

Oscar Rico Chávez ^{a,b}

0000-0002-9833-1101

Rafael Ojeda Flores ^{a,b}

0000-0002-7122-2968

Jesús Sotomayor Bonilla ^{a,b}

0000-0002-4756-8985

Carlos Zambrana-Torrel ^c

0000-0002-5614-7496

Elizabeth Loza Rubio ^d

0000-0001-6812-9239

A. Alonso Aguirre ^e

0000-0001-9507-857X

Gerardo Suzán ^{*a,b}

0000-0003-2508-6376

^a Departamento de Etología, Fauna Silvestre y Animales de Laboratorio, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia Universidad Nacional Autónoma de México Avenida Universidad 3000, 04510, DF, México^b Asociación Mexicana de Medicina de la Conservación, Kalaan-Kab A.C. Ciclistas 68-3, Col. Country Club 04220, DF, México^c EcoHealth Alliance, 460 W 34th St., New York, NY 10001, U.S.A.^d Departamento de Biotecnología en Salud Animal, Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Microbiología Animal Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias Km 15.5 Carretera Federal México-Toluca Col. Palo Alto, 05110, DF, México^e Department of Environmental Science and Policy, George Mason University, 4400 University Drive, Fairfax, Virginia 22030, U.S.A.*** Autor para correspondencia:**

Tel.: + 52 55-5622-5941

Correo electrónico:

orichvet@gmail.com

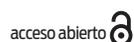
Recibido: 2014-11-13

Aceptado: 2015-02-06

Publicado: 2015-03-25

Información y declaraciones adicionales en la página 13

© Derechos de autor: Oscar Rico Chávez et al. 2015



Distribuido bajo una Licencia Creative Commons Atribución 4.0 Internacional (CC-BY 4.0)

Diversidad viral de comunidades de murciélagos en paisajes transformados de México

Resumen

Mediante análisis epidemiológicos integrales, se estudiaron la diversidad beta (entre sitios) y la beta filogenética de sistemas multi-hospederos, así como los virus asociados con comunidades de murciélagos en paisajes fragmentados de Chiapas, Campeche y la zona metropolitana de la Ciudad de México. Se combinaron aplicaciones computacionales, técnicas de detección molecular y la secuenciación de nucleótidos de coronavirus, hantavirus, paramyxovirus y pegivirus con análisis ecológicos y filogenéticos.

Se descubrieron un total de 22 virus en 1 067 muestras pertenecientes a 42 especies de murciélagos, lo que representa una estimación de 78% de la riqueza viral total. Al aplicar el modelo estadístico Chao2 con datos de los 17 genotipos de virus encontrados con el mismo esfuerzo de muestreo, se calculó una riqueza viral de 23 genotipos. Usando un modelo con residuales, se categorizó a las especies hospederas y los tipos de hábitat que tienen mayor riesgo de asociarse con una mayor riqueza viral.

Se encontró una relación positiva entre la diversidad filogenética de los hospederos y la diversidad viral ($r = 0.41$, $P < 0.05$) y con la riqueza viral ($r = 0.51$, $P < 0.05$). La diversidad beta (tasa de recambio) de las comunidades de virus se explicó por la diversidad beta de los hospederos ($r = 0.86$, $P < 0.05$). Para entender los patrones de cambio en las comunidades virales y de hospederos, la diversidad beta se dividió en: un componente de anidamiento —pérdida de especies— y uno de recambio —disimilitud en la composición—.

En Chiapas, la diversidad beta de los hospederos se justificó por la anidación de especies, mientras que la diversidad beta filogenética se definió por el recambio de linaje de los hospederos. Campeche mostró altos valores de anidamiento filogenético y bajo recambio de hospederos. La diversidad beta y la diversidad beta filogenética indicaron que los patrones locales de la estructura de las comunidades de hospederos y las características abióticas regionales en paisajes dominados por actividades antropogénicas son un factor importante en la determinación de la composición de comunidades virales. Este estudio representa el primer esfuerzo en México para entender las relaciones hospedero-virus, a través del estudio de las relaciones entre la diversidad viral y las comunidades de murciélagos en paisajes transformados.

Palabras clave: Ecología de enfermedades; Riqueza viral; Diversidad alfa (diversidad de especies); Diversidad beta (diversidad entre sitios); Diversidad beta filogenética; Pérdida de hábitat; *Chiroptera*.

Introducción

Los cambios en el uso de suelo son el mecanismo principal que favorece la presencia de enfermedades zoonóticas (Patz *et al.*, 2004). La expansión de la agricultura y la urbanización, de manera simultánea, han modificado la estructura y función de los ecosistemas, la estructura de las comunidades, los patrones de distribución de las especies y la biodiversidad (Christian *et al.*, 2009; Gibbs *et al.*, 2009). Estos sistemas modificados han creado ambientes idóneos para las interacciones multi-especie, en especial aquellos que involucran hospederos, vectores y/o patógenos (McMichael, 2004; Rivard *et al.*, 2007; Jones *et al.*, 2013; Rubio *et al.*, 2014).

Se ha considerado a los murciélagos la principal fuente de agentes virales del tipo ácido ribonucleico (RNA) con alta patogenicidad como lyssavirus (Banyard *et al.*, 2011), virus del Ébola (Leroy *et al.*, 2005), virus de Marburg (Towner *et al.*, 2009), virus Nipah (Epstein *et al.*, 2006), virus Hendra (Smith *et al.*, 2011) y coronavirus (CoV), por ejemplo: SARS, MERS (Hilgenfeld y Peiris, 2013).

Por otro lado, se reconoce a los murciélagos como un grupo clave para la conservación de los servicios ecosistémicos, pues sirven como polinizadores, dispersores de semillas y para el control de plagas en la agricultura (Medellín, 2009; Kunz *et al.*, 2011). Además, debido a su manifiesta respuesta a la pérdida y fragmentación del hábitat, los murciélagos son excelentes bioindicadores de cambios en el ambiente (Medellín *et al.*, 2000).

Para entender con propiedad las complejas interacciones en sistemas multi-hospederos, se realizaron varios análisis ecológicos y filogenéticos. En ecología de enfermedades, se han correlacionado los índices de diversidad, la riqueza (número de especies), la abundancia relativa de las especies en una comunidad (diversidad alfa) (Suzán *et al.*, 2009) y los microbiomas (Anthony *et al.*, 2013a; Olson *et al.*, 2014), con la prevalencia de enfermedades. Los índices de diversidad también evalúan los cambios en la composición parásito-hospedero en comunidades de hospederos a escalas locales, regionales y biogeográficas —diversidad alfa, beta y gamma— (Svensson-Coelho y Ricklefs, 2011; Scordato y Kardish, 2014).

Desde la perspectiva evolutiva, se han estudiado las relaciones filogenéticas entre hospederos y patógenos, y se han incorporado índices de diversidad filogenética para medir cambios en las comunidades de hospederos a través de gradientes ambientales (Webb *et al.*, 2002; Helmus *et al.*, 2007). Dichos métodos filogenéticos ofrecen una dimensión adicional para explorar las interacciones entre hospederos y parásitos a través del tiempo, tales como especificidad de hospederos, co-evolución entre parásito y hospederos, eventos de cambio del hospedero y barreras filogenéticas en la transmisión de patógenos (Legendre *et al.*, 2002; Streicker *et al.*, 2010; Poulin *et al.*, 2011).

El análisis ecológico y filogenético de las interacciones entre parásitos y hospederos puede integrar: la influencia del ambiente en la distribución de patógenos en escalas temporales y espaciales, así como diferentes niveles de organización biológica y taxonómica (Hawley y Altizer, 2011).

En esta investigación, se examinaron las relaciones entre la diversidad de hospederos y la de cuatro grupos virales asociados a murciélagos en paisajes dominados por actividades antropogénicas en México. Se pusieron a prueba dos hipótesis relacionadas con el efecto de la diversidad taxonómica y filogenética de hospederos sobre la diversidad viral e influencia del tipo de hábitat sobre la composición

de comunidades de hospederos y de virus. En la primera se estableció que las comunidades de hospederos con alta diversidad taxonómica y filogenética soportarán una alta diversidad viral y en la segunda, los cambios en la composición de comunidades de virus y de hospederos en diferentes hábitats se reflejarán en los altos valores de diversidad beta y beta filogenética.

Material y métodos

Colecta de muestras

Los murciélagos se capturaron en tres sitios diferentes: Reserva de la biósfera Montes Azules (RBMA) en Chiapas, Reserva de la biósfera Calakmul (RBC) en Campeche, y la Ciudad de México y su zona metropolitana (GMC). Los primeros dos sitios están localizados en el sureste de México y representan regiones con una alta diversidad de especies, caracterizadas por grandes parches de vegetación primaria, mientras que GMC representa un sitio con una alta urbanización y algunos parches de vegetación. RBMA se caracteriza por bosque tropical perennifolio, mientras que en RBC domina una selva mediana subperennifolia; ambas regiones enfrentan una alta presión antropogénica.

Tanto en RBMA como en RBC los murciélagos se capturaron en tres hábitats: *conservado* (Fd), donde el impacto humano es casi imperceptible y persiste la vegetación primaria; *fragmentado* (F), caracterizado por áreas de vegetación primaria incrustadas en una matriz de agricultura y/o ganadería, y *perturbado* (D), zonas de transición entre áreas de vegetación secundaria y zonas agrícolas y/o ganaderas o urbanas. En GMC, los murciélagos se capturaron en el hábitat *urbano* (U) y *fragmentado*.

Se usaron cinco redes de niebla (9 m de ancho x 3 m de altura), por un periodo de 4 horas continuas desde el atardecer. Las especies se identificaron con una guía de campo (Medellín *et al.*, 2008). La distancia mínima entre redes fue de 2 km en RBMA y de 10 km en RBC. Se llevó a cabo una "prueba de mantel" para asegurar la independencia por la distancia geográfica (RBMA, $r = 0.55$, $P = 0.01$; RBC, $r = 0.57$, $P = 0.006$). Se recolectaron muestras orales y rectales con hisopos, así como de sangre cuando fue posible, las cuales se transportaron en *lysis buffer*, preservadas a -80 °C hasta el *Center for Infection and Immunity* de la Universidad de Columbia en Nueva York, EUA.

Detección viral

Se procesaron un total de 1 067 muestras de 608 individuos, pertenecientes a 42 especies de murciélagos para buscar cinco familias/géneros virales (cuadro S1). Se extrajo el ácido nucleico de todas las muestras con ayuda de la plataforma EasyMag® (bioMérieux, Inc Darham, NC, USA). Para la síntesis de cDNA se usó SuperScript® III *first strand synthesis supermix* (Invitrogen), según las instrucciones del fabricante. El reconocimiento viral se obtuvo mediante iniciadores consensos de PCR para el segmento L de hantavirus (HTV) (Klempa *et al.*, 2006) y para el gen polimerasa (pol) para la detección de paramyxovirus (PMV) (Tong *et al.*, 2008).

Los productos de PCR con el tamaño esperado se clonaron en StrataClone™ PCR *cloning vector* y se ordenaron de acuerdo con los iniciadores estándar M13R.

Las detecciones de CoV, hepacivirus (HPV) y pegivirus (PGV) ya fueron previamente reportadas y sus secuencias virales pertenecen al mismo set de 1 067 muestras (Anthony *et al.*, 2013b; Quan *et al.*, 2013).

Estimación y cobertura de la riqueza viral

Se evaluó el esfuerzo de muestreo —número de muestras probadas para cada virus— con dos métodos: construyendo curvas de rarefacción y extrapolación, y mediante el cálculo de los valores residuales de un modelo de regresión lineal entre la riqueza viral dentro de un hospedero y el esfuerzo de muestreo por hospedero.

Las curvas de rarefacción y extrapolación son técnicas estadísticas para estimar el número de especies con base en un número de muestras (Magurran, 2004; Chao y Jost, 2012), lo que permite la evaluación del esfuerzo de muestreo y la determinación del número de muestras necesarias para obtener una riqueza viral con 95% de certeza (Chao *et al.*, 2014).

Con la librería de R iNEXT (Hsieh *et al.*, 2013), se evaluó la riqueza viral —definida como un único virus detectado en las 1,067 muestras— mediante la construcción de curvas de rarefacción y extrapolación basadas en un tamaño de muestra (3 201) tres veces mayor que el original (Chao *et al.*, 2014).

Para identificar las especies hospederas asociadas con una mayor riqueza viral, se recurrió a la metodología propuesta por Herbretau (2012). Se calcularon los valores residuales de una regresión lineal entre el logaritmo de la riqueza viral y el logaritmo del esfuerzo de muestreo por cada especie y por cada tipo de hábitat. Estos datos se transformaron en logaritmos para estabilizar la varianza. Se identificaron las especies y tipos de hábitat con mayor y menor riqueza con residuales positivos y negativos, según los esperados por este modelo de regresión.

Diversidad de hospederos y diversidad viral

Para conocer la diversidad de hospederos y de virus, se elaboraron matrices de abundancia, donde las filas representan los sitios y las columnas las especies o virus detectados. Con la librería R vegan (Oksanen *et al.*, 2013), se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Shannon, 1948) para cada matriz. Se reflejarán valores que variarán desde cero —cuando sólo existe una especie— hasta el logaritmo natural de la riqueza, cuando todas las especies se representan por igual (Magurran, 2004).

Diversidad filogenética y especificidad del hospedero

Para estimar la diversidad filogenética (PD) de las comunidades de hospederos se usó el súper árbol de mamíferos (Bininda-Emonds *et al.*, 2007) con ayuda de la librería R Picante (Kembel *et al.*, 2010). La PD se obtuvo al sumar el total del largo de las ramas del árbol filogenético de las especies muestreadas en cada hábitat (Faith, 1992). La relación entre la riqueza viral y la diversidad viral con la PD de los hospederos se exploró mediante un modelo lineal.

Debido a que los datos de la diversidad taxonómica no se distribuyeron de manera normal, sólo se analizaron con la información de PD. Para cuantificar las asociaciones hospedero-virus, se contrastó con un índice modificado de especi-

ficidad de hospedero, propuesto por Poulin y Mouillot (2003), el cual mide la PD de las comunidades de hospederos asociadas a cada virus. Los virus con valores bajos de especificidad de hospedero muestran una alta plasticidad para infectar a un amplio rango de especies, mientras que los virus con valores altos están restringidos a especies con filogenias emparentadas (Poulin y Mouillot, 2003; Poulin *et al.*, 2011).

Diversidad beta y diversidad beta filogenética

Para evaluar los cambios en la composición de comunidades virales y de hospederos dentro de cada región, se calcularon los componentes de BD: recambio espacial (β_{SIM}) y anidamiento (β_{SNE}) (Baselga, 2010). El recambio espacial mide la sustitución de las especies presentes por otras especies debido a factores ambientales o por aislamiento espacial, como la fragmentación del hábitat (Calderón-Patrón *et al.*, 2012). El anidamiento determina si los sitios con un número de especies menor representan un subconjunto de los sitios con mayor riqueza de especies (Ulrich *et al.*, 2009). Estos componentes se calcularon para poder realizar análisis de diversidad beta filogenética tanto a nivel taxonómico como filogenético.

La diversidad beta filogenética mide cómo las relaciones filogenéticas cambian en el tiempo y en el espacio, de la misma manera que la diversidad beta mide el cambio en la composición de especies a través del espacio (Graham y Fine, 2008). La PBD entre los niveles de perturbación se obtuvo con el inverso del índice de PhyloSor (Bryant *et al.*, 2008). Este índice cuantifica las ramas compartidas de un árbol filogenético entre dos o más comunidades y adquiere valores de 0 —cuando no se comparten especies (ramas)— a 1, cuando en las comunidades están presentes las mismas especies.

Con la metodología propuesta por Leprieur (2012), se evaluaron los componentes de recambio filogenético ($P\beta_{SIM}$) y anidación filogenética ($P\beta_{SNE}$). Y de la biblioteca *betapart* implementada en R, se utilizaron las funciones *beta.multi* para estimar la BD y *phylo.beta.multi* para PBD. Así se conoció el peso de cada componente en el cambio de composición de las comunidades de virus y hospederos por tipo de hábitat en cada región estudiada (Baselga y Orme, 2013). Al final, mediante la correlación de Pearson, se exploró la relación entre la BD y la PBD de los hospederos con el cambio de composición de las comunidades virales por tipo de hábitat —obtenido mediante el índice de Sorensen.

Resultados

Comunidades de virus

Se hicieron un total de 4,139 ensayos de PCR para la detección viral, incluyendo CoV (n = 1 067), PMV (n = 1 067), HTV (n = 1 067), PGV (n = 469) y HPV (n = 469). La riqueza (S) fue de 22 genotipos virales en 46 muestras positivas de un total de 1 067 muestras: 13 para CoV, 2 para PMV, 2 para HTV y 5 para PGV (cuadro S2). No se detectaron HPV ni co-infecciones. Esta riqueza se asocia con 17 especies de murciélagos de 12 géneros y 4 familias (figura 1A). En hábitats conservados, se detectaron un total de 11 genotipos virales, seguidos de los fragmentados (10), perturbados (8) y urbanos (3) (figura 1B). Las especies con mayor

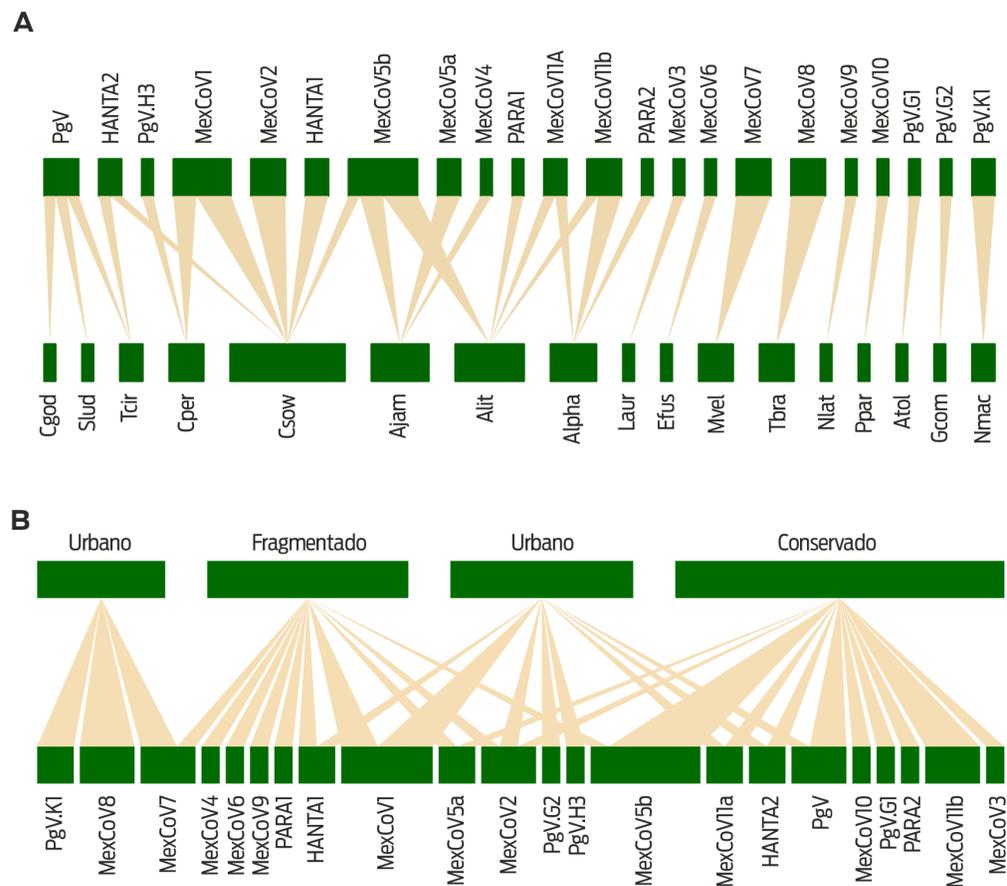


Figura 1. Gráfica de los 22 genotipos virales detectados en 17 especies de murciélagos. A. Riqueza viral (S) asociada a murciélagos. B. Riqueza viral (S) asociada a los tipos de hábitat. El ancho de las barras verdes representa la abundancia de los virus y hospederos

riqueza viral fueron: *Carollia sowelli* ($S = 5$), *Artibeus lituratus* ($S = 4$), *Artibeus jamaicensis* ($S = 3$), *Artibeus phaeotis* ($S = 3$) y *Trachops cirrhosus* ($S = 2$), todas pertenecientes a la familia Phyllostomidae (figura S1).

Estimación y cobertura de la riqueza viral

Con base en los 17 genotipos virales detectados con el mismo esfuerzo de muestreo y el modelo estadístico Chao2 (Chao y Jost, 2012), se estimó una S de 23 genotipos. El esfuerzo de muestreo en las 1 067 muestras representa una cobertura de la riqueza estimada de 81%. La curva de rarefacción basada en un tamaño de muestra tres veces mayor (3 201 muestras) determinó una cobertura de 97% de la S (figura 2). El análisis por tipo de hábitat mostró una mayor cobertura, 53% en hábitats conservados, seguido de los sitios perturbados (43%) y los fragmentados (15%). La estimación de la riqueza viral por tipo de hábitat fue de 24 genotipos para sitios fragmentados, 19 para conservados y 10 para perturbados (cuadro 1).

Se observó una correlación positiva entre el esfuerzo de muestreo y la riqueza viral de los hospederos ($R^2 = 0.44$, $P < 0.01$), y entre el esfuerzo de muestreo y la riqueza viral por tipo de hábitat ($R^2 = 0.37$, $P < 0.05$). *Sturnira liliium*, *Pteronotus*

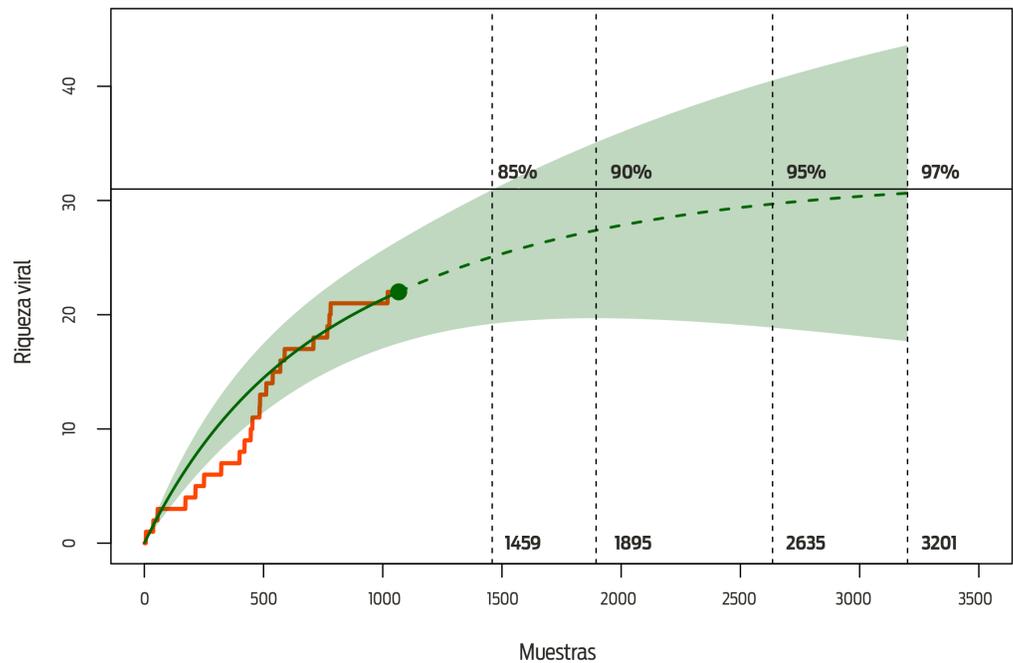


Figura 2. Curvas de rarefacción y extrapolación basadas en 1 067 muestras. La línea naranja representa la curva de acumulación de genotipos virales; el punto verde, la riqueza viral = 22 en 1 067 muestras analizadas para la detección viral. La línea verde sólida es la curva de rarefacción, mientras su continuación con guiones verdes, la curva de extrapolación. Se muestran los números de tamaño de muestra necesarios para obtener una cobertura de 85, 90 y 97%.

parnelli y *Artibeus jamaicensis* se asociaron con una S mayor a la esperada por el modelo lineal entre el esfuerzo de muestreo y la S de virus en hospederos, mientras que *Trachops cirrhosus*, *Lonchorhina aurita* y *Eptesicus fuscus* se identificaron como especies con una S menor a la esperada (figura 3A). Comparado con lo supuesto en el modelo, el hábitat fragmentado de RBMA se asoció con una S mayor, mientras que el hábitat fragmentado de RBC se reconoció como el sitio con menor S (figura 3B).

Diversidad viral y de hospederos

En la región RBMA se detectó la mayor cantidad de virus (12), seguida de 11 en RBC y 3 en GMC (figura 4). Como se esperaba, RBMA fue la de mayor diversidad taxonómica y filogenética de hospederos, mientras el hábitat conservado fue el más diverso en ambas escalas ($H = 2.79$, $PD = 484.8$).

El hábitat perturbado mostró una mayor diversidad en ambas escalas, en comparación con el hábitat fragmentado (cuadro 2). A nivel regional, se observó una diferencia significativa entre la diversidad taxonómica ($F = 13.63$, $gl = 2$, $P < 0.01$) y la filogenética de hospederos ($F = 16.71$, $gl = 2$, $P < 0.01$), contrario a lo observado con la diversidad viral ($F = 3.73$, $gl = 2$, $P > 0.05$). Se detectó una correlación significativa entre la S y la diversidad viral con la diversidad filogenética de los hospederos. El 41% ($P < 0.05$) y el 51% ($P < 0.05$) de la varianza en la riqueza y en la diversidad viral, respectivamente, se explican por la diversidad filogenética de los hospederos. Este resultado sugiere que la composición de las comunidades de hospederos determina tanto la riqueza como la diversidad viral.

Cuadro 1. Estimación de la riqueza viral y cobertura del muestreo por tipo de hábitat

Hábitat	Tamaño de muestra	Riqueza viral	Cobertura de muestreo
Total	1 067	17	81%
	1 677	18	95%
	3 201	23	97%
Conservado	405	9	53%
	1 215	19	76%
	3 201	27	95%
Fragmentado	217	10	15%
	651	24	40%
	3 201	48	94%
Perturbado	395	5	43%
	1 185	10	97%
	3 201	11	99%
Urbano	49	2	100%

Especificidad filogenética del hospedero

De los 22 genotipos virales detectados, sólo seis se asociaron con más de dos especies de murciélagos ([cuadro S3](#)). El flavivirus PgV fue el virus con menor especificidad de hospedero (114.5), detectado en tres especies pertenecientes a tres subfamilias de flostómidos; Stenodermtinae y Phyllostominae, ambas de capturas en sitios conservados, además de Glossophaginae del hábitat perturbado. Se detectó el virus Hanta 2 (87.8) en dos especies de diferentes hábitats; *Carollia sowelli* (perturbado) y *Trachops cirrhosus* (conservado), mientras que el coronavirus MexCoV 5b (85.8) se encontró en tres especies, dos de las cuales son del mismo género: *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* (conservado) y *C. sowelli* (fragmentado). Y se halló el MexCoV 1 (65.6) en dos especies del mismo género ([figura 1A](#)).

Diversidad beta

Se encontró que 86% ($P < 0.05$) de la BD de las comunidades virales se explicó por el recambio de hospederos entre hábitats. Se presentó la misma tendencia entre la PBD y la BD de las comunidades de virus, aunque el resultado no fue estadísticamente significativo ($r = 0.79$, $P > 0.05$). En el caso de RBMA, la disimilitud en la composición de las comunidades de hospederos a través de los hábitats fue relativamente elevada ($\beta_{SOR} = 0.49$), lo cual se explica por el componente de anidación ($\beta_{SNE} = 0.57$), es decir, las especies muestreadas en los hábitats menos ricos también están contenidas en el más rico ($F_d = 26$ especies).

La PBD mostró un comportamiento diferente, aunque el valor de disimilitud fue parecido ($P\beta_{SOR} = 0.42$). El componente de recambio ($P\beta_{SIM} = 0.25$) explicó parcialmente el cambio en la composición filogenética, debido a la baja relación filogenética en el subconjunto de especies que la anidación reemplazó. La diversidad beta total en RBC fue baja ($\beta_{SOR} = 0.37$), lo que sugiere que el tipo de hábitat tiene poca influencia en la estructura de las comunidades de especies.

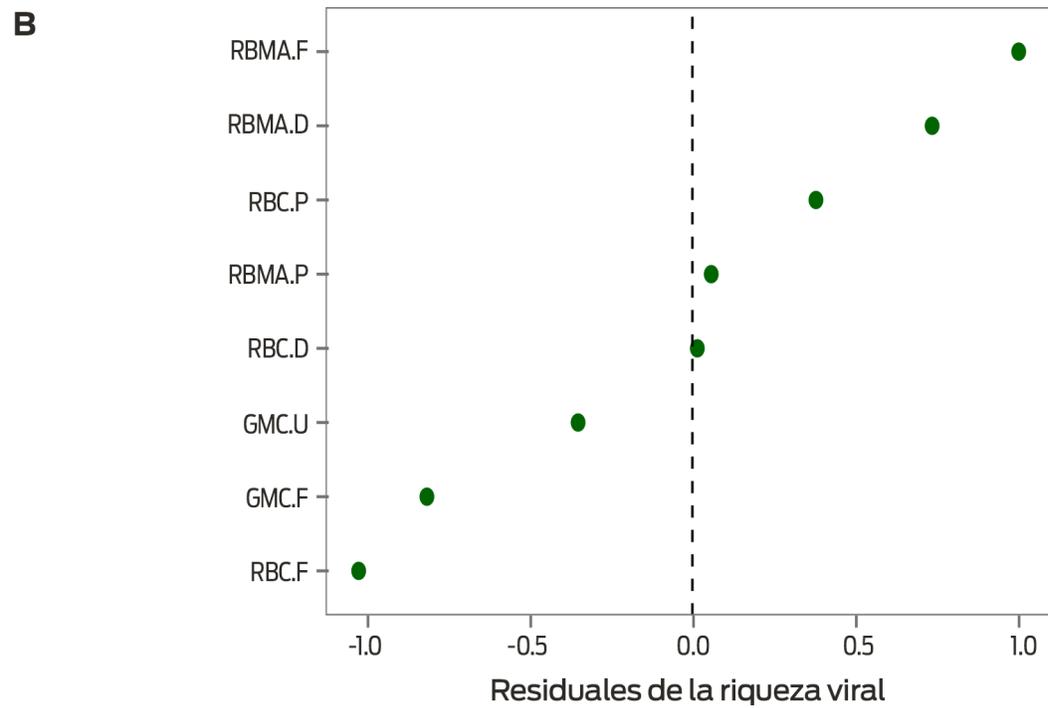
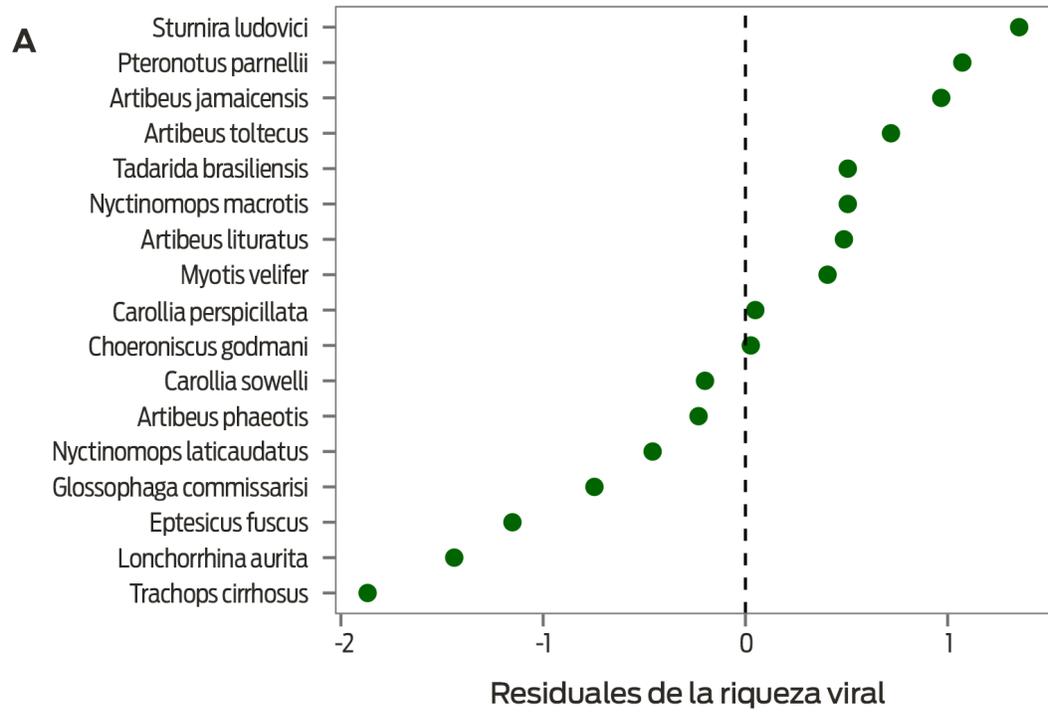


Figura 3. Distribución de los valores residuales del modelo lineal: (A) entre la riqueza viral de los hospederos y el esfuerzo de muestreo y, (B) entre la riqueza viral por tipo de hábitat y el esfuerzo de muestreo.

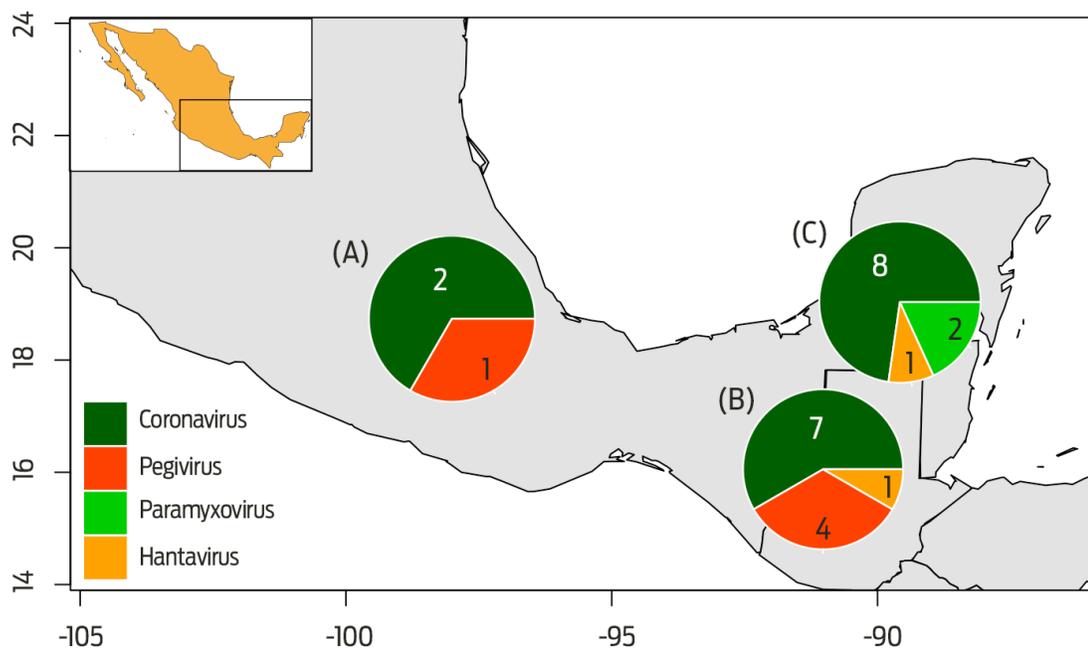


Figura 4. Riqueza viral en las regiones de estudio: (A) Ciudad de México, (B) Montes Azules y (C) Calakmul.

El patrón de la diversidad beta en RBC fue diferente del de RBMA, si bien el componente de recambio ($P\beta_{SIM} = 0.22$) influyó moderadamente en la disimilitud en la composición de las especies. El análisis de PBD mostró un alto reemplazamiento por especies en estrecha relación filogenética ($P\beta_{SNE} = 0.79$). La interpretación de los patrones de BD en GMC es limitada, porque sólo se sometieron a muestreo dos comunidades, lo que hace imposible el cálculo del componente de anidación. Tanto en RBMA como en RBC se observaron altos valores de BD en las comunidades virales (cuadro S3), que se explicaron por el componente de recambio ($\beta_{SIM} = 0.66$). Esto sugiere que los cambios en la calidad del hábitat conducirán a un alto reemplazo de genotipos virales, independientemente de la composición de los hospederos.

Discusión

En este estudio se evaluó la relación entre la diversidad de murciélagos y la diversidad de cuatro virus de importancia médica dentro de un gradiente de tipo de hábitat en un paisaje dominado por actividades humanas en el sureste de México.

Gracias al uso de aplicaciones computacionales, técnicas moleculares para la identificación de virus y análisis ecológicos y filogenéticos, se cuantificó el recambio en la composición de comunidades virales asociadas a comunidades de murciélagos. Se encontró una fuerte relación entre la riqueza y la diversidad viral con la diversidad filogenética de los hospederos.

Especies generalistas se asociaron con una mayor cantidad de virus de lo esperado; además, se observó una relación positiva entre la diversidad beta tanto de comunidades virales como de hospederos con el tipo de hábitat. Como se

Cuadro 2. Diversidad de hospederos y virus por tipo de hábitat en las tres regiones de estudio.

Región	Hábitat	Hospederos			Virus	
		S	H	PD	S	H
Montes Azules	Conservado	26	2.79	484.8	8	2.043
	Fragmentado	14	2.207	332.8	2	0.693
	Perturbado	20	2.622	418.2	5	1.56
Calakmul	Conservado	12	1.906	260.1	4	1.906
	Fragmentado	8	1.853	208.8	7	1.853
	Perturbado	13	1.986	289.1	4	1.986
Ciudad de México	Fragmentado	1	0	60	1	0
	Urbano	4	1.155	137.6	3	1.079

S = riqueza viral; H = índice de Shannon-Weiner; PD = diversidad filogenética.

esperaba, se manifestó una correlación entre la S y la diversidad de virus con la PD de los hospederos, lo cual sustenta dos hipótesis:

1. La hipótesis sobre el hábitat heterogéneo (Lawton, 1983), que propone una fuerte relación entre la diversidad ambiental –en este caso, la diversidad filogenética de los hospederos–, y la diversidad biológica (diversidad viral).
2. La hipótesis de estructuras clave (Twes, 2004), la cual se refiere a las especies hospederas que proveen de ciertos recursos a los virus como esas "estructuras clave" y que pueden estar vinculadas a diferentes especies virales.

Si se considera a los murciélagos hospederos como hábitats, las estructuras clave podrían categorizarse según las características relacionadas con la reproducción y abundancia (potencial, reproducción, longevidad, gremio trófico y masa corporal), el potencial de transmisión (distribución, tamaño de refugio, rango de dieta) y la filogenia (distinción evolutiva y distancia filogenética).

Estos hallazgos sugieren que factores como la fragmentación y la pérdida de hábitat podrían determinar la estructura de las comunidades de especies, cuyo resultado serían áreas con mayor riesgo de presentar brotes de enfermedades zoonóticas, como lo proponen Gay *et al.* (2014), Kamiya *et al.* (2014) y Rubio *et al.* (2014). Se requiere de futuros análisis para identificar qué rasgos de los hospederos pueden determinar las estructuras de las comunidades virales, aunque una mayor diversidad viral no implica un mayor riesgo de salud pública; de hecho, la correlación entre la diversidad viral y la de hospederos sugiere que sólo en condiciones donde se transforma el hábitat (fragmentos y sitios perturbados) habría mayor probabilidad de riesgo de salud.

La especificidad filogenética del hospedero obtenida en este trabajo no sólo refleja el número de especies de murciélagos infectadas con un virus en particular, sino que ayuda a explorar las relaciones filogenéticas entre los hospederos. Los resultados revelan que pocos de los virus detectados tienen una elevada plasticidad de hospedero, como PgV y HTV 2. La mayoría de los virus detectados muestran una alta especificidad filogenética.

Debido a la calidad de los datos, no se puede concluir que los virus encontrados en una sola especie de murciélago sean exclusivos de ésta; sin embargo, los datos de los coronavirus mostraron una alta especificidad de hospedero según el género (Anthony *et al.*, 2013b).

Los cambios en la composición de las comunidades de virus a través del gradiente antropogénico evaluado manifestaron una fuerte dependencia del recambio filogenético de hospederos; sin embargo, esta relación no fue estadísticamente significativa cuando se consideró la diversidad taxonómica.

Se reportan diferentes patrones de BD entre regiones. Mientras que RBMA se caracterizó por un proceso de anidamiento a nivel taxonómico y un recambio filogenético, debido a una alta diversidad, la BD de RBC se explicó por un anidamiento filogenético debido a una diversidad homogénea.

Como se esperaba, se encontraron altos valores de diversidad beta en las comunidades de virus, lo que sostiene la hipótesis de perturbación, donde los cambios en el uso de suelo modifican las dinámicas de los parásitos en especies en sistemas multi-hospederos y favorecen la transmisión entre especies diferentes (Murray y Daszak, 2013). Se ha propuesto que las transformaciones del hábitat favorecerán la exposición a patógenos en nuevos hospederos, en especial, en zonas con una alta diversidad e influirán en las tasas de transmisión entre especies (Lloyd-Smith *et al.*, 2009; Brearley *et al.*, 2013; Murray y Daszak, 2013).

Los análisis de BD en ambas escalas, taxonómica y filogenética, han probado ser una herramienta útil para entender si son los hospederos o los filtros ambientales los que determinan la composición de parásitos (Svensson-Coelho y Ricklefs, 2011; Scordato y Kardish, 2014).

No fue posible demostrar que la filogenia de los hospederos determina la composición de las comunidades virales debido a las limitaciones espaciales de la investigación. Se requieren más estudios para probar la relación entre la estructura filogenética de los hospederos y la diversidad beta de las comunidades virales en escalas espaciales biogeográficas o en comunidades separadas por barreras geográficas (proceso de vicarianza).

Conclusiones

Este estudio demostró que la calidad y las características abióticas del hábitat determinan la diversidad viral en paisajes dominados por actividades humanas. La riqueza y diversidad viral se explican por la diversidad filogenética de los hospederos.

El componente de recambio del hospedero representa una dimensión inexplorada con un alto potencial para estimar la diversidad viral, en especial en paisajes fragmentados. En esta investigación se integraron análisis de diversidad viral y de hospederos dentro de un gradiente de tipo de hábitat, y representa el primer esfuerzo en México para cuantificar el recambio de comunidades virales asociadas a murciélagos y para monitorear la riqueza potencial de virus en fauna silvestre y su relación con la biodiversidad, tema necesario para entender cómo cambios en la función de los ecosistemas y actividades antropogénicas promueven la aparición de enfermedades.

Financiamiento

Este trabajo fue financiado por la Agencia de Desarrollo Internacional de los Estados Unidos (USAID) a través del programa Emerging Pandemic Threats PREDICT, NIH-AI57158 (NBC-Lipkin), NIH NIAID R01 A1079231 (non-biodefense EID), DTRA.

Agradecimientos

Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y al Programa de Posgrado en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal de la Universidad Nacional Autónoma de México. Un estimado reconocimiento a la Comisión Nacional de Áreas Protegidas (CONANP) y a Rafael Lombera, quien apoyó la investigación de campo en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, así como a Rafael Ávila, quien coordinó el muestreo en la Ciudad de México.

También le damos las gracias al Grupo de Ecología de Enfermedades del Departamento de Etología, Fauna Silvestre y Animales de Laboratorio de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México, y a Rodrigo Medellín, quien revisó el manuscrito final e hizo comentarios valiosos.

Conflictos de interés

Los autores estipulan que no tienen conflictos de interés.

Contribución de los autores

Oscar Rico Chávez y Rafael Ojeda Flores: Contribuyeron de igual manera al trabajo y comparten la primera autoría

Oscar Rico Chávez: Realizó el trabajo de campo y los análisis ecológicos y filogenéticos y escribió el manuscrito.

Rafael Ojeda Flores: Realizó el trabajo de laboratorio y escribió en manuscrito.

Jesús Sotomayor Bonilla: Realizó el trabajo de campo y revisó el manuscrito.

Carlos Zambrana Torrelio y Alonso Aguirre: Coordinaron el proyecto.

Elizabeth Loza Rubio: Revisó el manuscrito.

Gerardo Suzán: Dirigió el proyecto y escribió y revisó el manuscrito.

Referencias

- 1) Anthony SJ, Epstein JH, Murray KA, Navarrete-Macias, I, Zambrana-Torrelío CM, Solovyov A, Ojeda-Flores R, Arrigo NC, Islam A, Ali Khan S, Hosseini P, Bogich TL, Olival KJ, Sanchez-Leon MD, Karesh WB, Goldstein T, Luby SP, Morse SS, Mazet JAK, Daszak P, Lipkin WI. 2013a. A Strategy to estimate unknown viral diversity in mammals. *mBio* 4(5):e00598-13. DOI:10.1128/mBio.00598-13. <http://mbio.asm.org/content/4/5/e00598-13.full>
- 2) Anthony SJ, Ojeda-Flores R, Rico-Chávez O, Navarrete-Macias I, Zambrana-Torrelío CM, Rostal MK, Epstein JH, Tipps T, Liang E, Sanchez-Leon M, Sotomayor-Bonilla J, Aguirre AA, Ávila-Flores R, Medellín RA, Goldstein T, Suzán G, Daszak P, Lipkin WI. 2013b. Coronaviruses in bats from Mexico. *The Journal of General Virology* 94: 1028–1038. DOI:10.1099/vir.0.049759-0. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3709589/>
- 3) Banyard AC, Hayman D, Johnson N, McElhinney L, Fooks AR. 2011. Bats and lyssaviruses. *Advances in Virus Research* 79, 239–289. DOI:10.1016/B978-0-12-387040-7.00012-3. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123870407000123>

- 4) Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19(Issue 1):134–143. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x/full>
- 5) Baselga A, Orme C. 2013. Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3(Issue 5):808–812. DOI:10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x/full>
- 6) Bininda-Emonds ORP, Cardillo M, Jones KE, MacPhee RDE, Beck RMD, Grenyer R, Price SA, Vos RA, Gittleman JL, Purvis A. 2007. The delayed rise of present-day mammals. *Nature* 446:507–512. DOI:10.1038/nature07347. <http://www.nature.com/nature/journal/v446/n7135/full/nature05634.html>
- 7) Brearley G, Rhodes J, Bradley A, Baxter G, Seabrook L, Lunney D, Liu Y, McAlpine C. 2013. Wildlife disease prevalence in human-modified landscapes. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88(Issue 2):427–442. DOI:10.1111/brv.12009. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/brv.12009/full>
- 8) Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Green JL. 2008. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(Suppl 1):11505–11511. DOI:10.1073/pnas.0801920105. <http://www.pnas.org/content/111/20/7166.full.pdf+html>
- 9) Calderón-Patrón JM, Moreno CE, Zuria I. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:879–891. DOI:10.7550/rmb.25510. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-34532012000300034
- 10) Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs* 84(Issue 1):45–67. DOI:10.1890/13-0133.1. <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/13-0133.1>
- 11) Chao A, Jost L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93 (Issue 12):2533–2547. DOI:10.1890/11-1952.1. <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/11-1952.1>
- 12) Christian K, Isabelle LV, 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 (Issue 4):641–648. DOI:10.1111/j.1472-4642.2009.00569.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1472-4642.2009.00569.x/full>
- 13) Epstein JH, Field HE, Luby S, Pulliam JRC, Daszak P. 2006. Nipah virus: impact, origins, and causes of emergence. *Current Infectious Disease Reports* 8:59–65. DOI:10.1007/s11908-006-0036-2. <http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs11908-006-0036-2#page-1>
- 14) Faith DP. 1992. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation* 61(1):1–10. DOI:10.1016/0006-3207(92)91201-3. http://www.planta.cn/forum/files_planta/1_119.pdf

- 15) Gay N, Olival KJ, 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):161–170. DOI:10.1016/j.ijppaw.2014.06.003. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4142259/>
- 16) Gibbs KE, MacKey RL, Currie DJ. 2009. Human land use, agriculture, pesticides and losses of imperiled species. *Diversity and Distributions* 15 (Issue 2):242–253. DOI:10.1111/j.1472-4642.2008.00543.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1472-4642.2008.00543.x/full>
- 17) Graham CH, Fine PVA. 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters* 11(12):1265–1277. DOI:10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x/pdf>
- 18) Hawley DM, Altizer SM. 2011. Disease ecology meets ecological immunology: understanding the links between organismal immunity and infection dynamics in natural populations. *Functional Ecology* 25(Issue 1):48–60. DOI:10.1111/j.1365-2435.2010.01753.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2435.2010.01753.x/full>
- 19) Helmus MR, Savage K, Diebel MW, Maxted JT, Ives AR. 2007. Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters* 10(Issue 10):917–925. DOI:10.1111/j.1461-0248.2007.01083.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2007.01083.x/full>
- 20) Herbreteau V, Bordes F, Jittapalpong S, Supputamongkol Y, Morand S. 2012. Rodent-borne diseases in Thailand: targeting rodent carriers and risky habitats. *Infection Ecology and Epidemiology* 2:18637. DOI:10.3402/iee.v2i0.18637. <http://dx.doi.org/10.3402/iee.v2i0.18637>
- 21) Hilgenfeld R, Peiris M. 2013. From SARS to MERS: 10 years of research on highly pathogenic human coronaviruses. *Antiviral Research* 100(Issue 1):286–295. DOI:10.1016/j.antiviral.2013.08.015. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0166354213002234>
- 22) Hsieh TC, Ma KH, Chao A. 2013. iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation in measuring species diversity [unpublished manuscript].
- 23) Jones BA, Grace D, Kock R, Alonso S, Rushton J, Said MY, McKeever D, Mutua F, Young J, McDermott J, Pfeiffer DU. 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):8399–8404. <http://www.pnas.org/content/110/21/8399.full>
- 24) 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(Issue 7):689–697. DOI:10.1111/j.1600-0587.2013.00571.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1600-0587.2013.00571.x/full>
- 25) Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26(11):1463–1464. DOI:10.1093/bioinformatics/btq166. <http://bioinformatics.oxfordjournals.org/content/26/11/1463.long>
- 26) Klempa B, Fichet-Calvet E, Lecompte E, Auste B, Aniskin V, Meisel H, Denys C, Koivogui L, ter Meulen J, Krüger DH. 2006. Hantavirus in African wood

- mouse, Guinea. *Emerging Infectious Diseases* 12(5):838–840. DOI:10.3201/eid1205.051487. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3374458/>
- 27) Kunz TH, Braun de Torrez E, Bauer DM, Lobova TA, Fleming TH. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223:1-38. Issue: The Year in Ecology and Conservation. DOI: 10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x/pdf>
- 28) Lawton JH. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 28:23–39. DOI:10.1146/annurev.en.28.010183.000323.
- 29) Legendre P, Desdevises Y, Bazin E. 2002. A statistical test for host-parasite coevolution. *Systematic Biology* 51(2):217–234. DOI:10.1080/10635150252899734. <http://sysbio.oxfordjournals.org/content/51/2/217.full.pdf+html>
- 30) Leprieur F, Albouy C, De Bortoli J, Cowman PF, Bellwood DR, Mouillot D. 2012. Quantifying phylogenetic beta diversity: distinguishing between "true" turnover of lineages and phylogenetic diversity gradients. *Plos One* 7(8):e42760. DOI: 10.1371/journal.pone.0042760. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0042760>
- 31) Leroy EM, Kumulungui B, Pourrut X, Rouquet P, Hassanin A, Yaba P, Délicat A, Paweska JT, Gonzalez JP, Swanepoel R. 2005. Fruit bats as reservoirs of Ebola virus. *Nature* 438:575–576. DOI:10.1038/438575a. <http://www.nature.com/nature/journal/v438/n7068/full/438575a.html>
- 32) Lloyd-Smith JO, George D, Pepin KM, Pitzer VE, Pulliam JRC, Dobson AP, Hudson PJ, Grenfell BT. 2009. Epidemic dynamics at the human-animal interface. *Science* 326(5958):1362–1367. DOI:10.1126/science.1177345. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3891603/>
- 33) Magurran AE. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford, UK: Blackwell Science Ltd.
- 34) McMichael AJ. 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* 359:1049–1058. DOI:10.1098/rstb.2004.1480. <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/royptb/359/1447/1049.full.pdf>
- 35) Medellín, RA. 2009. Sustaining transboundary ecosystem services provided by bats. In: López-Hoffman L, McGovern E, Varady R, Flessa K. (eds.) *Conservation of Shared Environments: Learning from the United States and Mexico*. Tucson, USA: University of Arizona Press. pp. 170–187.
- 36) Medellín R, Arita HT, Sánchez HO. 2008. *Identificación de los murciélagos de México. Clave de campo*. DF, México: Instituto de Ecología, UNAM-CONABIO.
- 37) Medellín R, Equihua M, Amin M. 2000. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforests. *Conservation Biology* 14(Issue 6):1666–1675. DOI:10.1046/j.1523-1739.2000.99068.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1523-1739.2000.99068.x/full>
- 38) Murray KA, 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. DOI:10.1016/j.coviro.2013.01.006. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3713401/>

- 39) Oksanen J, Blanchet GF, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H. 2013. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10 <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> [access: November 4th, 2014].
- 40) Olson SH, Parmley J, Soos C, Gilbert M, Latorre-Margalef N, Hall JS, Hansbro PM, Leighton F, Munster V, Joly D. 2014. Sampling strategies and biodiversity of influenza A subtypes in wild birds. *PLoS ONE* 9(3):e90826. DOI:10.1371/journal.pone.0090826. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0090826>
- 41) Patz JA, Daszak P, Tabor GM, Aguirre AA, Pearl M, Epstein J, Wolfe ND, Kilpatrick AM, Foutoupoulos J, Molyneux D, Bradley DJ, Amerasinghe FP, Ashford RW, Barthelemy D, Bos R, Bradley DJ, Buck A, Butler C, Chivian ES, Chua KB, Clark G, Colwell R, Confalonieri UE, Corvalan C, Cunningham AA, Dein J, Dobson AP, Else JG, Epstein J, Field H, Furu P, Gascon C, Graham D, Haines A, Hyatt AD, Jamaluddin A, Kleinau EF, Koontz F, Koren HS, LeBlancq S, Lele S, Lindsay S, Maynard N, McLean RG, McMichael T, Molyneux D, Morse SS, Norris DE, Ostfeld RS, Pearl MC, Pimentel D, Rakototiana L, Randriamanajara O, Riach J, Rosenthal JP, Salazar-Sanchez E, Silbergeld E, Thomson M, Vittor AY, Yameogo L, Zakarov V. 2004. Unhealthy landscapes: policy recommendations on land use change and infectious disease emergence. *Environmental Health Perspectives* 112(10):1092–1098. DOI:10.1289/ehp.6877. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1247383/pdf/ehp0112-001092.pdf>
- 42) Poulin R, Krasnov BR, Mouillot D. 2011. Host specificity in phylogenetic and geographic space. *Trends in Parasitology* 27(Issue 8):355–361. DOI:10.1016/j.pt.2011.05.003. <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S147149221100095X>
- 43) Poulin R, Mouillot D. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology* 126(Issue 5):473–480. DOI:10.1017/S0031182003002993. http://journals.cambridge.org/download.php?file=%2FPAR%2FPAR126_05%2FS0031182003002993a.pdf&code=919662fcf57bed7954f7b01a59f9543
- 44) Quan PL, Firth C, Conte JM, Williams SH, Zambrana-Torrel CM, Anthony SJ, Ellison JA, Gilbert AT, Kuzmin IV, Niezgoda M, Osinubi MOV, Recuenco S, Markotter W, Breiman RF, Kalemba L, Malekani J, Lindblade KA, Rostal MK, Ojeda-Flores R, Suzan G, Davis LB, Blau DM, Ogunkoya AB, Alvarez Castillo DA, Moran D, Ngam S, Akaike D, Agwanda B, Briese T, Epstein JH, Daszak P, Rupprecht CE, Holmes EC, Lipkin WI. 2013. Bats are a major natural reservoir for hepaciviruses and pegiviruses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110:8194–8199. DOI:10.1098/rspb.2014.2124. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.2124>
- 45) Rivard DH, Poitevin J, Plasse D, Carleton M, Currie DJ, Ward DH, Curriet DJ. 2000. Changing species richness and composition in canadian national parks 14(issue 4):1099–1109. DOI:10.1046/j.1523-1739.2000.98247x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1523-1739.2000.98247x/pdf>
- 46) Rubio AV, Avila-Flores R, Suzán G. 2014. Responses of small mammals to habitat fragmentation: epidemiological considerations for rodent-borne hantaviruses in the Americas. *EcoHealth*. DOI:10.1007/s10393-014-0944-9. <http://dx.doi.org/10.1007/s10393-014-0944-9>

- 47) Scordato ESC, Kardish MR. 2014. Prevalence and beta diversity in avian malaria communities: host species is a better predictor than geography. *The Journal of Animal Ecology* 83(issue 6):1387–1397. DOI: 10.1111/1365-2656.12246. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2656.12246/full>
- 48) Shannon CE. 1948. A mathematical theory of communication. *System Technical Journal*, 379–423.
- 49) Smith I, Broos A, de Jong C, Zeddeman A, Smith C, Smith G, Moore F, Barr J, Cramer G, Marsh G, Tachedjian M, Yu M, Kung YH, Wang LF, Field H. 2011. Identifying hendra virus diversity in pteropid bats. *PLoS ONE*, 6(9):e25275. DOI:10.1371/journal.pone.0025275. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0025275>
- 50) Streicker DG, Turmelle AS, Vonhof MJ, Kuzmin IV, McCracken GF, Rupprecht CE. 2010. Host phylogeny constrains cross-species emergence and establishment of rabies virus in bats. *Science* 329(5993):676–679. New York, NY, USA. DOI:10.1126/science.1188836. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20689015>
- 51) Suzán G, Marcé E, Giermakowski JT, Mills JN, Ceballos G, Ostfeld RS, Armién B, Pascale JM, Yates TL. 2009. Experimental evidence for reduced rodent diversity causing increased hantavirus prevalence. *PLoS ONE* 4(5):e5461. DOI:10.1371/journal.pone.0005461. <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0005461>
- 52) Svensson-Coelho M, Ricklefs RE. 2011. Host phylogeography and beta diversity in avian haemosporidian (*Plasmodiidae*) assemblages of the Lesser Antilles. *Journal of Animal Ecology* 80(issue 5):938–946. DOI:10.1111/j.1365-2656.2011.01837.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2656.2011.01837.x/full>
- 53) Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M, Jeltsch F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31(1):79-92. DOI: 10.1046/j.0305-0270.2003.00994.X. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x/full>
- 54) Tong S, Chern SWW, Li Y, Pallansch MA, Anderson LJ. 2008. Sensitive and broadly reactive reverse transcription-PCR assays to detect novel paramyxoviruses. *Journal of Clinical Microbiology* 46(8):2652–2658. DOI:10.1128/JCM.00192-08. <http://jcm.asm.org/content/46/8/2652.full>
- 55) Towner JS, Amman BR, Sealy TK, Reeder Carroll SA, Comer JA, Kemp A, Swanepoel R, Paddock CD, Balinandi S, Khristova ML, Formenty PBH, Albarino CG, Miller DM, Reed ZD, Kayiwa JT, Mills JN, Cannon DL, Greer PW, Byaruhanga E, Farnon EC, Atimnedi P, Okware S, Katongole-Mbidde E, Downing R, Tappero JW, Zaki SR, Ksiazek TG, Nichol ST, Rollin PE (2009). Isolation of genetically diverse Marburg viruses from Egyptian fruit bats. *PLoS Pathog* 5(7):e1000536. DOI:10.1371/journal.ppat.1000536. <http://journals.plos.org/plospathogens/article?id=10.1371/journal.ppat.1000536>
- 56) Ulrich DH, Almeida-Neto M, Gotelli NJ. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118(Issue 1):3–17. DOI:10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x/full>

- 57) Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475–505. DOI:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448. <http://www.annualreviews.org/doi/full/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>

Cuadro S1. Número de muestras y murciélagos por tipo de hábitat y región.

Región	Hábitat	No. de muestras	Murciélagos
Montes Azules	Conservado	253	127
	Fragmentado	142	79
	Perturbado	293	134
Calakmul	Conservado	152	129
	Fragmentado	65	38
	Perturbado	102	71
Ciudad de México	Fragmentado	10	5
	Urbano	49	25
Total		1067	608

Cuadro S2. Virus detectados en especies de murciélagos.
Virus, nombre de genotipo vial; N, Número de virus por especie de murciélago

Región	Habitat	Muestra	Especie	Virus	N
Montes Azules	Conservado	Oral	<i>Carollia sowelli</i>	Mex Cov 2	1
	Conservado	Oral	<i>Artibeus phaeotis</i>	Mex Cov 11a	1
	Conservado	Oral	<i>Artibeus phaeotis</i>	Mex Cov 11b	1
	Conservado	Oral	<i>Trachops cirrhosus</i>	HANTA 2	1
	Conservado	Rectal	<i>Lonchorhina aurita</i>	Mex CoV 3	1
	Conservado	Rectal	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Mex CoV 5a	1
	Conservado	Sangre	<i>Trachops cirrhosus</i>	PgV	1
	Conservado	Sangre	<i>Sturnira ludovici</i>	PgV 1	1
	Conservado	Sangre	<i>Artibeus toltecus</i>	PgV.G1	1
	Fragmentado	Rectal	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Mex CoV 5a	1
	Fragmentado	Sangre	<i>Eptesicus fuscus</i>	Mex CoV 6	1
	Perturbado	Oral	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 1	1
	Perturbado	Oral	<i>Carollia sowelli</i>	HANTA 2	1
	Perturbado	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 1	1
	Perturbado	Sangre	<i>Choeroniscus godmani</i>	PgV	1
	Perturbado	Sangre	<i>Glossophaga commissarisi</i>	PgV.G2	1
	Perturbado	Sangre	<i>Carollia perspicillata</i>	PgV.H3	1
Calakmul	Conservado	Rectal	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Mex CoV 5b	2
	Conservado	Rectal	<i>Artibeus lituratus</i>	Mex CoV 5b	3
	Conservado	Rectal	<i>Artibeus lituratus</i>	Mex CoV 11b	1
	Conservado	Rectal	<i>Artibeus phaeotis</i>	Mex CoV 11b	1
	Conservado	Rectal	<i>Artibeus phaeotis</i>	PMV 2	1
	Fragmentado	Rectal	<i>Carollia perspicillata</i>	Mex CoV 1	1
	Fragmentado	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 1	1
	Fragmentado	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 2	1
	Fragmentado	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 5b	1
	Fragmentado	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	HANTA 1	1
	Fragmentado	Rectal	<i>Artibeus jamaicensis</i>	Mex CoV 4	1
	Fragmentado	Rectal	<i>Artibeus lituratus</i>	PMV 1	1
	Fragmentado	Rectal	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Mex CoV 9	1
	Perturbado	Rectal	<i>Carollia perspicillata</i>	Mex CoV 1	1
	Perturbado	Rectal	<i>Carollia sowelli</i>	Mex CoV 2	1
	Perturbado	Rectal	<i>Artibeus lituratus</i>	Mex CoV 11a	1
	Perturbado	Rectal	<i>Pteronotus parnellii</i>	Mex CoV 10	1
Perturbado	Sangre	<i>Carollia sowelli</i>	HANTA 1	1	
Greater Mexico City	Fragmentado	Rectal	<i>Myotis velifer</i>	Mex CoV 7	1
	Urbano	Rectal	<i>Myotis velifer</i>	Mex Cov 7	2
	Urbano	Rectal	<i>Tadarida brasiliensis</i>	Mex CoV 8	3
	Urbano	Rectal	<i>Nyctinomops macrotis</i>	PgV.K1	1
	Urbano	Blood	<i>Nyctinomops macrotis</i>	PgV.K1	1

Cuadro S3. Especificidad del hospedero por genotipo de virus (HSI), medido como la diversidad filogenética de la comunidad del hospedero. (S) = Riqueza de hospederos.

Virus	HSI	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

Cuadro S4. Disimilitud múltiple por región. Se muestran los componentes de la diversidad beta (β_{SOR}) y diversidad beta filogenética ($P\beta_{SOR}$) de recambio (SIM) y anidación (SNE).

Región	Hospedero						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
Ciudad de México	0.60	0	0.60	0.45	0	0.45	0.50	0	0.50

Material suplementario

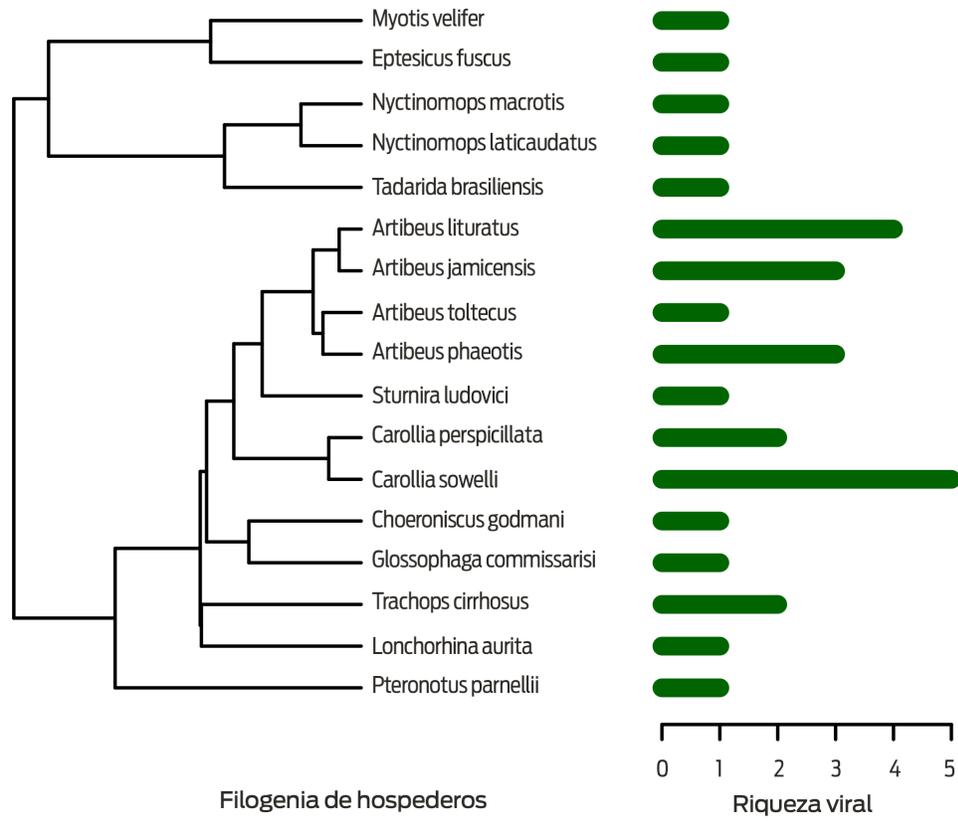


Figura S1. Filogenia de los hospederos y riqueza viral por hospedero.