calidad del hábitat. Se encontró que la metacomunidad total exhibió una estructura *quasi*-Gleasoniana, donde la distribución de los virus entre sus hospederos se presenta de manera gradual, con una respuesta idiosincrática al gradiente ambiental. En nuestro estudio se usó una aproximación integral de la diversidad, al evaluar características funcionales, filogenéticas y taxonómicas. Se resaltó la importancia de las características funcionales de los hospederos para explicar la variación entre las comunidades de virus en las tres metacomunidades evaluadas. Se mostró evidencia de que la transformación del hábitat puede alterar la estructura y composición en diferentes niveles de comunidades lo que puede tener implicaciones ecológicas y epidemiológicas.

REFERENCIAS

- Anderson, T. K. & Sukhdeo, M. V. K. (2011). Host Centrality in Food Web Networks Determines Parasite Diversity. *PloS one*, 6(10), e26798.
- Anthony, S. J., Ojeda-Flores, R., Rico-Chávez, O., Navarrete-Macias, I., Zambrana-Torrel, C. M., Rostal, M. K., et al. (2013). Coronaviruses in Bats from Mexico. *The Journal of general virology*, 94(Pt 5), 1028–38.
- Atkins, A., Wellehan, J. F. X., Childress, A. L., Archer, L. L., Fraser, W. A. & Citino, S. B. (2009). Characterization of an Outbreak of Astroviral Diarrhea in a Group of Cheetahs (*Acinonyx Jubatus*). *Veterinary Microbiology*, 136, 160–165.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the Turnover and Nestedness Components of Beta Diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143.
- Baselga, A. & Orme, C. (2013). Betapart: An R Package for the Study of Beta Diversity. *Methods Ecol.Evol.*, 3, 808–812.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D. E., Beck, R. M. D., Grenyer, R., et al. (2007). The Delayed Rise of Present-Day Mammals. *Nature*, 446(7135), 507–12.
- Calderón-Patrón, J. M., Moreno, C. E. & Zuria, I. (2012). La Diversidad Beta: Medio Siglo de Avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(3), 879–891.
- Casas, I., Avellon, A., Mosquera, M., Jabado, O., Echevarria, J. E., Campos, R. H., et al. (2005). Molecular Identification of Adenoviruses in Clinical Samples by Analyzing a Partial Hexon Genomic Region. *Journal of Clinical Microbiology*, 43, 6176–6182.
- Dallas, T. (2014). Metacom: An R Package for the Analysis of Metacommunity Structure. *Ecography*, 37(4), 402–405.
- Dallas, T. & Presley, S. J. (2014). Relative Importance of Host Environment, Transmission Potential and Host Phylogeny to the Structure of Parasite Metacommunities. *Oikos*, 123(7), 866–874.
- Davies, T. J. & Pedersen, A. B. (2008). Phylogeny and Geography Predict Pathogen Community Similarity in Wild Primates and Humans. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 275, 1695–1701.
- Van DeVanter, D. R., Warren, P., Bennett, L., Schultz, E. R., Coulter, S., Garber, R. L., et al. (1996). Detection and Analysis of Diverse Herpesviral Species by Consensus Primer PCR. *Journal of Clinical Microbiology*, 34, 1666–1671.

- Economo, E. P. & Keitt, T. H. (2008). Species Diversity in Neutral Metacommunities: A Network Approach. *Ecology letters*, 11(1), 52–62.
- Ewald, P. W. (1987). Transmission Modes and Evolution of the Parasitism-Mutualism Continuum. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 503, 295–306.
- Fenton, M. B., Acharya, L., Audet, D., Hickey, M. B. C., Merriman, C., Obrist, M. K., et al. (2012). Phyllostomid Bats (Chiroptera:Phyllostomidae) as Indicators of Habitat Disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 24, 440–446.
- Galindo González, J. (2004). Clasificación de Los Murciélagos de La Region de Los Tuxtlas, Veracruz, Respecto a Su Respuesta a La Fragmentación Del Hábitat. *Acta Zoologica Mexicana*, 20(002), 239–243.
- Gay, N., Olival, K. J., Bumrungsri, S., Siriaroonrat, B., Bourgarel, M. & Morand, S. (2014). Parasite and Viral Species Richness of Southeast Asian Bats: Fragmentation of Area Distribution Matters. *International journal for parasitology. Parasites and wildlife*, 3(2), 161–70.
- Holyoak, M., Leibold, M. A. & Holt, R. D. (2005). *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*.
- Jones, K. E., Bielby, J., Cardillo, M., Fritz, S. A., O'Dell, J., Orme, C. D. L., et al. (2009). PanTHERIA: A Species-Level Database of Life History, Ecology, and Geography of Extant and Recently Extinct Mammals (W. K. Michener, Ed.). *Ecology*, 90(9), 2648–2648.
- Krasnov, B. R., Mouillot, D., Khokhlova, I. S., Shenbrot, G. I. & Poulin, R. (2005). Covariance in Species Diversity and Facilitation among Non-Interactive Parasite Taxa: All against the Host. *Parasitology*, 131, 557–568.
- Krasnov, B. R., Mouillot, D., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S. & Poulin, R. (2004). Geographical Variation in Host Specificity of Fleas (Siphonaptera) Parasitic on Small Mammals: The Influence of Phylogeny and Local Environmental Conditions. *Ecography*, 27, 787–797.
- Krasnov, B. R., Mouillot, D., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., Vinarski, M. V., Korallio-Vinarskaya, N. P., et al. (2010). Similarity in Ectoparasite Faunas of Palaearctic Rodents as a Function of Host Phylogenetic, Geographic or Environmental Distances: Which Matters the Most? *International Journal for Parasitology*, 40, 807–817.
- Krasnov, B. R., Stanko, M., Khokhlova, I. S., Mošanský, L., Shenbrot, G. I., Hawlena, H., et al. (2006). Aggregation and Species Coexistence in Fleas Parasitic on Small Mammals. *Ecography*, 29, 159–168.

- Leibold, M. a, Economo, E. P. & Peres-Neto, P. (2010). Metacommunity Phylogenetics: Separating the Roles of Environmental Filters and Historical Biogeography. *Ecology letters*, 13(10), 1290–9.
- Leibold, M. A. & Mikkelsen, G. M. (2002). Coherence, Species Turnover, and Boundary Clumping: Elements of Meta-Community Structure. *Oikos*, 97(2), 237–250.
- Lima, D. P., Giacomini, H. C., Takemoto, R. M., Agostinho, A. A. & Bini, L. M. (2012). Patterns of Interactions of a Large Fish-Parasite Network in a Tropical Floodplain. *Journal of Animal Ecology*, 81, 905–913.
- Locke, S. A., Mclaughlin, J. D. & Marcogliese, D. J. (2013). Predicting the Similarity of Parasite Communities in Freshwater Fishes Using the Phylogeny, Ecology and Proximity of Hosts. *Oikos*, 122, 73–83.
- López-González, C., Presley, S. J., Lozano, A., Stevens, R. D. & Higgins, C. L. (2012). Metacommunity Analysis of Mexican Bats: Environmentally Mediated Structure in an Area of High Geographic and Environmental Complexity. *Journal of Biogeography*, 39, 177–192.
- Luis, A. D., Hayman, D. T. S., Shea, T. J. O., Cryan, P. M., Gilbert, A. T., Juliet, R. C., et al. (2013). A Comparison of Bats and Rodents as Reservoirs of Zoonotic Viruses: Are Bats Special? *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 1(280).
- Medellín, R., Arita, H. T. & Sánchez, H. O. (2008). *Identificación de Los Murciélagos de México. Clave de Campo*. México D.F.: Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellín, R., Equihua, M. & Amin, M. (2008). Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14(6), 1666–1675.
- Mihaljevic, J. R. (2012). Linking Metacommunity Theory and Symbiont Evolutionary Ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(6), 323–9.
- Morisita, M. (1971). Composition of the I-Index. *Res Popul Ecol*, 13, 1–27.
- Oksanen, J., Blanchet, G. F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., et al. (2013). *Vegan: Community Ecology Package*.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R Language. *Bioinformatics*, 20(2), 289–290.
- Peres-Neto, P. R., Legendre, P., Dray, S. & Borcard, D. (2006). Variation Partitioning of Species Data Matrices: Estimation and Comparison of Fractions. *Ecology*, 87(10), 2614–2625.

- Poulin, R. (2010). Decay of Similarity with Host Phylogenetic Distance in Parasite Faunas. *Parasitology*, 137, 733–741.
- Poulin, R., Krasnov, B. R. & Mouillot, D. (2011). Host Specificity in Phylogenetic and Geographic Space. *Trends in parasitology*, 27(8), 355–61.
- Presley, S. J. (2012). Sex-Based Population Structure of Ectoparasites from Neotropical Bats. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107, 56–66.
- Presley, S. J., Higgins, C. L., López-González, C. & Stevens, R. D. (2009). Elements of Metacommunity Structure of Paraguayan Bats: Multiple Gradients Require Analysis of Multiple Ordination Axes. *Oecologia*, 160, 781–793.
- Presley, S. J., Higgins, C. L. & Willig, M. R. (2010). A Comprehensive Framework for the Evaluation of Metacommunity Structure. *Oikos*, 119(6), 908–917.
- R Core Team. (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rico-Chávez, O., Ojeda-Flores, R., Zambrana-Torrel, C., Loza-Ruvbio, E., Aguirre, A. A. & Suzan, G. (2015). Viral Diversity of Bat Communities in Human-Dominated Landscapes in Mexico. *Veterinaria Mexico OA*, In Press.
- Rigaud, T., Perrot-Minnot, M.-J. & Brown, M. J. F. (2010). Parasite and Host Assemblages: Embracing the Reality Will Improve Our Knowledge of Parasite Transmission and Virulence. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 277(1701), 3693–702.
- Seifertová, M., Vyskocilová, M., Morand, S. & Simková, A. (2008). Metazoan Parasites of Freshwater Cyprinid Fish (*Leuciscus Cephalus*): Testing Biogeographical Hypotheses of Species Diversity. *Parasitology*, 135, 1417–1435.
- Sharp, P. M. & Simmonds, P. (2011). Evaluating the Evidence for Virus/host Co-Evolution. *Current Opinion in Virology*, 1, 436–441.
- Sigmon, K. (1993). MATLAB ® Primer. *America*, 49, 1–230.
- Smith, C. S., DeJong, C., Field, H. E. H. E. & De Jong, C. E. (2010). Sampling Small Quantities of Blood from Microbats. *Acta Chiropterologica*, 12(1), 255–258.
- Suzán, G., García-Peña, G. E., Castro-Arellano, I., Rico-Chávez, O., Rubio, A. V, Tolsá, M., et al. (2015). Metacommunity and Phylogenetic Structure Determine Wildlife and Zoonotic Infectious Disease Patterns in Time and Space. *Ecology and evolution*, In Press.
- Ulrich, D. H., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N. J. (2009). A Consumer's Guide to Nestedness Analysis. *Oikos*, 118, 3–17.

Urban, M. C. & Skelly, D. K. (2006). Evolving Metacommunities: Toward an Evolutionary Perspective on Metacommunities. *Ecology*, 87, 1616–1626.

Wilson, D. E. (1973). Bat Faunas: A Trophic Comparison. *Systematic Zoology*, 22, 14–29.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Cuadro S1. Virus detectados de cuatro familias virales por tipo de hábitat y especie hospedera.
** individuos con doble co-infección, *** individuos con triple co-infección.

Hábitat	Familia viral	Virus	ID	Hospedero	
Conservado	Adenovirus	Mex_AdV1	PMX-17	<i>Pteronotus davyi</i> ***	
	Astrovirus	Mex_AstV1	PMX-04	<i>Bauerus dubiaquercus</i>	
		Mex_AdV1	PMX-87	<i>Pteronotus davyi</i>	
	Coronavirus	Mex_AstV5	PMX-62	<i>Carollia sowelli</i> **	
		Mex_CoV5a	PMX-70	<i>Artibeus jamaicensis</i>	
	Herpesvirus	Mex_CoV2	PMX-15	<i>Carollia sowelli</i>	
			Mex_HV3	PMX-78	<i>Glossophaga soricina</i>
		Mex_HV3	PMX-12	<i>Glossophaga soricina</i>	
		Mex_HV3	PMX-81	<i>Glossophaga soricina</i>	
		Mex_HV3	PMX-16	<i>Glossophaga soricina</i>	
		Mex_HV3	PMX-86	<i>Glossophaga commissarisi</i>	
		Mex_HV6	PMX-17	<i>Pteronotus davyi</i> ***	
		Mex_HV7	PMX-17	<i>Pteronotus davyi</i> ***	
		Mex_HV8	PMX-19	<i>Glossophaga soricina</i>	
		Mex_HV8	PMX-89	<i>Glossophaga soricina</i>	
		Mex_HV3	PMX-90	<i>Glossophaga soricina</i> **	
		Mex_HV5	PMX-90	<i>Glossophaga soricina</i> **	
		Perturbado	Adenovirus	Mex_HV1	PMX-91
	Mex_HV2			PMX-91	<i>Sturnira ludovici</i> **
	Mex_HV4			PMX-62	<i>Carollia sowelli</i> **
	Mex_HV4			PMX-132	<i>Carollia sowelli</i>
	Mex_HV3			PMX-133	<i>Glossophaga soricina</i> *
	Mex_HV9			PMX-133	<i>Glossophaga soricina</i> *
Mex_HV3	PMX-134			<i>Sturnira ludovici</i> **	
Mex_HV9	PMX-134			<i>Sturnira ludovici</i> **	
Mex_HV4	PMX-135			<i>Carollia perspicillata</i>	
Adenovirus	Mex_AdV2			PMX-193	<i>Glossophaga soricina</i> **
	Mex_AdV4	PMX-193	<i>Glossophaga soricina</i> **		
	Mex_AdV1	PMX-210	<i>Eptesicus fuscus</i> **		
	Mex_AdV3	PMX-221	<i>Sturnira lilium</i>		
	Mex_AdV1	PMX-119	<i>Carollia perspicillata</i>		
	Astrovirus	Mex_AstV4	PMX-48	<i>Sturnira lilium</i>	
		Mex_AstV5	PMX-55	<i>Artibeus lituratus</i>	
		Mex_AstV2	PMX-56	<i>Artibeus lituratus</i>	
		Mex_AstV3	PMX-58	<i>Artibeus lituratus</i>	
Mex_AstV3		PMX-59	<i>Sturnira ludovici</i>		

Coronavirus	Mex_CoV6	PMX-210	<i>Eptesicus fuscus</i> **
Herpesvirus	Mex_HV3	PMX-102	<i>Glossophaga soricina</i>
	Mex_HV3	PMX-102	<i>Glossophaga soricina</i>
	Mex_HV1	PMX-107	<i>Glossophaga soricina</i> **
	Mex_HV3	PMX-107	<i>Glossophaga soricina</i> **
	Mex_HV10	PMX-113	<i>Sturnira ludovici</i> **
	Mex_HV11	PMX-113	<i>Sturnira ludovici</i> **
	Mex_HV10	PMX-115	<i>Glossophaga soricina</i> **
	Mex_HV11	PMX-115	<i>Glossophaga soricina</i> **
	Mex_HV11	PMX-117	<i>Sturnira lilium</i>
	Mex_HV9	PMX-122	<i>Sturnira lilium</i>
	Mex_HV3	PMX-127	<i>Glossophaga soricina</i>
	Mex_HV3	PMX-127	<i>Glossophaga soricina</i>

Cuadro S2. Características funcionales de los hospederos.

Especie	Masa corporal	Gremio Trofico	Tamaño de camada	Crias por año	Area de distribución	Abundancia relativa	Hábitat
<i>Antrozous dubiaquercus</i>	22.22	3	1.71	1	295020.71	8.4	1
<i>Artibeus jamaicensis</i>	43.63	1	1	2	14327574.52	15.97	3
<i>Artibeus lituratus</i>	59.3	1	1	2	14275189.62	25.21	3
<i>Carollia brevicauda</i>	14.85	1	0.98	2	11615943.22	5.04	2
<i>Carollia perspicillata</i>	19.23	1	1	2	14098730.57	3.36	3
<i>Eptesicus fuscus</i>	17.49	3	1.85	1	13321726.93	0.84	1
<i>Glossophaga commissarisi</i>	9.15	5	0.98	2	4974223.1	0.84	2
<i>Glossophaga soricina</i>	9.97	5	1	2	15465868.32	11.76	3
<i>Pteronotus davyi</i>	9.52	2	0.99	1	2748221.32	0.84	3
<i>Sturnira lilium</i>	20.19	1	0.99	2	15518876.5	9.24	3
<i>Sturnira ludovici</i>	21	1	0.99	2	2756672.83	7.56	2

Gremio trófico; 1=Frugívoro, 2=Insectívoro aéreo, 3=Insectívoro forrajero, 4=Omnívoro forrajero, 5=Nectarívoros frugívoro (Wilson, 1973)

Hábitat; 1=Dependiente, 2= Vulnerable, 3=Adaptable (Medellín, Equihua, et al., 2008; Galindo González, 2004).

Referencias del cuadro S2.

Galindo González, J. (2004). Clasificación de Los Murciélagos de La Region de Los Tuxtlas, Veracruz, Respecto a Su Respuesta a La Fragmentación Del Hábitat. *Acta Zoológica Mexicana*, 20(002), 239-243.

Jones, K. E., Bielby, J., Cardillo, M., Fritz, S. A., O'Dell, J., Orme, C. D. L., et al. (2009). PanTHERIA: A Species-Level Database of Life History, Ecology, and Geography of Extant and Recently Extinct Mammals (W. K. Michener, Ed.). *Ecology*, 90(9), 2648-2648.

Medellín, R., Equihua, M. & Amin, M. (2008). Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14(6), 1666-1675.

Wilson, D. E. (1973). Bat Faunas: A Trophic Comparison. *Systematic Zoology*, 22, 14-29.

7. BETA DIVERSIDAD Y PREVALENCIA DE RABIA EN COMUNIDADES DE MURCIÉLAGOS EN PAISAJES ALTERADOS

RESUMEN

La diversidad de especies tiene un efecto importante amortiguando enfermedades como lo describe el efecto de dilución. Sin embargo pueden existir efectos adicionales ofrecidos por la diversidad de especies a un nivel de metacomunidades en contextos ecológicos y evolutivos. En este estudio hipotetizamos que los cambios de la diversidad filogenética entre comunidades determinan el cambio en la prevalencia de rabia dentro de las comunidades de murciélagos. Para contestar esto, se analizaron 267 muestras de suero de murciélagos mediante una técnica de ELISA pertenecientes a 28 especies de 18 géneros, 4 familias y 5 gremios tróficos en un gradiente de perturbación (Conservado, fragmentado y perturbado). Los sitios pertenecen a dos regiones del sureste de México con una alta diversidad filogenética de quirópteros. Para el cálculo de la diversidad beta filogenética se construyó una filogenia en base al citocromo b y se dividió la diversidad beta filogenética en un componente de recambio de especies y en otro de anidación de especies usando la paquetería betapart implementada en R. Se encontró que el 46% de la variación en el cambio de la prevalencia de rabia se explica por la beta diversidad ($R^2 = 0.46$, $p = 0.01$), mientras que el 54% de la variación de la prevalencia es explicada por la diversidad beta filogenética ($R^2 = 0.54$ $p = 0.007$). Nuestros resultados sugieren que la diversidad beta filogenética no sólo es importante para temas de conservación de especies, sino también es un importante factor predictivo para la dinámica de enfermedades infecciosas en paisajes transformados.

INTRODUCCIÓN

La relación entre la diversidad de especies y los patrones de enfermedades en fauna silvestre ha sido un tema ampliamente abordado, especialmente en sistemas fragmentados o con una alta tasa de perturbación antropogénica, siendo el efecto de dilución la relación más estudiada. Dicho efecto consiste en una correlación negativa entre la infección con la riqueza o abundancia de especies presentes en una comunidad (Ostfeld & Keesing, 2000). Este efecto se ha reportado con diferentes parásitos que afectan tanto a fauna silvestre como a humanos: virus de Louping, enfermedad de Lyme, virus del oeste del Nilo, hantavirus, malaria y esquistosomiasis (Keesing et al., 2010; Clay et al., 2009; Suzán et al., 2009; Hall et al., 2009; Ezenwa et al., 2006; Gilbert et al., 2001; Ostfeld & Keesing, 2000). Aunque este efecto es ampliamente reconocido, también ha sido ampliamente criticado. Las principales críticas son recaen en el sistema parasito-hospedero estudiado, la escala del estudio y que los índices de diversidad usados para relacionar el riesgo de infección no toman en cuenta la diversidad funcional o la historia evolutiva de las especies que conforman la comunidad (Lafferty & Wood, 2013; Randolph & Dobson, 2012) . Otro efecto poco explorado es el efecto de amplificación es decir una correlación positiva entre la diversidad de especies y el riesgo de infección (Keesing et al., 2010). Todas estas aproximaciones sólo se han hecho desde la perspectiva de la diversidad alfa, midiendo la diversidad presente en una comunidad y relacionándola con la prevalencia de una infección. A la fecha no se ha encontrado literatura estudios experimentales que relacionen la diversidad beta con patrones de infecciones entre comunidades. Es importante señalar que las comunidades animales no funcionan como unidades aisladas, generalmente forman parte de ensamblajes dinámicos más grandes conocidos como metacomunidades (Holyoak et al., 2005). La diversidad beta además de ser un componente importante para la cuantificación de la diversidad de especies, es un tema clave para entender procesos de distribución de especies y el funcionamiento de los ecosistemas (Legendre et al., 2005). La beta diversidad ha mostrado ser una buena medida para conocer el cambio en la composición de especies dentro de paisajes fragmentados, donde normalmente se presentan patrones de anidación de especies

debido a que la fragmentación provoca parches que difieren en tamaño y grado de aislamiento (Ulrich et al., 2009; Martínez-Meyer et al., 2007; Moreno & Halffter, 2001). Actualmente el componente filogenético se ha agregado en las medidas de diversidad tanto alfa como beta, cobrando gran relevancia en estudios ecológicos y evolutivos (Cadotte et al., 2010; Graham & Fine, 2008). La diversidad beta filogenética mide cómo varían las relaciones filogenéticas en el espacio o en el tiempo, de forma análoga a la manera en que la diversidad beta mide el cambio en la composición de especies (Graham & Fine, 2008; Whittaker, 1972). Existe evidencia que las especies pueden ser más o menos competentes para asociarse a un mismo parásito debido a si comparten o no historias evolutivas, interacciones y rasgos ecológicos (Srivastava et al., 2012; Longdon et al., 2011; Streicker et al., 2010; Davies & Pedersen, 2008). Estas dinámicas pueden verse afectadas por la transformación de los ecosistemas debido a actividades antropógenas que alteran los ensamblajes de las comunidades, favoreciendo generalmente a especies generalistas de hábitat. En los últimos años se ha reportado un aumento desproporcional en la pérdida de hábitat y fragmentación en regiones tropicales que coinciden con un incremento en el reporte de enfermedades emergentes y re emergentes originada en fauna silvestre (Murray & Daszak, 2013; Jones et al., 2008). Uno de los grupos taxonómicos de mayor importancia para el estudio de la ecología de enfermedades son los murciélagos (O'Shea et al., 2014; Turmelle & Olival, 2009; Calisher et al., 2006), además es un grupo que se ha usado como bioindicador del estado de conservación del hábitat, debido a que reflejan los cambios en el hábitat cambios en la estructura de sus comunidades (Medellín, Equihua, et al., 2008; Bernard & Fenton, 2007; Medina et al., 2007; Moreno & Halffter, 2001). En el presente trabajo se propone que el efecto de la diversidad beta y la diversidad beta filogenética sobre la dinámica de una enfermedad dentro de una comunidad dependerá de la identidad y propiedades de las especies involucradas, por lo que el recambio o pérdida de especies podrá reflejar cambios en los valores de prevalencia entre comunidades. La mayoría de los estudios que exploran el efecto de la diversidad de especies en las enfermedades se han hecho con sistemas parásito-hospedero especialistas, asociados a reservorios competentes o con parásitos transmitidos por vectores, sin embargo el efecto de la diversidad en las dinámicas de

sistemas multi-hospederos con parásitos generalistas han sido poco estudiados o sólo se tienen aproximaciones teóricas (Roche et al., 2012). Para probar el efecto de la diversidad beta y diversidad beta filogenética en un sistema multi-hospedero se seleccionó el virus de rabia, esperando encontrar una correlación débil que sirva como indicador de una asociación más fuerte entre la diversidad beta y el cambio en la prevalencia en otros tipos de sistemas. El objetivo del presente estudio es conocer el efecto de la diversidad beta y la diversidad beta filogenética en la prevalencia de rabia en comunidades de murciélagos en paisajes fragmentados. Para poder explorar empíricamente nuestra hipótesis es importante cumplir los siguientes supuestos a) Cuantificar correctamente la diversidad de especies en cada tipo de hábitat , b) Cuantificar de manera adecuada la prevalencia de rabia en cada tipo de hábitat y c) Cuantificar la diferencia entre las diversidades (diversidad beta) y entre las prevalencias por tipo de hábitat

MATERIAL Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó en dos regiones del sureste de México caracterizadas por ser áreas con alta diversidad de quirópteros y enfrentar altas tasas de cambio en el uso de suelo. Se seleccionó la región de la Lacandona en el borde sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules en el estado de Chiapas y la Reserva de la Biosfera Calakmul del estado de Campeche. Dichas regiones presentan diferentes tipos de vegetación dominante: selva alta perennifolia y selva baja subperennifolia respectivamente. Para efectos de muestreo cada región se dividió en un gradiente de perturbación categorizado en: conservado, fragmentado y perturbado. Cada categoría de hábitat se midió con un índice de intensidad de desarrollo de paisaje (LDI) propuesto por Brown y Vivas (2005) para medir la perturbación antropogénica (Brown & Vivas, 2005). Para el cálculo del LDI se seleccionaron 2 sitios de muestreo por categoría usando buffers de diferente tamaño creados a partir de las coordenadas de los sitios seleccionados (figura 1). Los valores de LDI van de 0, cuando se tiene un área urbana a 1 cuando el área seleccionada tiene el 100% de vegetación original. Para el cálculo del LDI se usó como base una imagen compuesta satelital de cobertura de suelo MODIS ([http:// modis-](http://modis-)

land.gsfc.nasa.gov). Esta imagen tiene una resolución de 500 metros y describe las propiedades de cobertura de suelo. Se seleccionaron 5 escalas espaciales: 1, 4, 100, 400 y 1600 kilómetros cuadrados, que corresponden a buffers de 500 metros, 1, 5, 10 y 20 kilómetros respectivamente. La imagen MODIS fue re proyectada a un área equivalente (Mollweide). Todos los cálculos fueron hechos con el programa libre R (R Core Team, 2013). Cada sitio se visitó durante 3 noches. Los murciélagos se capturaron usando 5 redes de niebla de 6 metros de largo por 3 de alto. Las redes eran abiertas al atardecer y se cerraban 5 horas después. La identificación taxonómica de los individuos capturados se realizó con la guía de campo de Medellín (Medellín, Arita, et al., 2008). Se registraron los siguientes datos de cada murciélago: especie, sexo, edad, estado reproductivo, peso, y largo de antebrazo.

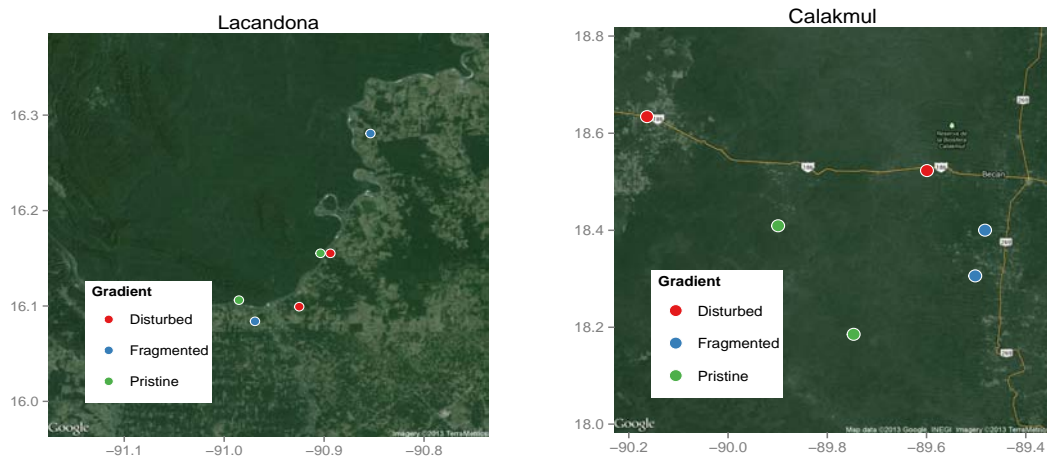


Figura 1. Localización geográfica de los sitios de muestreo identificados por el tipo de hábitat al que corresponden

Construcción de Árbol Filogenético.

Para poder calcular la diversidad filogenética y la diversidad beta filogenética fue necesario contar con árbol filogenético de las especies capturadas. Se construyó un árbol filogenético en base al Citocromo b, utilizado recientemente para determinar relaciones filogenéticas en base a la variabilidad de las secuencias de las especies (Tobe et al., 2010). Todas las secuencias de las especies se obtuvieron de GenBank (cuadro

suplementario 2) y se alinearon usando CLUSTAL X. La construcción de la filogenia se realizó en CIPRES (Miller et al., 2010) con un método de máxima verosimilitud (RaxML) con un bootstrap = 1000, usando el súper árbol de mamíferos de Bininda-Emonds (2007) como árbol guía para la topología y tomando a *Pteropus giganteus* como especie outgrup (figura 2). La construcción de la filogenia con información del citocromo b permitió resolver varias politomías presentes en el súper árbol de Bininda-Emonds (2007). Para poder realizar los análisis filogenéticos fue necesario datar el árbol usando el programa Phylocom (Webb et al., 2008) en base a los datos del súper árbol mamíferos (Bininda-Emonds et al., 2007).

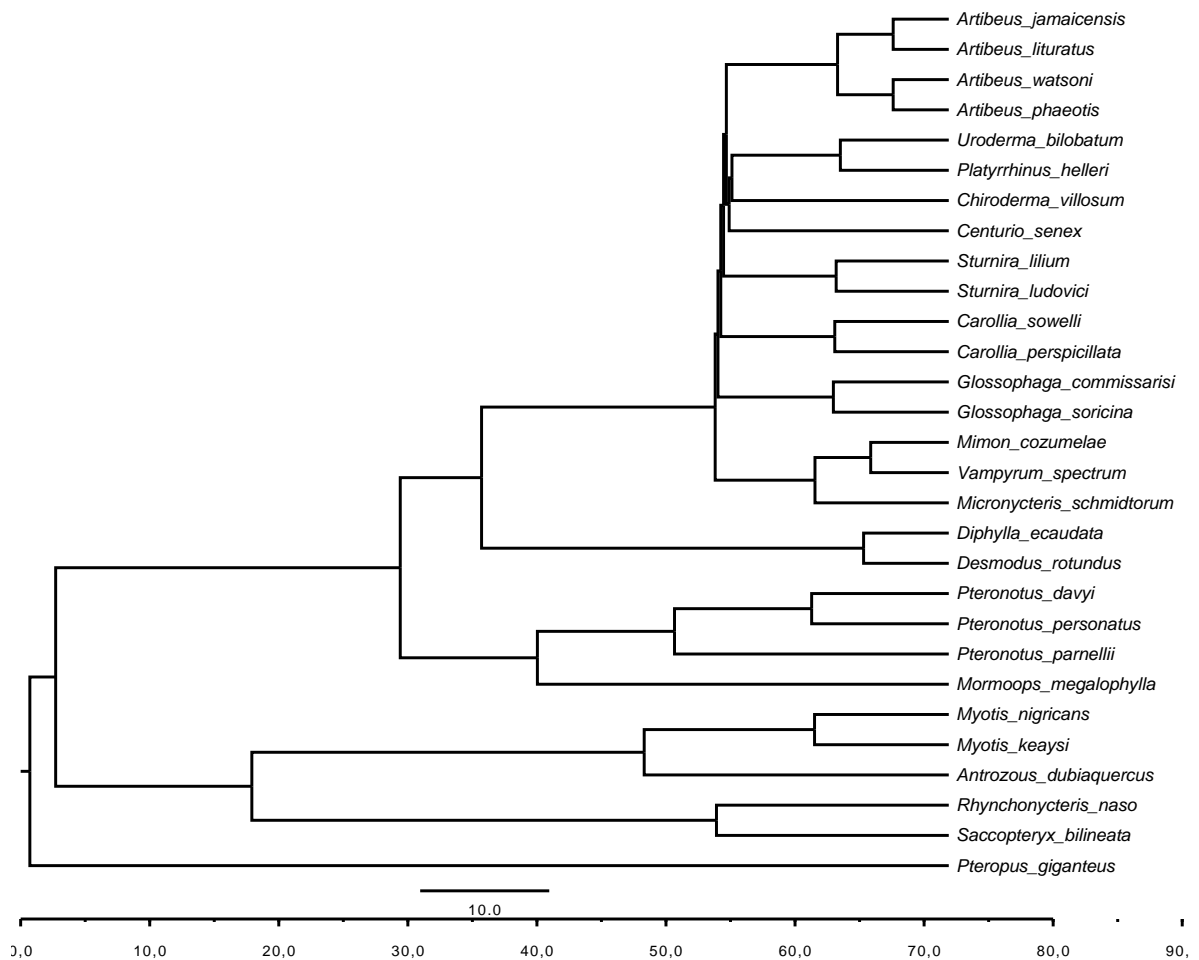


Figura 2. Árbol filogenético generado con el citocromo B de las 28 especies registradas en el estudio.

Toma de Muestras y Análisis de Laboratorio.

Se colectó una muestra de sangre de todos los individuos capturados teniendo cuidado de no exceder una relación de 10 µl de sangre por cada gramo de peso. Debido al tamaño de las especies, la sangre se colectó puncionando la vena cefálica y aspirando con una pipeta (Smith et al., 2010). La sangre colectada se almacenó en criotubos con capacidad de 1ml. La obtención del suero se realizó por centrifugación a 3500 rpm y se almacenó en nitrógeno líquido. El análisis de laboratorio se realizó en el Centro Nacional de Microbiología Veterinaria del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), en la Ciudad de México, mediante una prueba Eli-Rab® capaz de detectar la presencia en suero de anticuerpos contra el virus de rabia.

Prevalencia de Rabia.

Debido a que se obtuvieron distintos tamaños de muestra por especie en los diferentes sitios se decidió realizar una ponderación de la prevalencia en base al tamaño de muestra real de la siguiente forma;

$$Wp = P * pos / Nt$$

donde Wp es la prevalencia ponderada, P = prevalencia, pos = Número de muestras positivas y Nt = tamaño de muestra real. Para este cálculo sólo se tomaron en cuenta las especies que contaban con una muestra igual o mayor a ocho. Este cálculo se realizó para cada sitio de cada región. Para poder comparar los valores pareados de la diversidad beta y de la diversidad beta filogenética se calculó el cambio en la prevalencia entre cada sitio de cada región usando la siguiente formula:

$$\Delta p = \frac{dist(Wp)}{(Wp_1 + Wp_2)}$$

donde Δp es el cambio en el valor de la prevalencia, $dist(Wp)$ es la diferencia absoluta entre los valores de prevalencias ponderadas de dos sitios (Wp_1 y Wp_2). El valor obtenido permite medir la intensidad del cambio en la prevalencia, con un rango que va de 0, donde no hay cambio, hasta un valor máximo de 1, donde uno de los sitios tiene una prevalencia de cero.

Diversidad alfa y beta.

Se calculó la diversidad taxonómica con el índice de Shannon-Wiener y la diversidad filogenética con el índice de Faith de las comunidades por tipo de hábitat. El índice de diversidad filogenética de Faith calcula la suma del largo de las ramas del árbol filogenético de todas las especies dentro de una comunidad (Faith, 1992).

La diversidad beta (DB) se calculó realizando comparaciones pareadas entre los tipos de hábitat por cada región usando el inverso de Sorensen y calculando el recambio espacial de las especies y el anidamiento de las mismas según lo propuesto por Baselga (Baselga, 2010). La diversidad beta filogenética (DBF) entre sitios se obtuvo calculando el inverso del índice PhyloSor (Bryant et al., 2008), este índice es análogo al índice de Sorensen y representa la porción de ramas compartidas entre comunidades de dos sitios. Este índice puede tomar valores de 0, cuando no se comparte ninguna especie y 1 cuando la composición de especies es la misma. También se usó una metodología de partición de la diversidad beta filogenética, donde se descompone el índice de Phylosor en un componente que mide el recambio filogenético (PBturn) y un componente que mide la disimilitud filogenética (PBsne), resultado del anidamiento de las especies (Leprieur et al., 2012). Estos índices fueron calculados con ayuda de la librería betapart (Baselga & Orme, 2013) implementada en el software libre R (R Core Team, 2013). También se calculó el índice de disimilitud filogenética de la comunidad (PCD), que mide las diferencias entre comunidades preguntando cuánto de la variación entre especies en un modelo nulo puede ser predicho por los valores conocidos de las especies de otra comunidad. El índice de PCD se puede dividir en un componente no filogenético (PCDc) que refleja las especies compartidas entre comunidades y un componente filogenético (PCDp) que refleja las relaciones evolutivas entre las especies no compartidas (Ives &

Helmus, 2010). Para poder comparar comunidades que varían en riqueza de especies, la medida se estandariza bajo el supuesto de que las especies en las comunidades son seleccionadas al azar de un conjunto de especies. Los componentes de la disimilitud filogenética fueron calculados con la librería PICANTE (Kembel et al., 2010) implementada en R (R Core Team, 2013).

Correlación de diversidad de murciélagos con la prevalencia.

Se exploró el efecto de la diversidad alfa a nivel taxonómica (H) y filogenética (PD) sobre la prevalencia ponderada de rabia usando una regresión lineal simple. De igual forma para probar el efecto del cambio en las comunidades de murciélagos entre tipo de hábitat medido con la diversidad beta y diversidad beta filogenética se realizó un análisis de correspondencias con el cambio en el valor de la prevalencia de rabia de 15 puntos pareados mediante una regresión lineal simple, tomando en cuenta la región en donde se hizo la comparación.

RESULTADOS

Se detectó una diferencia en el promedio de LDI a partir de un buffer de 5 km, aunque en la región A (Lacandona) se observa una convergencia del promedio de LDI a partir del buffer de 20 km (figura 3). En la región A (Lacandona) no fue posible detectar una diferencia significativa entre los tres tipos de hábitat con los valores resultantes del LDI, esto puede ser atribuido a la distancia geográfica existente entre cada sitio de muestreo, mientras que en la región B, donde la distancia mínima entre sitios de muestreo fue de 10 km se pudo observar una ligera diferencia entre los valores de LDI, especialmente entre los sitios perturbados con los fragmentados y conservados.

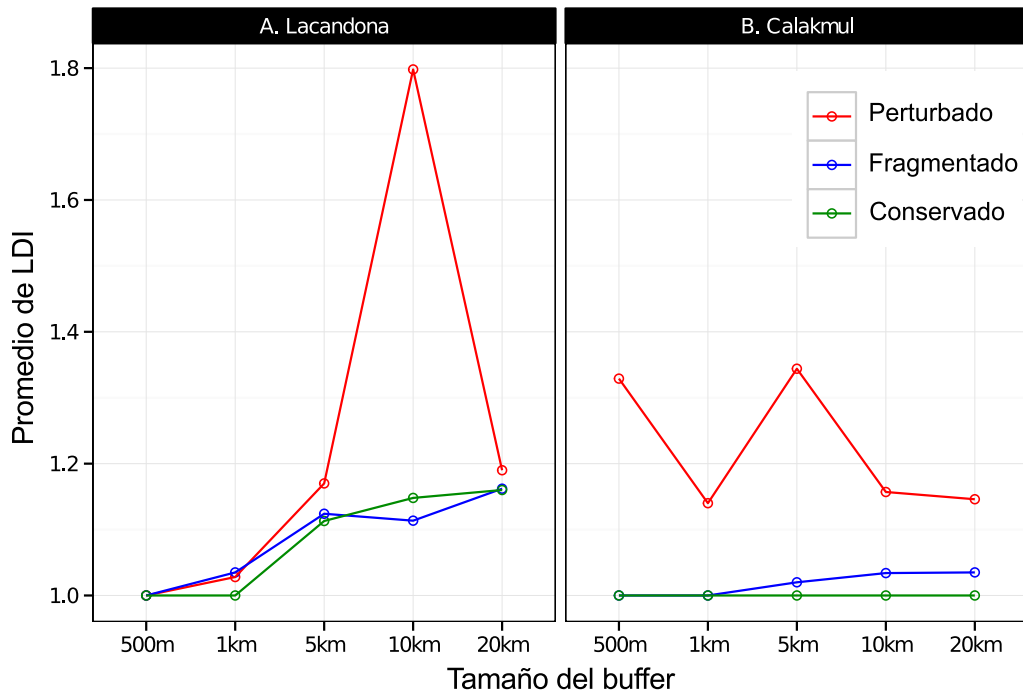


Figura 3. Promedio del índice de desarrollo de paisaje (LDI) de cada uno de los tres tipos de hábitat en las dos regiones de estudio en función de la escala espacial.

Riqueza, abundancia y diversidad alfa.

Se capturaron un total de 28 especies de murciélagos en las dos regiones; pertenecientes a 4 familias y 5 subfamilias de filostómidos (cuadro suplementario 1). En la región Lacandona (Región A) se registraron 22 especies, mientras que en Calakmul (Región B) se registraron 21 especies (cuadro suplementario 1). Dentro de la región A, el sitio con mayor riqueza fue el conservado (AP) con 15 especies, seguido del perturbado (AD) con 14 y fragmentado (AF) con 13 especies. En la región B, se observó una riqueza de 18 especies en el sitio conservado (BP), seguido del perturbado (BD) con 13 y fragmentado (BF) con 10 especies. En el sitio AD se observaron 3 especies dominantes (*Artibeus lituratus*, *Glossophaga soricina* y *Sturnira lilium*) representando el 60% de la abundancia relativa del sitio mientras que en AF *Carollia sowelli* tiene una súper dominancia dentro de la comunidad con cerca del 45%, mientras que en el sitio conservado (AP) se observa una comunidad mas equitativa aunque *A. lituratus* domina la

comunidad con casi el 40% de la abundancia relativa (figura 4). En la región B se puede observar ligeramente un patrón esperado de abundancia relativa en base al gradiente de tipo de hábitat. Se observa una dominancia de 5 especies dentro de la comunidad del hábitat perturbado (BD), mientras que en el hábitat fragmentado dominan *Artibeus jamaicensis* y *A. lituratus*. Este último también se observa con una dominancia del casi el 30% en el tipo de hábitat conservado (figura 5). Dentro de la región B el tipo de hábitat perturbado fue el que presentó mayor diversidad taxonómica mientras que en la región A el hábitat conservado fue el más diverso, este patrón no se observó con la diversidad filogenética (PD) siendo los hábitats conservados los más diversos (cuadro 1).

Cuadro 1. Diversidad de especies (H), diversidad filognética (PD) y riqueza de especies (S) por tipo de hábitat en las dos regiones de estudio.

Habitat	H	PD	S
AD	1.914	267.81	13
AF	1.871	217.26	10
AP	2.252	421.20	18
BD	2.225	344.42	14
BF	2.002	337.20	13
BP	2.153	380.80	15

Prevalencia de Rabia

Para el análisis de la prevalencia se tomó la información de un total de 267 sueros provenientes de 24 de las 28 especies registradas en el estudio. La prevalencia general fue del 23% (61/267). En la región A se analizaron 125 sueros de 17 especies de las 22 registradas de las cuales 31 muestras fueron positivas (25%), mientras que en la región B se analizaron 142 muestras de 17 especies de 21 registradas, encontrándose 30 sueros positivos (21%) (Cuadro 2)

Cuadro 2. Se muestran los datos de la prevalencia ponderada por tipo de hábitat, seleccionando las especies que tuvieron una muestra igual o mayor ocho. Acronimos de las especies; AJAM = *Artibeus jamaicensis*, ALIT = *A. lituratus*, APHA = *A. phaeotis*, CSOW = *Carollia sowelli*, GSOR = *Glossophaga soricina* y SLIL = *Sturnira lilium*. Prev = Prevalencia, N. Total = Número de individuos capturados, WP = Prevalencia ponderada.

Habitat	Species	N Lab	Pos	Prev	N total	WP
AD	ALIT, SLIL	20	8	40.00	28	11.43
AF	CSOW	21	4	19.05	21	19.05
AP	ALIT, AJAM, ALIT	12	0	0.00	18	0.00
BD	GSOR, SLIL	40	9	22.50	96	2.11
BF	ALIT	11	1	9.09	20	0.45
BP	AJAM, APHA	16	4	25.00	68	1.47

Diversidad Beta y Diversidad Beta Filogenética.

Se encontró que el 52% de la variación del recambio filogenético (PBturn) se explica por el recambio de especies entre los tipos de hábitat de ambas regiones ($R^2 = 0.52$, $p < 0.05$). Se observa un patrón similar en el caso de la variación del anidamiento de especies (PBsne ($R^2 = 0.66$, $p < 0.05$)). En general se observan valores de diversidad beta filogenética más bajos que los valores de diversidad beta (Cuadro suplementario 3). En la región B se observó un mayor recambio de especies (Bturn y PBturn) que en la Región A, tanto a nivel taxonómico como filogenético. En el caso del anidamiento (Bsne y PBsne) de especies, este componente presenta valores más altos en la región A. El valor más alto de beta diversidad (Bsor y PBsor) se observó la comparación entre el hábitat conservado de la región A contra el hábitat perturbado de la región B. Las comparaciones inter regiones arrojaron los valores más altos de Bsor y PBsor.

Relación entre el cambio en la prevalencia, diversidad alfa y diversidad beta.

Se observó una correlación negativa significativa entre la diversidad taxonómica (H) y la prevalencia ponderada de rabia ($R^2 = 0.57$, $p = 0.04$) pero fue menor que la correlación entre la diversidad filogenética (PD) y la prevalencia ponderada ($R^2 = 0.82$, $p = 0.007$). Este resultado denota la importancia de tomar en cuenta la historia evolutiva de las especies que conforman las comunidades en diferentes tipos de hábitat. Respecto a la diversidad beta, mediante una correlación de Pearson se encontró una asociación entre el

cambio en la prevalencia de rabia, la diversidad beta (B_{sor}), la diversidad beta filogenética (PB_{sor}), la disimilitud filogenética entre comunidades (PCD_p) y la disimilitud de especies entre comunidades (PCD_c) (Cuadro 3). No se encontró una asociación entre los componentes de recambio y anidación con el cambio en la prevalencia de rabia. Se encontró que el 46% de la variación del cambio en la prevalencia de rabia se explica por la diversidad beta (B_{sor}) y ($R^2 = 0.46$, $p = 0.01$), mientras que la diversidad beta filogenética (PB_{sor}) explica el 50% de la variación del cambio en la prevalencia ($R^2 = 0.50$, $p = 0.01$). De igual forma se encontró que el 46% y 48% de la variación del cambio en la prevalencia se explica por la disimilitud filogenética entre comunidades y la disimilitud de especies respectivamente.

Cuadro 3. Correlaciones entre los componentes de beta diversidad y filobeta diversidad con la variación en la prevalencia de rabia. Se señalan en negritas las relaciones significativas ($p < 0.05$)

Componente beta	R^2	p
<i>B_{sor}</i>	0.46	0.01
<i>B_{sne}</i>	0.36	0.04
<i>B_{turn}</i>	0.26	0.09
<i>PB_{sor}</i>	0.50	0.01
<i>PB_{sne}</i>	0.30	0.09
<i>PB_{turn}</i>	0.31	0.07
<i>PCD_c</i>	0.48	0.01
<i>PCD_p</i>	-0.213	0.446

DISCUSIÓN

Nuestro estudio representa una aproximación a nivel de metacomunidades en dos regiones en el sureste de México, lo que podría permitir entender los patrones y mecanismos que contribuyen a la diversidad de murciélagos a través de un gradiente de tipo de hábitat. La teoría de metecomunidades explora cómo la dispersión de las especies entre comunidades influye en su estructura a nivel local y regional (Mihaljevic, 2012; Holyoak et al., 2005). Recientemente se ha propuesto metodologías para estudiar a las

metacomunidades tomando en cuenta los procesos evolutivos, ya que es complicado integrar procesos biogeográficos, evolutivos y ecológicos en los patrones de las metacomunidades (Leibold et al., 2010; Pillar & Duarte, 2010). La integración de la diversidad beta con información evolutiva podría ayudar a entender mejor estos componentes.

Cuantificación de la diversidad de especies. La composición de comunidades de murciélagos encontrada en ambas regiones coincide con estudios anteriores realizados en el neotrópico mexicano, donde es común la dominancia de la familia *Phyllostomidae* (García-Morales et al., 2013; Medellín, Equihua, et al., 2008; Bernard & Fenton, 2007; Montiel et al., 2006; Moreno & Halffter, 2001). La estructura de las comunidades encontradas en el gradiente de muestreo llega a reflejar el cambio en el hábitat. Se ha propuesto que una abundancia relativa mayor al 30% de la subfamilia Stenodermatinae es un indicador de ambientes perturbados (Medellín, Equihua, et al., 2008), patrón que se observó en los ambientes perturbados y fragmentados de ambas regiones. Se observó que el esfuerzo de captura en el presente estudio no fue el adecuado para obtener una diversidad adecuada en el sitio conservado (AP) de la región A y del sitio perturbado de la región B (anexo 2), pero al menos fue lo suficiente para capturar una mayor diversidad filogenética en los tipos de hábitat conservado que en los sitios fragmentados y perturbados (cuadro 2).

Cuantificación de la prevalencia. En un sistema multi-hospedero como la rabia, es un tanto difícil identificar a las especies que actúan como reservorios competentes (Woolhouse, 2001), definiéndolos como aquellas especies capaces de mantener y transmitir la infección (Dorlan 1994). En nuestro estudio la prueba de diagnóstico sólo nos da información sobre la respuesta inmune a la infección por virus de rabia, no sabemos si los individuos seropositivos efectivamente están pasando por un proceso clínico o subclínico de infección. Existen pocos estudios que hacen énfasis en el papel de los reservorios en sistemas multi-hospederos como la rabia, aunque se propone que un reservorio competente debe de tener una densidad mínima para poder mantener la infección y/o servir de fuente de transmisión, por lo que el principal criterio para seleccionar las especies de murciélagos por cada tipo de hábitat fue el tamaño de

muestra (Nishiura et al., 2009; Lembo et al., 2008). Con este criterio se pudo observar una clara diferencia en la prevalencia ponderada de rabia en la región A, mientras que no fue tan evidente en la región B donde se presentó una mayor prevalencia ponderada en el sitio conservado (cuadro 3). Se asumen que la dominancia y composición de las especies en los diferentes tipos de hábitat es resultado de la calidad del hábitat, la disponibilidad de recursos, la distancia a los sitios mejor conservados y la plasticidad de las especies para adaptarse a ambientes transformados (García-Morales et al., 2013).

La metodología usada en este estudio permite entender a la como el resultado de dos fenómenos: la diferenciación en la composición de especies (recambio) y el anidamiento entre comunidades con diferente número de especies (Baselga, 2010). Teniendo la ventaja de lograr dividir la diversidad beta total en dos componentes independientes: 1) la diferenciación en la composición de especies, medida con el índice de Simpson (B_{sim}), el cual describe la variación sin la influencia de gradientes de riqueza y 2) el anidamiento (B_{sne}) con el siguiente razonamiento: cuando dos comunidades presentan la misma riqueza de especies, no existe anidamiento entre ellas, por lo que la diversidad beta deberá ser originada por diferencias en la composición de especies. En estas circunstancias, el resultado de B_{sor} y B_{sim} es el mismo. Sin embargo, cuando las comunidades presentan un número diferente de especies, el resultado de ambos índices ya no es el mismo, es decir, no toda la diversidad beta será originada por diferencias en composición de especies y esto significa que el factor de anidamiento se encuentra presente. Contrario a lo esperado, se obtuvieron valores bajos de anidamiento entre las comparaciones pareadas, sólo los resultados obtenidos de las comparaciones dentro de la región A tienden a ser un poco más elevados que en dentro de la región B o entre regiones (cuadro 4), en cambio el componente de recambio a nivel taxonómico y filogenético tuvo un mayor peso dentro de la región B, lo que indica que la distribución de las especies de murciélagos en la región A se podría explicar por la pérdida y transformación del ecosistema, mientras que en la región B las diferencias en la composición podrían estar explicándose por la configuración del paisaje y/o restricciones espaciales (Leprieur et al., 2012; Baselga, 2010). La utilidad de la diversidad beta filogenética recae en la cuantificación de las relaciones filogenéticas entre comunidades

(Graham & Fine, 2008). Nuestros cálculos permiten reconocer si la disimilitud filogenética entre comunidades puede estar dada por el reemplazamiento de linajes entre sitios (recambio) como lo encontrado en la región B o por el incremento en la diferencia de la diversidad filogenética entre dos regiones anidadas como se observa en la región A (Leprieur et al., 2012).

CONCLUSIÓN

Nuestra propuesta de trabajo fue capaz de encontrar una relación entre el cambio de la prevalencia ponderada de rabia con la diversidad beta ($R^2 = 0.46$, $p = 0.01$) y con la diversidad beta filogenética ($R^2 = 0.54$, $p = 0.007$), lo que confirma la importancia de dos elementos fundamentales en la dinámica de sistemas multi-hospederos; el primero es la composición y estructura de las comunidades, que a su vez se puede ver afectada por distintos factores como la fragmentación y pérdida de hábitat y segundo, la abundancia de los reservorios competentes que está determinada por el ensamblaje de las especies. Evidentemente es necesario probar esta metodología con diferentes tipos de sistema parásito-hospedero, pero también puede servir como complemento a otras metodologías que buscan determinar el papel de la diversidad en las infecciones y el peso de los ciertos hospederos dentro de las dinámicas de enfermedades (Svensson-Coelho & Ricklefs, 2011; Krasnov et al., 2011; Ødegaard, 2006). Nuestros resultados sugieren que la diversidad beta filogenética no sólo es importante para temas de conservación de especies, sino también es un importante factor predictivo para la dinámica de enfermedades infecciosas en paisajes transformados.

REFERENCIAS

- Baselga, A. (2010). Partitioning the Turnover and Nestedness Components of Beta Diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134–143.
- Baselga, A. & Orme, C. (2013). Betapart: An R Package for the Study of Beta Diversity. *Methods Ecol.Evol.*, 3, 808–812.
- Bernard, E. & Fenton, M. (2007). Bats in a Fragmented Landscape: Species Composition, Diversity and Habitat Interactions in Savannas of Santarém, Central Amazonia, Brazil. *Biological Conservation*, 134(3), 332–343.
- Bininda-Emonds, O. R. P., Cardillo, M., Jones, K. E., MacPhee, R. D. E., Beck, R. M. D., Grenyer, R., et al. (2007). The Delayed Rise of Present-Day Mammals. *Nature*, 446(7135), 507–12.
- Brown, M. T. & Vivas, M. B. (2005). Landscape Development Intensity Index. *Environmental monitoring and assessment*, 101(1-3), 289–309.
- Bryant, J. A., Lamanna, C., Morlon, H., Kerkhoff, A. J., Enquist, B. J. & Green, J. L. (2008). Microbes on Mountainsides: Contrasting Elevational Patterns of Bacterial and Plant Diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 11505–11511.
- Cadotte, M. W., Jonathan Davies, T., Regetz, J., Kembel, S. W., Cleland, E. & Oakley, T. H. (2010). Phylogenetic Diversity Metrics for Ecological Communities: Integrating Species Richness, Abundance and Evolutionary History. *Ecology letters*, 13(1), 96–105.
- Calisher, C. H., Childs, J. E., Field, H. E., Holmes, K. V & Schountz, T. (2006). Bats: Important Reservoir Hosts of Emerging Viruses. *Clinical microbiology reviews*, 19(3), 531–45.
- Clay, C. a, Lehmer, E. M., St Jeor, S. & Dearing, M. D. (2009). Testing Mechanisms of the Dilution Effect: Deer Mice Encounter Rates, Sin Nombre Virus Prevalence and Species Diversity. *EcoHealth*, 6(2), 250–9.
- Davies, T. J. & Pedersen, A. B. (2008). Phylogeny and Geography Predict Pathogen Community Similarity in Wild Primates and Humans. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 275(1643), 1695–701.
- Ezenwa, V. O., Godsey, M. S., King, R. J. & S.C., G. (2006). Avian Diversity and West Nile Virus: Testing Associations between Biodiversity and Infectious Disease Risk. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 273, 109–117.

- Faith, D. P. (1992). Conservation Evaluation and Phylogenetic Diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10.
- García-Morales, R., Badano, E. I. & Moreno, C. E. (2013). Response of Neotropical Bat Assemblages to Human Land Use. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, 27(5), 1096–106.
- Gilbert, L., Norman, R., Laurenson, K. M., Reid, H. W. & Hudson, P. J. (2001). Disease Persistence and Apparent Competition in a Three-Host Community: An Empirical and Analytical Study of Large-Scale, Wild Populations. *Journal of Animal Ecology*, 70(6), 1053–1061.
- Graham, C. H. & Fine, P. V. a. (2008). Phylogenetic Beta Diversity: Linking Ecological and Evolutionary Processes across Space in Time. *Ecology letters*, 11(12), 1265–77.
- Hall, S. R., Becker, C. R., Simonis, J. L., Duffy, M. A. & Tessier, A. J. (2009). Friendly Competition: Evidence for a Dilution Effect among Competitors in a Planktonic Host-Parasite System. *Ecology*, 90, 791–801.
- Holyoak, M., Leibold, M. A. & Holt, R. D. (2005). *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities* (M. Holyoak, M. A. Leibold, and R. D. Holt, Eds.). University of Chicago Press.
- Ives, A. R. & Helmus, M. R. (2010). Phylogenetic Metrics of Community Similarity. *The American Naturalist*, 176, E128–E142.
- Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L., et al. (2008). Global Trends in Emerging Infectious Diseases. *Nature*, 451(7181), 990–3.
- Keesing, F., Belden, L. K., Daszak, P., Dobson, A., Harvell, C. D., Holt, R. D., et al. (2010). Impacts of Biodiversity on the Emergence and Transmission of Infectious Diseases. *Nature*, 468(7324), 647–52.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., et al. (2010). Picante: R Tools for Integrating Phylogenies and Ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Krasnov, B. R., Mouillot, D., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S. & Poulin, R. (2011). Beta-Specificity: The Turnover of Host Species in Space and Another Way to Measure Host Specificity. *International journal for parasitology*, 41(1), 33–41.
- Lafferty, K. D. & Wood, C. L. (2013). It's a Myth That Protection against Disease Is a Strong and General Service of Biodiversity Conservation: Response to Ostfeld and Keesing. *Trends in ecology & evolution*, 28(9), 503–4.

- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P. (2005). Analyzing Beta Diversity: Partitioning the Spatial Variation of Community Composition Data. *Ecological Monographs*, 75, 435–450.
- Leibold, M. a, Economo, E. P. & Peres-Neto, P. (2010). Metacommunity Phylogenetics: Separating the Roles of Environmental Filters and Historical Biogeography. *Ecology letters*, 13(10), 1290–9.
- Lembo, T., Hampson, K., Haydon, D. T., Craft, M., Dobson, A., Dushoff, J., et al. (2008). Exploring Reservoir Dynamics: A Case Study of Rabies in the Serengeti Ecosystem. *The Journal of applied ecology*, 45(4), 1246–1257.
- Leprieur, F., Albouy, C., De Bortoli, J., Cowman, P. F., Bellwood, D. R. & Mouillot, D. (2012). Quantifying Phylogenetic Beta Diversity: Distinguishing between “True” Turnover of Lineages and Phylogenetic Diversity Gradients. *PloS one*, 7(8), e42760.
- Longdon, B., Hadfield, J. D., Webster, C. L., Obbard, D. J. & Jiggins, F. M. (2011). Host Phylogeny Determines Viral Persistence and Replication in Novel Hosts. *Plos Pathogens*, 7(9).
- Martínez-Meyer, E., Peterson, a. T., Servín, J. I. & Kiff, L. F. (2007). Ecological Niche Modelling and Prioritizing Areas for Species Reintroductions. *Oryx*, 40(04), 411.
- Medellín, R., Arita, H. T. & Sánchez, H. O. (2008). *Identificación de Los Murciélagos de México. Clave de Campo*. México D.F.: Instituto de Ecología, UNAM.
- Medellín, R., Equihua, M. & Amin, M. (2008). Bat Diversity and Abundance as Indicators of Disturbance in Neotropical Rainforests. *Conservation Biology*, 14(6), 1666–1675.
- Medina, A., Harvey, C. A., Dalia, S., Sergio, V. & Rica, T. C. (2007). Nicaragua Bat Diversity and Movement in an Agricultural Landscape in Matiguas, 39(1), 120–128.
- Mihaljevic, J. R. (2012). Linking Metacommunity Theory and Symbiont Evolutionary Ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(6), 323–9.
- Miller, M. A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for Inference of Large Phylogenetic Trees, in: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, (pp. 1–8). New Orleans, LA.
- Montiel, S., Estrada, A. & León, P. (2006). Bat Assemblages in a Naturally Fragmented Ecosystem in the Yucatan Peninsula, Mexico: Species Richness, Diversity and Spatio-Temporal Dynamics. *Journal of Tropical Ecology*, 22(03), 267.
- Moreno, C. E. & Halffter, G. (2001). Spatial and Temporal Analysis of α , β and Γ Diversities of Bats in a Fragmented Landscape, (Halffter 1998), 367–382.

- Murray, K. a & Daszak, P. (2013). Human Ecology in Pathogenic Landscapes: Two Hypotheses on How Land Use Change Drives Viral Emergence. *Current opinion in virology*, 3(1), 79–83.
- Nishiura, H., Hoge, B., Klaassen, M., Bauer, S. & Heesterbeek, H. (2009). How to Find Natural Reservoir Hosts from Endemic Prevalence in a Multi-Host Population: A Case Study of Influenza in Waterfowl. *Epidemics*, 1(2), 118–28.
- O’Shea, T. J., Cryan, P. M., Cunningham, A. A., Fooks, A. R., Hayman, D. T. S., Luis, A. D., et al. (2014). Bat Flight and Zoonotic Viruses. *Emerging Infectious Diseases*, 20, 741–745.
- Ødegaard, F. (2006). Host Specificity, Alpha- and Beta-Diversity of Phytophagous Beetles in Two Tropical Forests in Panama. *Biodiversity and Conservation*, 15(1), 83–105.
- Ostfeld, R. . & Keesing, F. (2000). Biodiversity and Disease Risk: The Case of Lyme Disease. *Conservation Biology*, 14, 722–728.
- Pillar, V. D. & Duarte, L. D. S. (2010). A Framework for Metacommunity Analysis of Phylogenetic Structure. *Ecology letters*, 13(5), 587–96.
- R Core Team. (2013). R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Randolph, S. E. & Dobson, a D. M. (2012). Pangloss Revisited: A Critique of the Dilution Effect and the Biodiversity-Buffers-Disease Paradigm. *Parasitology*, 139(7), 847–63.
- Roche, B., Dobson, A. P., Guégan, J.-F. & Rohani, P. (2012). Linking Community and Disease Ecology: The Impact of Biodiversity on Pathogen Transmission. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 367(1604), 2807–13.
- Smith, C., DeJong, C. & Field, H. E. (2010). Sampling Small Quantities of Blood from Microbats. *Acta Chiropterologica*, 12(1), 255–258.
- Srivastava, D. S., Cadotte, M. W., MacDonald, a A. M., Marushia, R. G. & Mirotnick, N. (2012). Phylogenetic Diversity and the Functioning of Ecosystems. *Ecology letters*, 15(7), 637–48.
- Streicker, D. G., Turmelle, A. S., Vonhof, M. J., Kuzmin, I. V., McCracken, G. F. & Rupprecht, C. E. (2010). Host Phylogeny Constrains Cross-Species Emergence and Establishment of Rabies Virus in Bats. *Science (New York, N.Y.)*, 329(5992), 676–9.
- Suzán, G., Marcé, E., Giermakowski, J. T., Mills, J. N., Ceballos, G., Ostfeld, R. S., et al. (2009). Experimental Evidence for Reduced Rodent Diversity Causing Increased Hantavirus Prevalence. *PloS one*, 4(5), e5461.

- Svensson-Coelho, M. & Ricklefs, R. E. (2011). Host Phylogeography and Beta Diversity in Avian Haemosporidian (Plasmodiidae) Assemblages of the Lesser Antilles. *The Journal of animal ecology*, 80(5), 938–46.
- Tobe, S. S., Kitchener, A. C. & Linacre, A. M. T. (2010). Reconstructing Mammalian Phylogenies: A Detailed Comparison of the Cytochrome B and Cytochrome Oxidase Subunit I Mitochondrial Genes. *PLoS one*, 5(11), e14156.
- Turmelle, A. S. & Olival, K. J. (2009). Correlates of Viral Richness in Bats (order Chiroptera). *EcoHealth*, 6(4), 522–39.
- Ulrich, D. H., Almeida-Neto, M. & Gotelli, N. J. (2009). A Consumer's Guide to Nestedness Analysis. *Oikos*, 118, 3–17.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D. & Kembel, S. . (2008). Phylocom: Software for the Analysis of Phylogenetic Community Structure and Trait Evolution. *Bioinformatics*, 24, 2098–2100.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21, 213–251.
- Woolhouse, M. E. J. (2001). Population Biology of Multihost Pathogens. *Science*, 292(5519), 1109–1112.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Cuadro suplementario 1. Lista de especies registradas durante el estudio en cada tipo de hábitat dentro de las dos regiones.

Especie	Región A			Región B		
	AD	AF	AP	BD	BF	BP
Familia Emballonuridae						
<i>Rhynchonycteris naso</i>						X
<i>Saccopteryx bilineata</i>				X		
Familia Mormoopidae						
<i>Mormoops megalophylla</i>			X		X	
<i>Pteronotus davyi</i>			X			X
<i>Pteronotus parnellii</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Pteronotus personatus</i>			X			
Familia Phyllostomidae						
Subfamilia Carolliinae						
<i>Carollia brevicauda</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Carollia perspicillata</i>	X		X			
Subfamilia Desmodontinae						
<i>Desmodus rotundus</i>	X			X		
<i>Diphylla ecaudata</i>	X		X			
Subfamilia Glossophaginae						
<i>Glossophaga commissarisi</i>			X	X	X	
<i>Glossophaga soricina</i>	X	X	X	X	X	X
Subfamilia Phyllostominae						
<i>Micronycteris schmidtorum</i>			X	X		X
<i>Mimon bennettii</i>						X
<i>Vampyrum spectrum</i>		X				
Subfamilia Stenodermatinae						
<i>Artibeus jamaicensis</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Artibeus lituratus</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Artibeus phaeotis</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Artibeus toltecus</i>	X	X	X			X
<i>Centurio senex</i>	X	X	X			
<i>Chiroderma villosum</i>			X			
<i>Platyrrhinus helleri</i>	X			X	X	X
<i>Sturnira lilium</i>	X	X	X	X	X	X
<i>Sturnira ludovici</i>				X	X	X
<i>Uroderma bilobatum</i>				X		
Familia Vespertillonidae						
<i>Antrozous dubiaquercus</i>					X	
<i>Myotis keaysi</i>			X		X	
<i>Myotis nigricans</i>						X

Cuadro suplementario 2. Número de acceso del GenBank de cada una de las 28 especies registradas indicando el número de bases del citocromo B (Bp).

Espece	Número de acceso de GenBank	Bp
<i>Antrozous dubiaquercus</i>	EF222381	1133
<i>Artibeus jamaicensis</i>	GQ861667	1140
<i>Artibeus lituratus</i>	DQ869393	1140
<i>Artibeus phaeotis</i>	DQ869387	1140
<i>Artibeus watsoni</i>	U66516	1140
<i>Carollia perspicillata</i>	AF187026	1140
<i>Carollia sowelli</i>	AF511973	1140
<i>Centurio senex</i>	AY604444	1140
<i>Chiroderma villosum</i>	FJ154121	1140
<i>Desmodus rotundus</i>	FJ847517	1190
<i>Diphylla ecaudata</i>	FJ155476	1140
<i>Glossophaga commissarisi</i>	AF382886	1140
<i>Glossophaga soricina</i>	AF382866	1140
<i>Micronycteris schmidtorum</i>	DQ077407	1140
<i>Mimon cozumelae</i>	DQ903832	739
<i>Mormoops megalophylla</i>	AF338690	1140
<i>Myotis keaysi</i>	JX130526	1140
<i>Myotis nigricans</i>	JX130535	1140
<i>Platyrrhinus helleri</i>	DQ312408	1140
<i>Pteronotus davyi</i>	AF338672	1140
<i>Pteronotus parnellii</i>	AF338668	1140
<i>Pteronotus personatus</i>	AF338680	1140
<i>Pteropus giganteus</i>	JN398211	1140
<i>Rinchonycteris nasso</i>	EF584192	1140
<i>Saccopterix billineata</i>	EF584201	1140
<i>Sturnira lilium</i>	AF187035	1140
<i>Sturnira ludovici</i>	KC753807	1140
<i>Uroderma bilobatum</i>	AY169955	1140
<i>Vampyrum spectrum</i>	FJ155482	1140

Cuadro suplementario 3. Valores de los componentes de beta diversidad de las comunidades de murciélagos. En negritas se señalan los valores más altos y más bajos.

Comparación	<i>Bsor</i>	<i>Bsne</i>	<i>Bturn</i>	<i>PBsor</i>	<i>PBsne</i>	<i>PBturn</i>	<i>PCD</i>	<i>PCDp</i>	<i>PCDc</i>
AP-AD	0.29	0.14	0.15	0.29	0.20	0.09	1.10	1.75	0.63
AP-AF	0.36	0.26	0.10	0.35	0.30	0.05	1.14	1.73	0.66
AF-AD	0.22	0.12	0.10	0.18	0.09	0.08	0.72	1.97	0.36
BP-BD	0.31	0.02	0.29	0.25	0.04	0.21	1.01	1.56	0.64
BP-BF	0.36	0.05	0.31	0.27	0.05	0.22	0.96	1.35	0.71
BF-BD	0.26	0.03	0.23	0.33	0.01	0.32	1.16	2.32	0.50
AP-BD	0.44	0.08	0.36	0.35	0.07	0.27	1.52	1.52	1.00
AP-BF	0.35	0.12	0.23	0.24	0.09	0.14	0.93	1.20	0.77
AP-BP	0.39	0.06	0.33	0.30	0.04	0.26	1.30	1.37	0.95
AF-BD	0.42	0.12	0.30	0.34	0.19	0.14	1.06	1.48	0.71
AF-BF	0.39	0.09	0.30	0.36	0.18	0.18	1.06	1.61	0.66
AF-BP	0.36	0.16	0.20	0.35	0.24	0.11	1.01	1.60	0.63
AD-BD	0.33	0.03	0.31	0.24	0.11	0.14	0.82	1.27	0.64
AD-BF	0.38	0.00	0.38	0.35	0.08	0.27	1.30	1.81	0.72
AD-BP	0.36	0.05	0.31	0.38	0.13	0.25	1.41	1.98	0.71