



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Diferenciación de nicho promovido por el cambio climático
y el factor antropogénico: el caso de *Desmodus rotundus*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

César Emiliano Escalona Prado

DIRECTORA DE TESIS :
Dra. Niza Gámez Tamariz



Ciudad Universitaria, Cd.MX., 2018



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

Gracias a mi Directora de Tesis, Dra. Niza Gámez Tamariz, por siempre ser una persona accesible, así pues gracias por la motivación y la paciencia durante la realización de éste proyecto de tesis. Ha sido un gusto contar con su guía y apoyo.

Gracias a mis sinodales, Dra. Livia Socorro León Paniagua, Dra. Susette Samí Castañeda Rico, Dr. Elkin Alexi Noguera Urbano y M. en C. Roberto Emiliano Trejo Salazar por su atenta lectura, así como por sus valiosos comentarios y correcciones.

Gracias a todas las personas que de una u otra manera han sido claves en mi vida académica y por extensión en mi vida personal, especialmente gracias a Paola por acompañarme durante toda la carrera siendo mi amiga inseparable.

Quiero agradecer infinitamente a mi familia y amigos, con especial dedicación a mis padres Andrea y César y a mi hermana por su apoyo incondicional, también de forma muy afectuosa quiero agradecerle a mis abuelos, Licha y Oso por su cariño y por siempre estar al pendiente de mi.

Índice general

Introducción	4
El cambio en el clima y el paisaje.....	4
Cambio antropogénico, América cómo caso específico.....	5
El caso de <i>Desmodus rotundus</i>	7
Teoría de nicho.....	10
Sobre la distribución de las especies.....	10
Modelos de distribución y modelos de Nicho.....	12
Diferenciación de Nicho.....	15
Objetivo	17
Objetivo general.....	17
Objetivos particulares.....	17
Método	18
Área de Estudio.....	18
Bases de datos.....	18
Capas ambientales.....	20
Modelado de Nicho ecológico.....	20
Diferenciación de Nicho, Análisis de Puntos.....	22
Resultados	24
Discusión	29
El clima como un factor determinante en la distribución de <i>Desmodus</i> durante el Pleistoceno.....	29
Nuevas presas y modificación del hábitat.....	32
Consideraciones a futuro.....	34
Conclusiones	35
Bibliografía	36

Introducción

El cambio en el clima y el paisaje

A lo largo del tiempo geológico han existido constantes fluctuaciones en la temperatura y en el clima global, dichas variaciones en el clima comprenden un amplio rango espacio-temporal, que abarca desde decenas hasta miles o millones de años (Cronin, 2009). Diversas evidencias respaldan la existencia de las distintas modificaciones climáticas que se han suscitado a lo largo de la historia de la tierra.

Algunas de las evidencias son, los sedimentos marinos y lacustres, las capas de hielo, los glaciares, registros fósiles de corales y árboles, así como estalagmitas. Éstas evidencias ayudan a comprender las modificaciones sucesivas del clima en la tierra, por mencionar algunos ejemplos, el nivel del mar es sumamente susceptible a los cambios de temperatura, durante periodos cálidos aumenta debido al derretimiento de los polos y en los fríos disminuye gracias al congelamiento de las capas de hielo, modifica la amplitud de las costas, lo cual moviliza biota marina a tierra firme y viceversa. También cabe mencionar los patrones pluviales a nivel mundial también se modifican de forma abrupta ante un incremento o disminución en el nivel del mar.

Las cantidades de CO_2 son otro factor sumamente sensible a las modificaciones en el clima, a partir de los gases atrapados en los glaciares es posible darse una idea de las características de atmósferas primitivas, con esto ha sido posible detectar un patrón en el aumento de CO_2 y otros gases de efecto invernadero durante periodos de temperaturas más altas, y por el contrario una reducción del mismo durante periodos más fríos.

A partir de la comprensión y análisis de este tipo de evidencias aunado a la capacidad de análisis en laboratorio y al desarrollo de modeladores numéricos se ha

logrado generar planos confiables respecto a cómo se ha modificado el clima a lo largo de las eras geológicas (Summerhayes , 2011).

Los cambios ambientales pueden desencadenar distintos procesos que influyen en el desarrollo, adaptación o extinción de las especies, así como en cambios en el funcionamiento de los ecosistemas, por ejemplo la modificación de los ciclos tróficos, alteraciones en el proceso de degradación de materia orgánica, así como cambios en el tipo e intensidad de las interacciones bióticas dentro de los ecosistemas.

Así mismo, los cambios climáticos también modifican los ciclos de los nutrientes, el flujo de agua, las tasa de sedimentación. En general, los cambios climáticos modificarán la estructura y distribución de los ecosistemas a lo largo del tiempo (IPCC,2002).

Cambio antropogénico, América cómo caso específico

Desde muy temprano el ser humano ha tenido injerencia en la transformación de su entorno, existe evidencia fósil que nos permite hacer suposiciones respecto al impacto de los primeros humanos, estudios sobre las extinciones en Norte América del Pleistoceno apuntan a las invasiones humanas en el norte del continente como parte de las causas de la desaparición de especies, junto con cambios climáticos severos, modificaciones en la estructura vegetal, enfermedades y desastres naturales (Grayson 2007) y (Soto-Centeno y Steadman, 2015). Conforme la historia humana fue avanzando distintos grupos humanos fueron adquiriendo nuevos conocimientos y generando tecnologías que les permitieron aumentar su capacidad para modificar su entorno.

A principios del siglo XVI en América inició un proceso que modificaría de manera significativa las poblaciones humanas, el entorno natural y la relación humano naturaleza en el continente. En el año 1492, una expedición capitaneada por Cristóbal

Colón arribó a un territorio desconocido para los europeos, que posteriormente sería llamado América, el “descubrimiento” de este continente desató una carrera entre las potencias colonialistas europeas, las cuales emprendieron campañas de exploración, conquista y colonización en América.

Durante el periodo colonial se estableció un esquema colonialista, bajo el cual se priorizó la minería, actividad económica que hasta ese momento era secundaria en América. Dicho fenómeno tuvo repercusiones ambientales considerables la modificar el paisaje de las nuevas zonas mineras. Además, durante el periodo colonial nuevas plantas y animales llegaron al territorio americano, por lo cual se modificaron los patrones de cultivo al mismo tiempo que se comenzaron a modificar zonas de bosques y selvas con el fin de obtener tierras para el desarrollo de la crianza y aprovechamiento de las nuevas especies introducidas entre las cuales destaca el ganado bobino.

Casi dos siglos y medio después de la llegada de Cristóbal Colón a América, se comienzan a gestar una serie cambios técnicos, económicos, políticos y culturales, a los cuales se les conoce como revolución industrial, a partir de este periodo se intensificaron los proceso productivos, se incrementó la demanda y consumo de combustibles, liberando una mayor cantidad de dióxido de carbono a la atmósfera. Según datos de la “Royal Society” y “US National Academy of Sciences”, se tiene registro que a partir del siglo XIX hasta el 2012 ha aumentado en un 40 % la captación de gases de efecto invernadero en los glaciares, lo cual coincide con el progresivo aumento en la actividad humana y el aumento en el consumo de combustibles fósiles.

En América Latina la influencia de los procesos globales de aceleración económica y tecnológica durante la primera mitad del siglo XX modificó los patrones de producción, propició un aumento en las poblaciones urbanas, así como modificaciones en el patrón de consumo, por ejemplo en México entre 1940 y 1950 la producción de leche aumentó prácticamente al doble, de 1,326,890 a 2,615,701 litros (Saucedo,1984). Este crecimiento acelerado en la demanda y producción de productos

pecuarios aumentó significativamente las superficies dedicadas al desarrollo de actividades ganaderas e incrementó considerablemente el número de cabezas de ganado (Voigt y Kelm, 2006).

El caso de *Desmodus rotundus*

Desmodus rotundus (*Phyllostomidae*), también conocido como murciélago vampiro o vampiro común ha sido uno de los murciélagos más paradigmáticos en la historia y estudio de los quirópteros por sus características únicas dentro del grupo, su reputación como murciélago vampiro ha sido una determinante fundamental para el imaginario colectivo contemporáneo. En la mitología prehispánica los murciélagos formaban parte del panteón de varios pueblos, siendo deidades reiteradas para diversas culturas, asociados con la noche, el inframundo, la decapitación, la fertilidad y la muerte. Además de las concepciones prehispánicas, los murciélagos hematófagos fueron asociados con mitos y leyendas del viejo mundo, por su dieta sanguinivora los desmodontinae fueron relacionados al vampirismo, lo satánico y lo oscuro, con lo que estas especies quedaron marcadas como animales terroríficos y desagradables, rodeados de supersticiones (Villa, 1990). Fuera de los mitos y leyendas que han surgido en referencia a los vampiros existen problemáticas reales relacionado a cuestiones de salud y economía.

El vampiro común, se distribuye únicamente en el continente Americano, puede ser encontrado desde México hasta Chile y Argentina, así pues dicha especie se ha registrado desde el nivel del mar hasta los 2000 m de altitud (Galaz et al, 2009). Dadas las características metabólicas de la especie, *D. rotundus* tiene como limitante ambiental zonas que durante los meses de invierno presenten temperaturas por debajo de los 15°C (Lee, 2012). Estudios de laboratorio relacionados a los niveles metabólicos del murciélago vampiro determinaron que el costo calórico promedio para un murciélago de 42 gramos es alrededor de 26 kcal al día, del cual, la mayor parte se gasta en su hemostasis y su alimentación, si éste murciélago se encontrara

bajo temperaturas más frías, el costo de su termo regulación aumentaría y con esto su requerimiento energético, lo cual sería un problema para éste tipo de organismos ya que su gasto energético está limitado a la cantidad de alimento que pueden y transportar durante el vuelo (Mcnab, 1973), así mismo existen indicios que permiten afirmar que esta especie prefiere zonas con un índice menor al 45% de humedad ambiental (Flores-Crespo y Arellano-Sota, 1991).

Desmodus rotundus puede adaptarse a una amplia variedad de refugios, pueden habitar en cuevas (Greenhall et al., 1983), cavidades de los árboles (Wikilson, 1984 y 1985), así como en casas abandonadas y minas. Por lo general, se congregan en colonias conformadas desde apenas veinte organismos hasta cientos de ellos. La vida colonial de los vampiros cuenta con una estructura social, en la cual distintos miembros del grupo presentan modos diferentes de interrelacionarse dependiendo de su género (macho o hembra), edad y rango dentro del grupo. Dicha estructura ha sido de gran interés ya que dentro de sus comportamientos muestran una estructura compleja de interrelación en la que el altruismo entre individuos está presente (Wikilson, 1984, 1985).

Desmodus rotundus junto con *Diphylla ecaudata* y *Diaemus youngi*, componen las especies vivas de la subfamilia Desmodontinae, y son los únicos mamíferos hematófagos conocidos. De las tres especies, *D. rotundus* es la que cuenta con una distribución más amplia y poblaciones más grandes, el color de su pelaje varía de rojizo a negruzco, con una amplia gama de coloraciones en la pigmentación del pelaje, el pelaje del vientre es más claro; presenta la hoja nasal modificada, los ojos son grandes y las orejas puntiagudas, el labio leporino y la lengua tiene surcos laterales que facilitan la ingesta de sangre (Greenhall et al., 1983).

La dieta de *D. rotundus* se basa estrictamente de sangre, principalmente de sangre de ganado vacuno (Delpietro et al., 1992), estudios indican que su dieta se amplía a otros animales de ganado como caballos, cerdos, mamíferos silvestres de tamaño mediano o grande como el tapir, el venado, pecaríes, capibaras, agutí por

mencionar solo algunos, así como aves de corral y silvestres (Bobrowiec et al., 2015), (Mialhe 2014), (Sánchez-Cordero et al., 2010) .

El parasitismo nocturno de los vampiros hacia el ganado ha representado un problema en la producción ganadera en América Latina (Turner, 1995); principalmente por la transmisión del virus de la rabia. En el año de 1968 se contabilizaron 500,000 reses muertas por rabia transmitida por vampiros (Arellano-Sota 1988), además de la rabia, las mordeduras pueden ocasionar otras enfermedades y , generar infecciones secundarias. Reportes indican bajas en la producción de leche y anemia en las reses parasitadas, aun así no se ha llegado a un consenso respecto a los efectos de la pérdida de sangre en el ganado vacuno (Lee, 2012). Debido a este tipo de incidentes desde mediados del siglo XX se han realizado diversas campañas con el fin de reducir las pérdidas de ganado relacionadas con esta causa (Flores-Crespo, 1998).

La historia natural de *D. rotundus* ha sido sumamente influenciada por los fenómenos antropogénicos; su dieta, su conducta y su distribución se han modificado en respuesta a fenómenos humanos. En cuanto a la distribución espacial de *D. rotundus* se ha sugerido que parte importante de su distribución actual está relacionada con las áreas de producción pecuaria, especialmente a zonas ganaderas (Lee, 2012).

Para la historia reciente de la especie, se pueden distinguir dos periodos que fueron significativos en la modificación de la distribución de sus poblaciones. El primero es el registrado durante el periodo colonial en el continente americano, a partir de la introducción del ganado vacuno, que para los vampiros representó un constante suministro de presas de fácil acceso (Massad et al., 2001). El segundo periodo, es a partir de la segunda mitad del siglo XX en la que se generó un considerable aumento en la producción pecuaria en México y América Latina (Saucedo,1984).

Teoría de nicho

Sobre la distribución de las especies

El área de distribución de una especie es resultado de su historia ecológica y evolutiva (Brown, 1995). Existen distintos factores como competencia, disponibilidad de recursos, modificaciones en los ciclos naturales entre otros, que modifican los patrones locales de distribución de las especies. Dichos factores actúan con distinta intensidad y persistencia a lo largo de la historia natural de las especies. En este sentido, diversos autores han planteado distintas ideas que explican la distribución de las especies y los factores que las limitan. Hutchinson (1957) define el nicho ecológico como una propiedad intrínseca de las especies, que se entiende como el hipervolumen de “n” dimensiones, en donde cada dimensión representa una respuesta de la especie a alguna variable.

Al sumar un número “n” de variables independientes se estructura el espacio multidimensional en el cual están incluidas todas las características ambientales que permiten a una especie permanecer de manera no efímera. A este volumen se le conoce como nicho fundamental (Hutchinson, 1957).

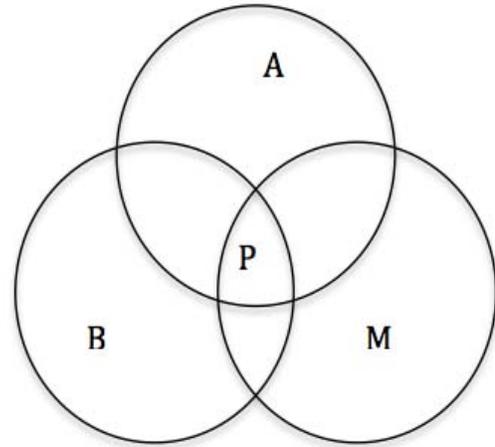
Para Pulliman (2000) es posible determinar tres tipos de factores que definen el espacio geográfico ocupado por las especies:

1) Los factores abióticos, en los que se consideran aspectos ambientales y climáticos como: humedad y temperatura, así como características del terreno; es decir aglomera al conjunto de características físicas del medio que están relacionadas con el desempeño fisiológico de las especies.

2) Los factores bióticos, refiriéndose al conjunto de interacciones interespecíficas de las cuales dependerá el mantenimiento de las poblaciones para una

especie. Estas interacciones pueden ser de tipo positivo, es decir, que beneficien el estado de las poblaciones, por ejemplo, relaciones de mutualismo o de tipo negativas, las cuales afectan las poblaciones como depredación, o parasitismo o competencia.

3) Finalmente, la capacidad de dispersión de las especies, la cual está definida por la vagilidad del taxón y por las limitantes geográficas para la dispersión. Estos tres elementos definidos por Pulliman (2000) son equivalentes a los expuestos en el modelo BAM de Soberón y Peterson (2005) (Fig. 1).



Un diagrama de Venn es una herramienta gráfica que se emplea para expresar colecciones de conjuntos y como estos se relacionan entre sí. En el modelo BAM se utiliza dicha herramienta para exponer de forma gráfica los siguientes conceptos; en este caso tenemos tres conjuntos: “A” representa el conjunto de condiciones ambientales apropiadas para una especie, a este conjunto también se le puede definir como la expresión geográfica del Nicho fundamental; “B” que representa las interacciones bióticas adecuadas para la supervivencia de una especie y “M” que contiene las regiones accesibles para una especie, es decir los sitios que puede colonizar a partir de sus áreas de distribución originales.

la supervivencia de una especie, también se puede entender como el NF de una especie; B representa en conjunto de interacciones bióticas necesarias para la el mantenimiento de una especie; M representa el conjunto de áreas accesibles para una especie, P es la intersección entre A, B y M y representa la distribución geográfica de una especie. Diagrama basado en (Soberón y Peterson 2005).

La intersección de A y B se puede comprender como la interacción de las zonas del mundo que presentan las condiciones ambientales propicias para una especie en conjunto con las interacciones bióticas necesarias para el desarrollo de la

misma, las áreas asociadas cuentan con la colección necesaria de variables para permitir que una especie se desarrolle. Aun así, dichas áreas, no han sido alcanzadas o exploradas por la especie, debido a diversas causas. Por otra parte, la interacción entre los conjuntos A, B y M se denomina “P” y será la región en la que existen las condiciones bióticas y abióticas adecuadas para una especie y además será accesible para dicha especie. Por lo tanto, P es la expresión de la distribución geográfica de una especie. (Soberón y Peterson, 2005).

Si bien el modelo BAM describe los principales elementos que definen el nicho de los taxones, es un modelo que no integra al componente evolutivo. Y es precisamente este, el que en gran medida determina la dinámica de la topología adaptativa de las poblaciones ante los cambios en el ambiente, ya sea de carácter físico/climático o del componente biótico. Es decir, es necesario contemplar la capacidad de las especies para adaptarse al medio ya que dependiendo de esta capacidad una especie podrá sobreponerse o no a los cambios en el medio (Soberón y Peterson, 2005).

Modelos de distribución y modelos de Nicho

Como ya se mencionó, las especies se distribuyen de manera desigual a lo largo del planeta, dicho fenómeno no ha pasado desapercibido por los estudiosos de la vida y ha generado desde hace mucho tiempo estudios y propuestas al respecto. A mediados de siglo XVIII Bufón hace una de las propuestas más significativas para la Biogeografía, al comparar las biotas americanas y del viejo mundo, se percata de que existe una importante diferencia entre la composición de especies en ambos continentes. Inclusive en zonas donde el ambiente es similar, este descubrimiento hace evidente dos conceptos importantes, el primero es que las especies no están distribuidas de manera aleatoria por el planeta y; segundo que las especies cuentan con límites de distribución que se diferencian entre sí (Papavero et al., 2004). Desde

entonces hasta la fecha la distribución de las especies ha sido un concepto recurrente y de importancia considerable en los estudios biológicos.

A grandes rasgos, el área de distribución se puede entender como una fracción del espacio geográfico en la que se encuentra presente una especie. Ahora bien el concepto aunque concreto involucra una serie de procesos y patrones con un grado de complejidad notable; existen modificaciones del espacio geográfico que una especie puede ocupar a lo largo del tiempo, las cuales son resultado de las interacciones entre la geografía, las características ambientales, las relaciones ecológicas y fenómenos evolutivos que suceden conforme el transcurso del tiempo. Por lo tanto, lo que comprendemos como el área de distribución para una especie resulta ser en realidad una aproximación de la realidad, específica para un momento en particular de la historia evolutiva y biogeográfica de la especie (Zunino y Zullini, 2003).

A partir de un enfoque de nicho ecológico podemos entender que presencia o ausencia de una especie se encuentra determinada por su respuesta fisiológica y evolutiva ante el mosaico de características bióticas y abióticas presentes a lo largo de su distribución (Milesi y López, 2005). Con el desarrollo teórico de nicho ecológico y mediante la comprensión de los factores involucrados en el mismo, se han diseñado herramientas computacionales que conjuntan algoritmos matemáticos y sistemas de información geográfico (SIG) con el fin de estimar y proyectar geográficamente la distribución potencial de las especies.

Un modelo de distribución de especies y/o un modelo de nicho ecológico es una representación del ideal ambiental para una especie incluida en un espacio geográfico (Guisan y Zimmermann, 2000). Ahora bien, existen distintos métodos para generar dichas representaciones cartográficas, en general se pueden encontrar las siguientes similitudes. En la generación de un modelo se emplean datos geográficos (coordenadas) que indican la presencia o ausencia de una especie, además de esto se

emplea información del medio, ya sean datos ambientales en general, climáticos o de algún otro tipo dependiendo el método.

A partir de presencias de la especie, variables ambientales y uno o varios algoritmos se establece un área de distribución que deriva del área ocupada conocida. Es decir los puntos geo referenciados y/o la relación de estos con los valores ambientales asociados al espacio geográfico ocupado por la especie, permiten predecir los sitios idóneos para la especie o su distribución potencial (Peterson, 2001).

Existen una gran variedad de métodos para generar modelos, algunos se enfocan en los registros de presencia, a partir de los cuales van construyendo el modelo, dentro de este tipo de modeladores podemos encontrar BIOCLIM (Busby, 1986) y DOMAIN (Walker y Cocks, 1991) que emplean algoritmos de tipo descriptivo para analizar datos de presencia e información geográfica o climática.

Para un gran número de casos de estudio los datos de ausencia son limitados, por lo que en la gran mayoría de los casos se trabaja únicamente con datos de presencia (PO, por sus siglas en inglés presence-only data). Uno de los programas más utilizados para generar mapas de distribución potencial a partir de datos de presencia es el algoritmo Maxent (Phillips et al., 2006) dicho programa se basa en el criterio de máxima entropía, y está pensado para generar predicciones o inferencias a partir de información incompleta.

El algoritmo Maxent genera modelos a partir de datos ambientales o climáticos, y datos PO. Es decir, los puntos geográficos conocidos para una especie. Dependiendo de la asociación entre los PO y los datos ambientales, los cuales pueden estar representados en celdas, el programa determina la idoneidad para cada celda y lo expresa como una función de variables para cada una de las celdas de la rejilla. Las celdas que presenten valores altos en sus funciones son aquellas que presentan características más cercanas a la idoneidad ambiental para la especie, a partir de esto Maxent determina la probabilidad de distribución de la especie buscando la

probabilidad de máxima entropía, es decir la distribución más extendida o uniforme pero al mismo tiempo se ajuste a las restricciones impuestas por las “información incompleta” es decir las zonas que no se encuentran ocupadas por la especie(Phillips et al., 2011).

Diferenciación de Nicho

El conservadurismo de nicho se comprende como la tendencia a mantener los requerimientos ecológicos durante varias generaciones (Wiens y Graham, 2005), de tal manera que el nicho de una especie puede permanecer inalterado o bien modificarse de forma paulatina a lo largo de miles de años (Webb et al., 2002) y (Ackerly,2004).

Análisis biográficos históricos así como estudios donde se predicen distribuciones potenciales para especies invasoras (Peterson y Vieglais, 2001) sugieren que las especies en general presentan nichos relativamente conservativos, siendo ésta una tendencia en aves y mamíferos (Peterson et al., 1999),(Peterson y Vieglais, 2001).

El concepto de conservadurismo de nicho ha sido sumamente empleado desde su origen, especialmente en lo referido a estudios de distribución de especies (Wiens y Graham, 2005), en especial en estudios que buscan predecir la distribución de especies a lo largo del tiempo y el espacio. A pesar de lo anterior, es claro que los nichos no permanecen estáticos respecto al tiempo, al contrario los nichos claramente evolucionan (Peterson y Holt, 2003).

En general los modelos de distribución de especies emplean el concepto de nicho postulado por Hutchinson, que comprende al Nicho como la combinación de características ambientales, en la cual las poblaciones de una especie se mantienen bajo una tasa de crecimiento positivo(Araújo y Guisan 2006) Hutchinson, distingue

entre Nichos, nombra Nicho fundamental a los requerimientos fisiológicos de una especie para que sus poblaciones se mantengan con un crecimiento positivo y Nicho realizado el cual comprende la porción del Nicho fundamental en la que las poblaciones de una especie mantiene su crecimiento poblacional positivo a pesar de las limitantes derivadas de la competencia intraespecífica. (Silvertown, 2004) y (Pulliam, 2000).

De tal forma la diferenciación de nicho puede ser derivada cualquier cambio en las interacciones bióticas de una especie (Davis et al., 1998), de tal modo que el nicho realizado de una especie puede ser modificado por ejemplo por la invasión de una especie exótica o la extinción de alguna de sus presas. Existe también la posibilidad de que durante la diferenciación de nicho se modifiquen tanto el nicho realizado como el fundamental, por ejemplo cuando una especie amplía su distribución y su tolerancia genética a ciertas condiciones ambientales actúa en respuesta a la selección natural (Pearman et al., 2008).

Idealmente en caso de que se quisiera obtener un modelo basado en el nicho fundamental sería necesario partir de información empírica que delineara únicamente los requerimientos fisiológicos de la especie, aún así existen pocos estudios que desarrollen este tipo de métodos. Por el contrario, la mayoría de las veces al desarrollar un modelo de distribuciones de especies, se utilizan las distribuciones conocidas, es decir se emplean los datos recabados en campo acerca de la distribución geográfica de los organismos de una especie, de tal forma reflejan las interacciones bióticas de las poblaciones donde fueron obtenidos y por ende proporcionan información particular acerca del nicho realizado (Pearman et al., 2008).

Objetivo

Objetivo general

Evaluar si el nicho ecológico de *Desmodus rotundus* se ha modificado desde el periodo que abarca el último máximo interglaciar hasta el presente.

Objetivos particulares

- Generar el modelo de nicho de *Desmodus rotundus*, a partir de los datos climáticos del presente y los registros actuales de su distribución conocida.
- Generar el modelo de nicho de *Desmodus rotundus*, a partir de los datos climáticos del Último Máximo Interglaciar y los registros fósiles de su distribución.
- Cuantificar diferenciación de nicho entre los modelos de *Desmodus rotundus* para las dos temporalidades mencionadas anteriormente.

Método

Área de Estudio

El área de estudio corresponde al total de la distribución conocida de *Desmodus rotundus* así como los restos fósiles de *Desmodus*, abarca el sur de Estados Unidos, México, Centroamérica y gran parte de Sudamérica, conformando un polígono con coordenadas límite en 125°W 40° S y 25°W 40° N.

Bases de datos

Para la generación de modelos se emplearon registros georreferenciados para *D. rotundus*, con fecha de registro posterior a 1950, con el fin de considerar registros con una referencia geográfica fiable, así pues los datos obtenidos a partir de dicha fecha coinciden con los procesos de expansión ganadera en América (FAO 2010) y (Armenteras et al., 20179) . Los datos fueron extraídos de Global Biodiversity Information Facility (<http://www.gbif.org/>). De los datos obtenidos, se omitieron aquellos que no contaran con datos de latitud y longitud, así como los que no estuvieron dentro de la distribución conocida para la especie. Posteriormente, utilizando R (<https://www.r-project.org/>) se generó un mapa de puntos con el fin de constatar la concordancia de las coordenadas con el área de estudio determinada.

Los datos fósiles empleados fueron recabados de GBIF y The Paleobiology Database (<https://paleobiodb.org/#/>). Así mismo, se generó una búsqueda bibliográfica con el fin de aumentar la robustez de los datos y completar los registros, Durante la recopilación de registros se tomó la decisión de abarcar todo el género *Desmodus*. En la actualidad *D. rotundus* se considera el único miembro vivo del género, aún así se han reportado tres especies más, las cuales solamente son conocidas por

sus restos fósiles, *Desmodus stocki* (Jones, 1958) , *Desmodus draculae* (Morgan et al., 1988) y *Desmodus archaeodaptes* (Morgan et al., 1988).

De las especies fósiles, *D. stocki* y *D. draculae* resultan ser más robustas y grandes en comparación con los murciélagos vampiros modernos (Morgan et al., 1988) y (Morgan, 1991), *D. archaeodaptes* pese a ser la más antigua de las especies fósiles registradas (Plioceno) cuenta con un rango de talla y morfología muy similar al de los vampiros comunes.

Al considerar la similitud entre sí de las especies fósiles y al sumarlo con las semejanzas encontradas con los murciélagos vampiros actuales cabe la posibilidad de considerar que las diferencias de talla y forma de éstas especies en realidad podrían estar representando variaciones geográficas o temporales de una (Czaplewski y Peachey 2003) y (Suárez 2005), lo cual se vuelve más plausible al tomar en cuenta que las variaciones reportadas para la especie (*D. rotundus*) revelan que la mayor diferenciación entre sus poblaciones está referida a la variación de tamaño (Martins y Hube 2012). Así mismo se conoce que el grupo de los yangopterochiroptera, las variaciones morfológicas más evidentes pueden ser comprendidas como resultado de un aumento en la talla (Gunnell y Simmons 2005), lo cual justamente puede reflejar las ligeras modificaciones morfológicas reportadas dentro de las distintas especies fósiles.

Los datos recabados se contrastaron con la bibliografía disponible para los fósiles del género, se constató que los puntos en el mapa correspondieran con las ubicaciones geográficas reportadas para los yacimientos, para lo cual se empleó GEOlocate v. 3.22 (<http://www.museum.tulane.edu/geolocate/>). En cuanto a la temporalidad, se eligieron los fósiles con una datación correspondiente al Pleistoceno tardío, eximiendo todos aquellos fósiles pertenecientes a periodos anteriores.

Capas ambientales

Para la generación de modelos y el procesamiento de datos se emplearon las capas de WorldClim 1, (<http://www.worldclim.org/>) en específico se emplearon las diecinueve capas bioclimáticas para datos del presente (Hijmans et al., 2005) y las diecinueve capas bioclimáticas para el último periodo interglaciario (LIG por sus siglas en inglés ~120,000 - 140,000 años antes de nuestra era) (Otto-Bliesner et al., 2006). En ambos casos las variables bioclimáticas son derivadas de la medición de la temperatura y precipitación, con la finalidad de generar datos con una mayor significancia biológica, las variables muestran tendencias anuales, estacionales y factores ambientales limitantes extremos (Hijmans et al., 2005).

Los dos grupos de capas climáticas se emplearon a una resolución de 30 segundos (~1 km²). Cada una de las capas se recortó empleando las mismas coordenadas extremas (125°W 40° S y 25°W 40° N), abarcando la distribución geográfica conocida del murciélago vampiro.

Modelado de Nicho ecológico

Se realizaron modelos empleando en conjunto de 19 variables bioclimáticas, tanto para el modelo de presente (registros del presente), como para el LIG (registros de fósiles). Los modelos se ejecutaron en Maxent (Phillips et al., 2006) (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>), con un porcentaje de aleatoriedad de 20%. En dichos modelos se ejecutó una prueba de Jackknife previa que evaluó las variables con mayor contribución al modelo (Tabla 1 y 2) (Lee et al., 2012).

Tabla 1. Variables bioclimáticas seleccionadas a partir del análisis de Jackknife para el modelo general con datos de presente.

Código	Variables Bioclimáticas	Porcentaje de contribución
11	Temperatura media en el cuarto más frío	21.9
4	Temperatura estacional	21.1
15	Precipitación estacional (coeficiente de variación)	20.5
3	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (* 100)	10
18	Precipitación en el cuarto más cálido	5.8
13	Precipitación en el mes más húmedo	4.8

Tabla 2. Variables bioclimáticas seleccionadas a partir del análisis de Jackknife para el modelo general con datos de LIG.

Código	Variables Bioclimáticas	Porcentaje de contribución
8	Temperatura media en el cuarto más húmedo	33.1
6	Temperatura mínima en el mes más frío	19.8
19	Precipitación en el cuarto más frío	15.5
16	Presentación en el cuarto más húmedo	13.2
3	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (* 100)	3
4	Temperatura estacional	2.9
18	Presentación en el cuarto más cálido	2.5

A partir de los datos de presencia procesados y las capas bioclimáticas seleccionadas se generaron dos nuevos modelos de nicho ecológico, ambos modelos se ejecutaron con un porcentaje de aleatoriedad de prueba de 20% y en ambos casos se aplicaron treinta replicas utilizando el método Bootstrap. En cuanto al modelo para el presente se empleó un multiplicador de regularización de 0.7 con el fin de aumentar el nivel de enfoque obtenido y, con el fin de evitar la sobre estimación espacial del nicho ecológico. También se tomó en cuenta el número de datos referentes a la especie y se le ordenó al programa evitar la extrapolación entre puntos. Para el modelo referente a los registros fósiles se empleó un índice de regularización de 1. Para este modelo se le ordenó al programa realizar represión de datos de forma que el programa diferencie

las zonas climáticas del paisaje que se encuentran fuera del rango de entrenamiento del modelo original.

Para medir la eficacia predictiva de los modelos de Maxent mediante el área bajo la curva (por las siglas en inglés *area under the curve*), el cual es una medida independiente de la capacidad de los modelos para discriminar entre presencias y ausencias, así como un método estándar para evaluar la precisión de los modelos (Fielding y Bell 1997).

A partir de los modelos se desarrollaron proyecciones a escenarios climáticos distintos. En el caso del modelo de presente se realizó una proyección al pasado específicamente al último periodo interglaciar. A su vez con el modelo generado a partir de datos del LIG se generó una proyección hacia el presente. Con base en estas proyecciones se buscó observar como los datos del modelo se ajustarían geográficamente a condiciones ambientales en temporalidades distintas a las de los modelos originales (Pearson y Dawson, 2003) y (Araújo et al., 2005).

Diferenciación de Nicho, Análisis de Puntos

Se generó un análisis multivariado de varianza (MANOVA) en la plataforma R (<https://www.r-project.org/>), con el propósito de conocer las diferencias significativas entre los modelos de nicho (Zhang et al., 2014). Para la realización de esta prueba se realizó un muestreo de un millón de puntos sobre el mapa de idoneidad obtenida para el presente, así como un millón de puntos para el mapa obtenido de la proyección hacia el presente con datos de la LIG. El muestreo de los puntos fue específico para las áreas que ocupan las manchas de idoneidad ambiental recortadas en un 10 percentil con la intención de reducir el efecto de errores tales como registros erróneos, poblaciones efímeras, migraciones o la presencia de condiciones inusuales dentro alguna celda (Morueta-Holm, 2010).

Para ambos conjuntos de puntos se extrajeron los valores de las capas bioclimáticas del presente, previamente seleccionadas para la realización de los modelos (Tabla 1 y 2). Posteriormente los valores fueron comparados usando a las variables de respuesta en función del comportamiento de los modelos relativo al presente y al último máximo interglaciar. Posteriormente para observar el efecto particular entre variables de respuesta y los comportamientos temporales se realizaron pruebas ANOVA para cada conjunto de las variables bioclimáticas.

Se realizó una comparación entre las zonas de habitabilidad según lo obtenido mediante el modelo de datos del presente y la proyección al presente obtenida a partir del modelo del máximo interglaciar. Los mapas fueron denominados con un valor: presente=1 , LIG=5 y por ende la zona de concordancia entre ambos modelos =6; a partir de lo anterior es posible observar de forma más gráfica la dinámica entre los modelos y comparar cómo se comportan y distribuyen.

Una vez realizado el mapa se realizó un muestreo de un millón de píxeles por cada uno de los valores previamente establecidos (presente = 1, LIG = 5, presente + LIG = 6), para posteriormente extraer los datos de las variables bioclimáticas y observar cómo se comportan las varianzas para cada una de las variables respecto a las tres diferentes épocas todos éstos estadísticos se realizaron en la plataforma R (<https://www.r-project.org/>) usando los paquetes "rgdal" (Bivand et al.,2016), "rgeos" (Bivand y Rundel ,2016), "maptools"(Bivand y Lewin-Koh 2016) y "raster" (Hijmans 2016).

Resultados

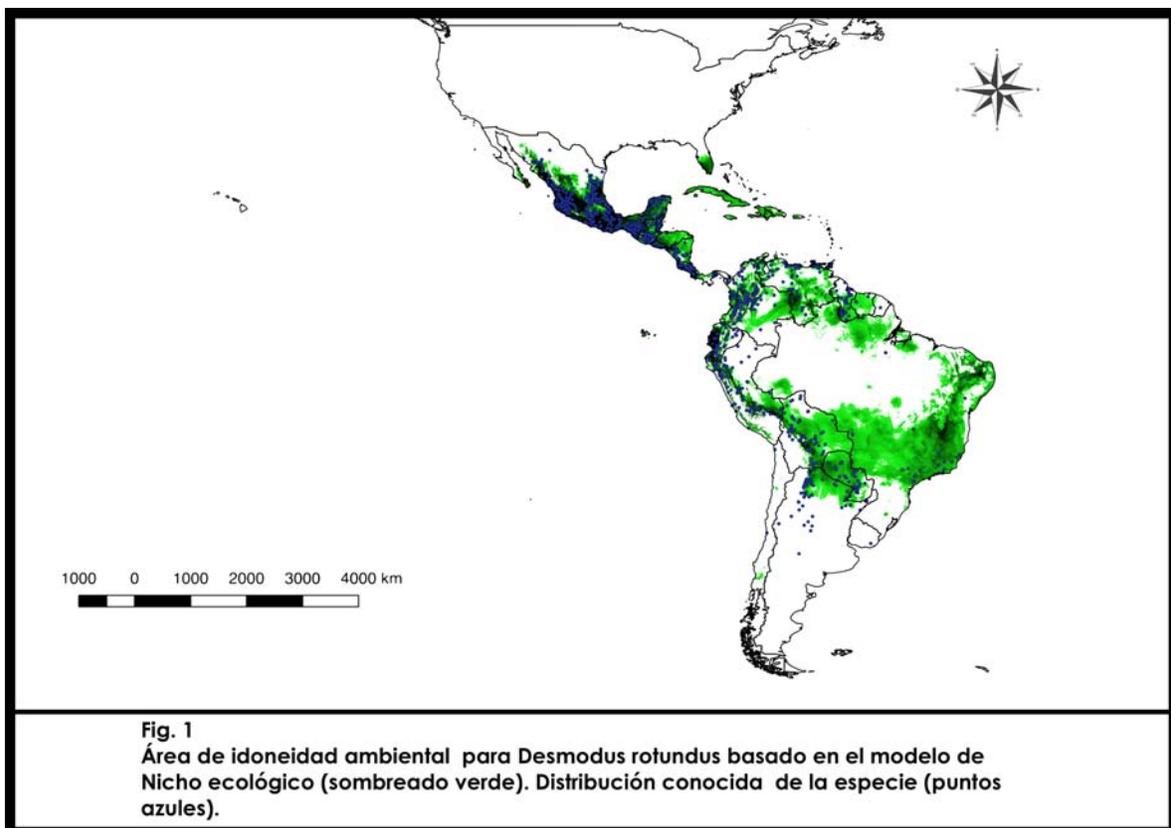
Para los datos del presente se recabaron 11,082 registros de *D. rotundus*. Posterior a la curación de datos se obtuvo una base final con 1772 datos depurados. En cuanto a los datos fósiles se comenzó a partir de una base de 444 datos fósiles, conteniendo a todos los miembros de *Desmodus*, en éste caso la base se redujo de forma considerable, debido a la especificidad de los yacimientos. Por lo tanto, al final se obtuvieron 16 puntos, que sin embargo retratan porciones importantes de las zonas geográficas que se proponen en la bibliografía para el murciélago *D. rotundus*.

Se obtuvo un modelo de nicho ecológico para los datos actuales de presencia de *Desmodus rotundus* con un AUC de 0.842 y una desviación estándar (S) de 0.003. En cuanto a las variables bioclimáticas que mostraron mayor porcentaje de contribución (tabla 3.) podemos resaltar a la temperatura estacional (26.3% de contribución) y temperatura mínima en el mes más frío (25.2% de contribución) como las variables que representan más del 50% de la ganancia para la prueba de aportación de Jackknife, seguida por la precipitación estacional (19.4% de contribución).

Código	Variables Bioclimáticas	Porcentaje de contribución
4	Temperatura estacional	26.3
11	Temperatura promedio en el cuarto del año más frío	25.2
15	Precipitación estacional (coeficiente de variación)	19.4
3	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (* 100)	9.3
18	Precipitación en el cuarto del año más cálido	6.7
13	Precipitación en el mes más húmedo	5.1

La temperatura estacional resultó ser la variable bioclimática que más información aportó al modelo por sí misma. Por otra parte, la precipitación estacional resultó ser la variable que presentó la mayor cantidad de información diferente respecto las demás variables.

En la representación gráfica del modelo (Fig.1), es posible identificar zonas con alta afinidad ambiental para el desarrollo de *D. rotundus* en México y Centroamérica, así como en algunas regiones de Venezuela, Brasil, Ecuador, Peru, Bolivia, Paraguay y norte de Argentina. Cabe mencionar que el modelo considera a la península de Florida así como a las islas del Caribe, como zonas que presentan un ambiente favorable para la especie pese a que estas regiones no cuentan en la actualidad con la presencia de murciélagos vampiros.

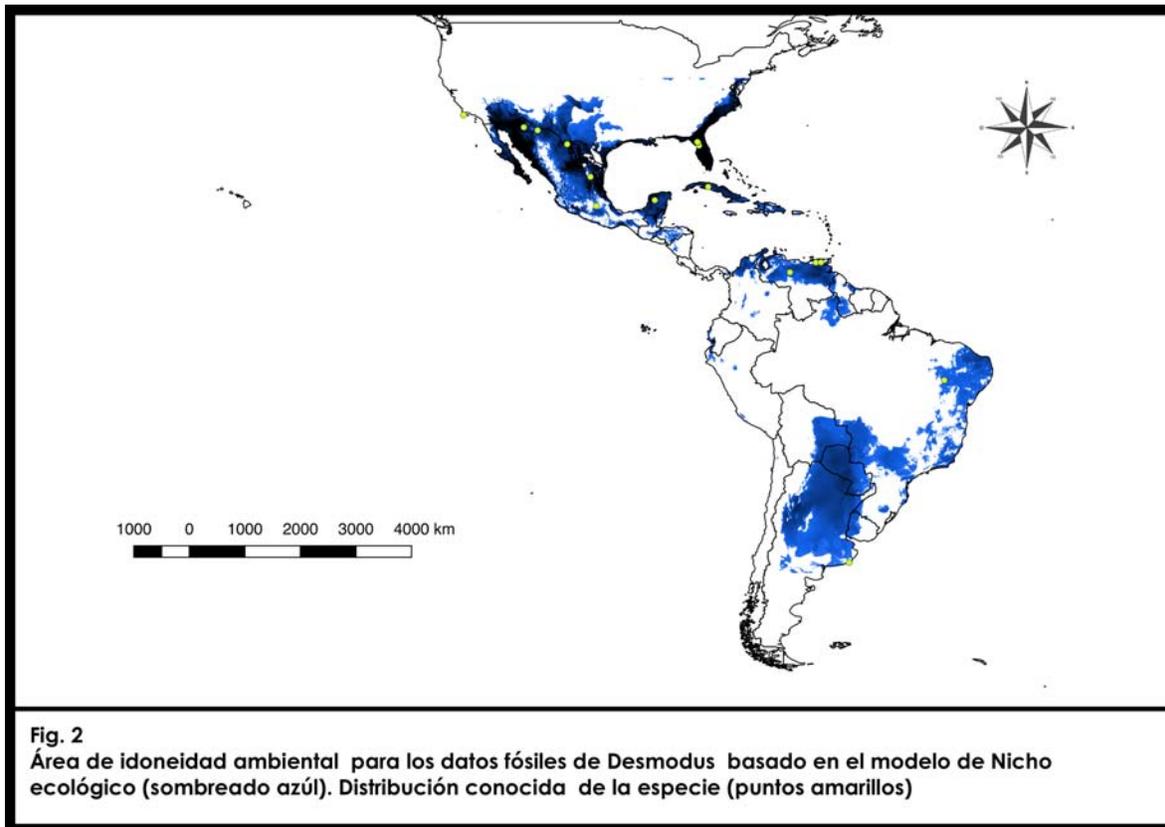


Por su parte, el modelo de nicho generado a partir de datos fósiles, presenta un AUC de 0.882 con una desviación estándar (S) de 0.035. En cuanto a la contribución relativa para el modelo (Tabla 4.) se puede señalar que la temperatura media en el cuarto más húmedo, precipitación en el cuarto más frío y temperatura mínima en el mes más frío, son las variables con mayor porcentaje de contribución.

Tabla 4. Valores de Jackknife para el modelo con variables seleccionadas para datos del LIG.		
Código	Variables Bioclimáticas	Porcentaje de contribución
8	Temperatura media en el cuarto del año más húmedo	42.1
19	Presentación en el cuarto más frío	18.8
6	Temperatura mínima en el mes más frío	14.7
16	Presentación en el cuarto del año más húmedo	11.9
3	Isotermalidad (BIO2/BIO7) (* 100)	7.8
4	Temperatura estacional	3.2
18	Presentación en el cuarto del año más cálido	1.5

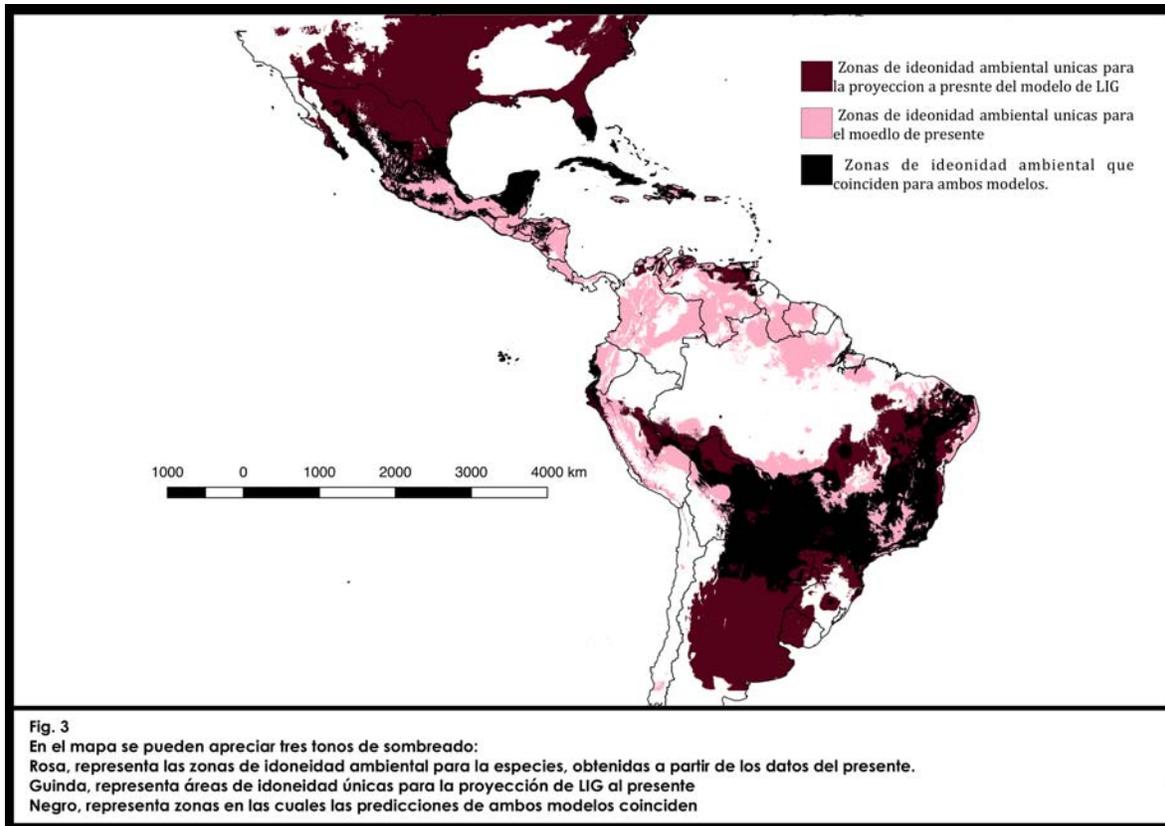
Según análisis de Jackknife realizado, la variable que aporta más información por sí misma para el modelo resulta ser la asociada a la temperatura media en el cuarto del año más húmedo. Esa variable resultó ser la variable que aporta más información única en comparación a las demás variables del modelo. En el sur y centro del continente las zonas idoneidad ambiental para el modelo se sitúan geográficamente en un área similar a la del modelo de distribución obtenido para el presente.

En dicha parte del continente se puede observar una constricción del área de idoneidad ambiental para las porciones que hoy comprenden el territorio de Venezuela, Colombia, Ecuador, Colombia, Bolivia, Guyana, Suriname y Guyana Francesa y Brasil. Se puede observar que en comparación al modelo del presente el área de idoneidad se amplía hacia el sur del continente, abarcando parte importante de lo que hoy es Argentina y Uruguay. Esto mismo puede ser observado en la parte norte del continente, específicamente el norte de México y sur de Estados Unidos de Norteamérica donde el área de idoneidad ambiental ocupa zonas geográficas más norteñas en comparación a las del modelo del presente (Fig.2).



En el mapa (Fig3.) se pueden observar tres distintos tonos que indican la coincidencia o diferencia geográfica que presentan las dos nubes de idoneidad ambiental. Las zonas geográficamente más extremas se encuentran ocupadas por el espacio de idoneidad ambiental obtenido a partir del modelo del LIG (área coloreada de guinda). Por el contrario la zona más intertropical del mapa se encuentra abarcada por el espacio ambiental propuesto a partir del modelo de presente (área coloreada de rosa). En cuanto a las áreas que comparten ambos modelos se encuentran coloreadas de negro y ocupan la franja media de México, así como gran parte del caribe, así como manchones más sureños del país. De esta manera, al sur del continente, comparten la zona sur de Brasil, gran parte de Bolivia, Paraguay, el norte de Argentina, así como pequeñas fracciones de Ecuador y Perú.

Los resultados revelaron que existe una diferencia significativa, con una Pr ($>F$) = $2.2e-16$ y una significancia 0,001, para los valores obtenidas para las bios durante los dos distintos periodos analizados.



Al igual que en las pruebas pasadas las 10 variables mostraron diferencias significativas con una significancia menor a 0.001. A continuación, se disponen las gráficas de caja-bigote (fig.4) que muestran dichas diferencias estadísticas para cada una de las pruebas realizadas.

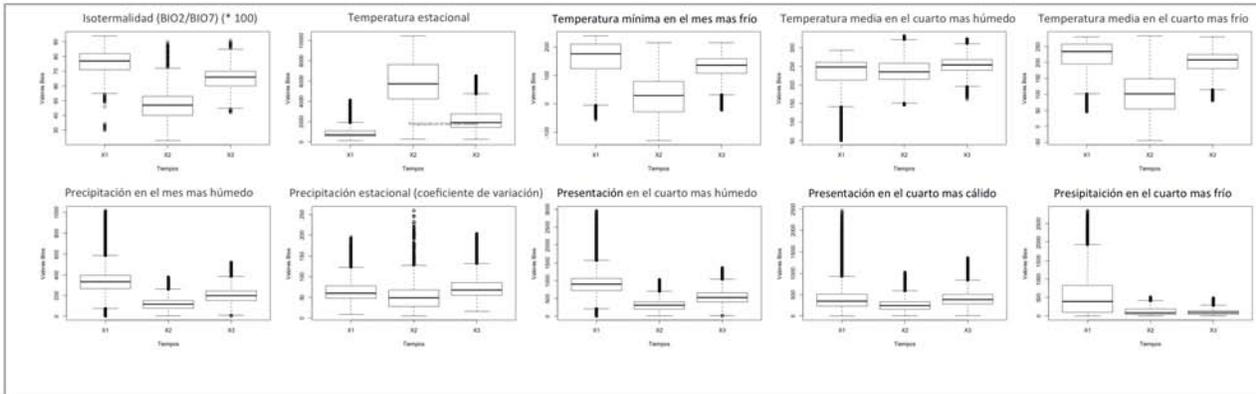


Fig 4.
Las gráficas muestran las varianzas entre tres distintos grupos: X1=presente ,X2=LIG únicamente y X3= presente intersección LIG, las gráficas parten de un muestreo de un millón de datos para cada uno de los grupos contenidos en la prueba.

Discusión

El clima como un factor determinante en la distribución de *Desmodus* durante el Pleistoceno

El modelo obtenido para datos del presente concuerda con los datos de distribución actual para *D. rotundus* (Tabla 3), dadas las características metabólicas del vampiro común acceder a zonas con temperaturas por debajo de los 15°C representa un gran costo energético y dificulta sustancialmente su termo regulación, (Mcnab, 1973), así mismo existen indicios que permiten afirmar que esta especie prefiere zonas con un índice menor al 45% de humedad ambiental (Flores-Crespo y Arellano-Sota, 1991).

En relación al modelo obtenido a partir de datos fósiles en el que se emplearon capas con las variables bioclimáticas para LIG, aparecieron diferencias notables respecto a las variables con más contribución al modelo (tabla 4), se notó una mayor aportación de variables enfocadas a factores como precipitación y la humedad,

en cuanto a las variables de temperatura, la variable con más contribución al modelo resultó ser “temperatura mínima en el mes más frío”, la cual está estrechamente relacionada la “Temperatura promedio en el cuarto del año más frío”, lo cual concuerda con los limitantes metabólicos conocidos para la especie en la actualidad. (Mcnab, 1973; Flores-Crespo y Arellano-Sota, 1991).

Respecto a la congruencia entre los requerimientos fisiológicos, se ha sugerido que posiblemente los organismos fósiles, específicamente los hallados en la parte norte del continente americano posiblemente mostraban una mayor tolerancia a climas fríos a diferencia de los vampiros actuales. Aun así Grady et al. (2002) sugieren que muy posiblemente mantuvieran tolerancias térmicas similares, esto debido a que los fósiles de éstos murciélagos se encuentran con frecuencia asociados con otros organismos con poca capacidad de tolerar bajas temperaturas. Durante el LIG se considera que las temperaturas en el hemisferio norte fueron en promedio 2°C más cálidas y húmedas que ahora (Kiltie, 1984). Lo cual ayuda a explicar la capacidad de las poblaciones de vampiro a sobrellevar dichas condiciones limitantes durante el periodo interglaciar.

Además del cambio en las condiciones puramente climáticas es importante comprender que las dinámicas climáticas afectan a los ecosistemas en su conjunto, durante el Pleistoceno se presentaron distintos cambios climáticos que tuvieron inferencia particular en los distintos ecosistemas. Al final del último periodo interglaciar el clima comenzó a volverse menos homogéneo, es decir aumentó la estacionalidad en específico del hemisferio norte (Kiltie, 1984). Los cambios en el medio generaron modificación en diversos grupos, con lo cual distintas especies experimentaron una ampliación o reducción de sus áreas de distribución o bien se extinguieron durante este periodo (Buffington, 1971).

En el norte de América las especies pertenecientes a la mega fauna se vieron considerablemente afectadas durante este periodo, ya que al ser organismos grandes generalmente requieren un hábitat primario amplio, cantidades estables y abundantes

de forraje (Grayson 2007). La constricción del hábitat para éstos grandes mamíferos aumentó la dificultad de obtener recursos, lo que dió como resultado la extinción o extirpación de distintas especies. Además de la falta de recursos y el incremento en la competencia, es posible que distintas especies hubieran visto afectados sus patrones reproductivos (Slaughter 1967) al no poder ajustar sus periodos de gestación y crianza a las nuevas condiciones ambientales.

En la actualidad *D. rotundus* tiene como principal presa a mamíferos medianos o grandes (Bobrowiec et al., 2015), (Mialhe 2014), (Sánchez-Cordero et al., 2010), por lo cual es posible suponer las presas habituales de *D. rotundus* en el norte de América correspondieran a una porción importante de la megafauna norteamericana. Por ejemplo, para la familia Tapiridae, durante el LIG, se reportan hallazgos de organismos fósiles pertenecientes al grupo en zonas que concuerdan con la distribución fósil del murciélago vampiro en el norte de América (Grayson 2007). Pese a que en la actualidad ambas especies se encuentran extintas, en esa zona del continente, Centro y Sur de América, las especies de tapir coinciden en distribución con *Desmodus rotundus* y son especies que se reportan constantemente como presa del vampiro común (Pignaton y Srbek-Araujo 2017).

Por ende, surge la posibilidad de que derivado de las limitantes ambientales que presentara la especie durante los cambios climáticos del Pleistoceno, también existiera una modificación nicho realizado como consecuencia del desplazamiento o extinción de sus presas potenciales (Davis et al., 1998).

Emplear datos fósiles en estudios de distribución de especies ayuda a contemplar ciertos factores que pueden ser omitidos. En específico los fósiles aplicados a modelos de distribución pueden destacar regiones que forman parte del nicho fundamental de una especie y que no fueron consideradas por los modelos obtenidos solamente a partir de datos del presente, al no contemplar en su totalidad el nicho fundamental de la especie (McGuire y Davis, 2013).

Para el caso particular de este estudio, la comparativa con registros fósiles evidencia que a finales del Pleistoceno los murciélagos vampiro del género *Desmodus* tuvieron una mayor distribución geográfica y posiblemente ambiental en comparación a sus contrapartes modernas. Según la proyección a presente del modelo de LIG (fig 3), Los murciélagos vampiros deberían de poder acceder a zonas muchos más norteñas de lo que alguna vez ha sido reportado *Desmodus rotundus* en la actualidad, lo cual permite suponer que las modificaciones en el nicho realizado que la especie sufrió durante el paso de la Última Glaciación probablemente repercutieron en su plasticidad fenotípica y por ende en la modificación de su nicho fundamental (Pearman et al., 2008).

Nuevas presas y modificación del hábitat

Hasta el momento se ha hecho mención de los efectos en la modificación del ambiente durante los periodos glaciares y cómo estos potencialmente han modificado la distribución e historia de vida del murciélago vampiro. Ahora bien existen otras causas probables que han permitido la ocupación geográfica actual de la especie. Así cómo los datos fósiles pueden revelar zonas de idoneidad ambiental que no contemplan en su totalidad el nicho fundamental de una especie, también puede servir como base para notar cambios en el nicho de las especies. (Jackson y Overpeck, 2000; Guralnick y Pearman, 2010).

Al observar la comparación entre la proyección al presente del modelo del LIG y el modelo con datos del presente, es evidente que en la parte de América Central así como en una porción del sur del continente, existe una subestimación por parte del modelo proyectado al presente. Esto sugiere posibles procesos de invasiones por parte de *D. rotundus* y facilitados por el ser humano, teniendo como resultado último la modificación del nicho de la especie (McGuire y Davis, 2013).

Desmodus rotundus es una especie hematófaga que se alimenta principalmente de presas medianas o grandes, aunque presenta una amplia variedad de presas en la actualidad su estrecha relación con el ganado, en específico con el vacuno (Delpietro et al., 1992) y (Turner 1995). Ha hecho que durante la introducción y aún más relevante durante la expansión de la ganadería en América latina, el vampiro común encontrara una fuente de alimento estable y de fácil acceso (Delpietro et al., 1992), lo cual probablemente ha propiciado una modificación en las interacciones interespecíficas de la especie y con ello una modificación en su nicho realizado.

Así pues conforme el crecimiento en el desarrollo ganadero en el continente americano, la sustitución de zonas selváticas por potreros fue cada vez más invasiva. Por ejemplo según datos reportados en América Central, desde la década de los 60 hasta el año 2000 la superficie forestal se ha reducido casi un 40 por ciento, y a su vez las durante el mismo período, las zonas de pastoreo y la población ganadera han aumentado en casi un 70 por ciento (FAO 2010) y (Armenteras et al., 20179). Junto con este fenómeno *D. rotundus* pudo expandirse a lo largo de zonas que hasta ése momento le resultarían de complicado acceso por sus condiciones ambientales y ecológicas, ya que se interponían con sus requerimientos fisiológicos.

Por ejemplo, según Flores-Crespo y Arellano-Sota (1991) han sugerido que zonas con humedades por encima del 45% resultan poco favorables para la especie. Por lo tanto, zonas de bosque tropical con altos niveles de humedad resultarían poco atractivas para éste murciélago. Sin embargo si éstas áreas de bosques se talan y se substituyen las condiciones en el paisaje, pueden modificarse al punto de que zonas que un día fueron poco atractivas para el murciélago vampiro, puedan presentar características ambientales tolerables para éstos organismos.

Consideraciones a futuro

En un estudio realizado por Martins et al. (2009), reportaron que el patrón filogeográfico de *D. rotundus* responde a la varianza ecológica que presentó la especie durante el Pleistoceno. El estudio que se llevó a cabo mediante marcadores mitocondriales encontró divergencias entre clados monofiléticos. De acuerdo a esto, existe una clara división entre la parte este y oeste de América del sur, aun así el trabajo está enfocado a observar las poblaciones más sureñas de murciélagos vampiro, por lo cual las poblaciones del centro y centro-norte de América no se encuentran contempladas dentro de estudio. Consideramos que ampliar los muestreos hacia las zonas más norteñas de la distribución de la especie podría brindar información acerca de cómo se vieron afectadas las poblaciones de *Desmodus* durante el Pleistoceno y que tanto repercutieron en la genealogía del vampiro común.

En cuanto a la modificación del nicho debido a la intervención del ser humano, generar estudios genéticos que permitan comparar a las poblaciones invasoras de *D. rotundus* podría fijar parámetros respecto a cómo influyen las acciones del ser humano en la historia evolutiva de ésta especie. En muchas ocasiones durante los procesos de colonización de nuevos territorios se producen reducciones en la diversidad genética de las poblaciones colonizadoras con respecto a las originales. Esto debido a que durante los procesos fundacionales solamente un subconjunto de la población original establece una nueva colonia, a la larga éste tipo de procesos puede ser un factor que modifique y determine genéticamente a las poblaciones invasoras (Graham et al., 2004; Pearman et al., 2008).

Conclusiones

Se observó una marcada restricción de la amplitud de nicho comparando los datos del periodo correspondiente al último máximo glacial y los obtenidos para la actualidad. Así pues, los modelos confirman la pérdida de variabilidad ambiental para *D. rotundus*. Lo cual probablemente esté relacionado con una pérdida de variabilidad genética para la especie, propiciada por las extinciones locales al norte del continente americano, derivadas de las dinámicas climáticas durante el Pleistoceno y las modificaciones en las interacciones ecológicas durante el mismo periodo de tiempo.

Probablemente, los patrones geográficos que sugieren que el aumento de áreas destinadas a la ganadería ha repercutido de forma positiva en las poblaciones de vampiro común, como consecuencia se ha favorecido el crecimiento de sus poblaciones y propiciado su expansión a nuevos horizontes climáticos/geográficos promoviendo una ampliación del nicho realizado para la especie.

Bibliografía

Ackerly, D. (2004). Adaptation, Niche Conservatism, and Convergence: Comparative Studies of Leaf Evolution in the California Chaparral. *The American Naturalist*, 163(5), 654-671. doi: 10.1086/383062

Araujo, M., Pearson, R., Thuiller, W. y Erhard, M. (2005). Validation of species-climate impact models under climate change. *Global Change Biology*, 11(9), pp.1504-1513.

Araújo, M. y Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal Of Biogeography*, 33(10), 1677-1688. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01584.x

Arellano-Sota, C. (1988). Vampire Bat-Transmitted Rabies in Cattle. *Clinical Infectious Diseases*, 10(Supplement_4), pp.S707-S709.

Armenteras, D., Espelta, J., Rodríguez, N. y Retana, J. (2017). Deforestation dynamics and drivers in different forest types in Latin America: Three decades of studies (1980-2010). *Global Environmental Change*, 46, 139-147. doi: 10.1016/j.gloenvcha.2017.09.002

Bivand, R., Keitt, T y Rowlingson, T, (2016). rgdal: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library. R package version 1.2-4 <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal>

Bivand, R. y Rundel, C. (2017). rgeos:Interface to Geometry Engine - Open Source (GEOS). R package version 0.3-22. <https://CRAN.R-project.org/package=rgeos>

Bivand, R. y Lewin-Koh, N (2016). maptools: Tools for Reading and Handling Spatial Objects. R package version 0.8-40. <https://CRAN.R-project.org/package=maptools>

Brown, J. (1984). On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The American Naturalist*, 124(2), pp.255-279.

Brown, J., Mehlman, D. y Stevens, G. (1995). Spatial Variation in Abundance. *Ecology*, 76(7), pp.2028-2043.

Bobrowiec, P. (2015). Prey preference of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*, Chiroptera) using molecular analysis. *Journal of Mammalogy*, 96(1), pp.54-63.

Buffington, J. (1971). Predation, Competition, and Pleistocene Megafauna Extinction. *Bioscience*, 21(4), 167-170. doi: 10.2307/1295762.

Cronin, T. (2010). *Paleoclimates: understanding climate change past and present*. New York: Columbia University Press.

Czaplewski, N. y Peachey, W. (2003). Late Pleistocene bats from Arkestone cave, Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 48(4), pp.597-609.

Davis, A., Jenkinson, L., Lawton, J., Shorrocks, B. y Wood, S. (1998). Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature*, 391(6669), 783-786. doi: 10.1038/35842

Delpietro, H., Marchevsky, N. y Simonetti, E. (1992). Relative population densities and predation of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in natural and cattle-raising areas in north-east Argentina. *Preventive Veterinary Medicine*, 14(1-2), pp.13-20.

Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (2010). Informes de la FAO sobre políticas pecuarias Afrontar las oportunidades y los desafíos del sector pecuario, Capítulo 03.

Fielding, A. y Bell, J. (1997). A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, 24(1), pp.38-49.

Flores-Crespo, R. (1998). *La rabia en las diferentes especies, sus transmisores y su control*. Ciudad de México: INIFAP.

Flores-Crespo, R. y Arellano-Sota, C. (1991) Biology and control of the vampire bat. In: Baer GM editor. *The natural history of rabies*. Florida: CRC Press Inc. pp. 461–476

Galaz, J.L., Yañez, J., Gantz, A. y Martínez D.R. (2009). Orden Chiroptera. Mamíferos de Chile (eds A. MuñozPedreros & J. Yañez), pp. 67–89. CEA Ediciones, Valdivia.

Gligo, N., y Morello, J. (2011). Notas sobre la historia ecológica de América Latina. *Estudios Internacionales*, 13(49). doi:10.5354/0719-3769.1980.16622.

Grady, F., Arroyo-Cabrales, J. y Garton, E.R. (2002). The northernmost occurrence of the Pleistocene vampire bat *Desmodus stocki* Jones (Chiroptera: Phyllostomatidae: Desmodontinae) in Eastern North America. *Smithsonian Contribution to Paleobiology* 93:73-75.

Graham, C., Ron, S., Santos, J., Schneider, C. y Moritz, C. (2004). Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dicrobatid frogs. *Evolution*, 58(8), p.1781.

Grayson, D. K. (2007). Deciphering North American Pleistocene Extinctions. *Journal of Anthropological Research*, 63(2), 185-213. doi:10.3998/jar.0521004.0063.205.

Greenhall, A. M., Joermann, G., Schmidt, U., y Seidel, M. R. (1983). *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*, (202), 1. doi:10.2307/3503895.

Gunnell, G. F., y Simmons, N. B. (2005). Fossil Evidence and the Origin of Bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 12(1-2), 209-246. doi:10.1007/s10914-005-6945-2.

Guralnick, R. y Pearman, P.B. (2010) Using species occurrence databases to determine niche dynamics of montane and lowland species since the Last Glacial Maximum. Data mining for global trends in mountain biodiversity (ed. by E.M. Spehn and C. Körner), pp. 125–135. CRC Press, Boca Raton, FL.

Hijmans, R. (2016). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 2.5-8
<https://CRAN.R-project.org/package=raster>

Hijmans, R., Cameron, S., Parra, J., Jones, P. and Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), pp.1965-1978.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(0), 415-427. doi:10.1101/sqb.1957.022.01.039.

Jackson, S.T. y Overpeck, J.T. (2000) Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 26, 194–220.

Jones J.K., Jr. (1958). Pleistocene bats from San Joseito Cave, Nuevo León, México. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 9:389-396.

Kéry, M. (2011). Towards the modelling of true species distributions. *Journal of Biogeography*, 38(4), 617-618. doi:10.1111/j.1365-2699.2011.02487.x.

Kiltie, R.A.(1984). Seasonality, gestation time, and large mammal extinctions. In *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*, P.S. MA&TIN & R.G. KLEIN, eds, University of Arizona Press, Tucson, 299-314.

Lee, D. N., Papeş, M., y Bussche, R. A. (2012). Present and Potential Future Distribution of Common Vampire Bats in the Americas and the Associated Risk to Cattle. *PLoS ONE*, 7(8). doi:10.1371/journal.pone.0042466.

Luciana Hernandez, Compiladora. (2001). *Historia ambiental de la Ganadería en México*. Xalapa, Veracruz; México: IRD.

Martins, F., Templeton, A., Pavan, A., Kohlbach, B., y Morgante, J. (2009). Phylogeography of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*): Marked population structure, Neotropical

Pleistocene vicariance and incongruence between nuclear and mtDNA markers. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), 294. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-9-294>

Martínez B.G.(1994). Los primeros pasos del ganado en México. *Relaciones: Estudios de Historia y Sociedad*, VV, 11-45.

Massad, E., Coutinho, F., Burattini, M., Sallum, P., y Lopez, L. (2001). A Mixed Ectoparasite-Microparasite Model for Bat-Transmitted Rabies. *Theoretical Population Biology*, 60(4), 265-279. doi:10.1006/tpbi.2000.1494.

McNab, B. (1973). Energetics and the Distribution of Vampires. *Journal of Mammalogy*, 54(1), pp.131-144.

Mcguire, J. L. y Davis, E. B. (2014). Conservation paleobiogeography: the past, present and future of species distributions. *Ecography*. doi:10.1111/ecog.01337.

McGuire, J., y Davis, E. (2013). Using the palaeontological record of *Microtus* test species distribution models and reveal responses to climate change. *Journal Of Biogeography*, 40(8), 1490-1500. doi: 10.1111/jbi.12106

Martins, F. D. y Hubbe, M. (2012). Craniometric diversity of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Central and South America. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 579-588. doi:10.1644/11-mamm-a-170.1.

Merow, C., Smith, M. J. y Silander, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x.

Mialhe, P. (2014). Preferential prey selection by *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810, Chiroptera, Phyllostomidae) feeding on domestic herbivores in the municipality of São Pedro - SP. *Brazilian Journal of Biology*, 74(3), 579-584. doi:10.1590/bjb.2014.0086.

Morueta-Holme, N., Fløjgaard, C. y Svenning, J. (2010). Climate Change Risks and Conservation Implications for a Threatened Small-Range Mammal Species. *PLoS ONE*, 5(4), p.e10360.

Morgan G.S., Linares O.J. y Ray C.E. (1988). New species of vampire bats (Mammalia: Chiroptera: Desmodontinae) from Florida and Venezuela. *Proceedings of Biological Society of Washington* 101:912-928.

Morgan G.S. (1991). Neotropical Chiroptera from the Pliocene and Pleistocene of Florida. *Bulletin of American Museum of Natural History* 206: 176-213. 875

Otto-Bliesner, B. (2006). Simulating Arctic Climate Warmth and Icefield Retreat in the Last Interglaciation. *Science*, 311(5768), pp.1751-1753.

Pardiñas, U. y Tonni, E. (2000). A giant vampire (Mammalia, Chiroptera) in the Late Holocene from the Argentinean pampas: paleoenvironmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 160(3-4), pp.213-221.

Pearman, P., Guisan, A., Broennimann, O. y Randin, C. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends In Ecology & Evolution*, 23(3), 149-158. doi: 10.1016/j.tree.2007.11.005

Peterson, A. y Holt, R. (2003). Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecology Letters*, 6(8), 774-782. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00502.x

Peterson, A. y Vieglais, D. (2001). Predicting Species Invasions Using Ecological Niche Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem. *Bioscience*, 51(5), 363. doi: 10.1641/0006-3568(2001)051[0363:psiuen]2.0.co;2

Peterson, A. T., Soberón, J. y Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285, 1265–1267.

Pearson, R.G. y Dawson, T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global ecol Biogeogr* 12: 361–371.

Pulliam, H. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349-361. doi:10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x.

Phillips, S., Anderson, R. and Schapire, R. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), pp.231-259.

Pignaton A., y Srbek-Araujo, A. (2017). Common Vampire Bat (*Desmodus rotundus*) feeding on Lowland Tapir (*Tapirus terrestris*) in an Atlantic Forest remnant in southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 17(3). doi: 10.1590/1676-0611-bn-2017-0326

Saucedo, P. (1984). Historia de la ganadería en México, Volume 1. México: Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Sánchez-Cordero, V., Botello, F., Magaña-Cota, G., Iglesias, J. (2011). Vampire bats, *Desmodus rotundus*, feeding on white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*. *Mammalia*, 75(1). doi:10.1515/mamm.2010.065.

Slaughter, Bob H. (1967). "Animal Ranges as a Clue to Late-Pleistocene Extinction." In *Pleistocene Extinctions: The Search for a Cause*. Paul S. Martin and H.E. Wright, Jr., eds. Pp. 155-168. New Haven: Yale University Press

Scmhidt K.M. y Badger, D.D. (1979) Some social and economic aspects in controlling vampire bats. *Proc Okla Acad Sci* 59: 112-114.

Silvertown, J. (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends In Ecology & Evolution*, 19(11), 605-611. doi: 10.1016/j.tree.2004.09.003

Soberon, J. y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of Models of Fundamental Ecological Niches and Species' Distributional Areas. *Biodiversity Informatics*, 2(0). doi:10.17161/bi.v2i0.4.

Soto-Centeno, J. A., y Steadman, D. W. (2015). Fossils reject climate change as the cause of extinction of Caribbean bats. *Scientific Reports*, 5, 7971. doi:10.1038/srep07971.

Steven J. Phillips, Miroslav Dudík, Robert E. Schapire. [Internet] Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.3.3k). Disponible en: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. Consultado 2017-04-06.

Suárez, W. (2005). Taxonomic status of the Cuban vampire bat (Chiroptera: Phyllostomidae: Desmodontinae: *Desmodus*). *Caribbean Journal of Science*.

Summerhayes, C. (2011). Geological Society of London Issues Statement on Climate Change. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 92(5), p.39.

Nas-sites.org. (2018). Climate Change: Evidence and Causes » Climate Change at the National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine. [online] Available at: <http://nas-sites.org/americasclimatechoices/events/a-discussion-on-climate-change-evidence-and-causes/> [Accessed 2 May 2018].

Young, S. (1976). The Vampire Bat: A Field Study in Behavior and Ecology Dennis C. Turner. *The American Biology Teacher*, 38(2), 119-120. doi:10.2307/4445493.

Villa R. B. (1990). "Biología de los murciélagos hematófagos". Recuperado de <http://www.fmvez.unam.mx/fmvz/cienciavet/revistas/CVvol1/CV1v1c04.pdf>

Voigt, C. C. y Kelm, D. H. (2006). Host Preference Of The Common Vampire Bat (*Desmodus Rotundus*; Chiroptera) Assessed By Stable Isotopes. *Journal of Mammalogy*, 87(1), 1-6. doi:10.1644/05-mamm-f-276r1.1.

Webb, C., Ackerly, D., McPeck, M., y Donoghue, M. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review Of Ecology And Systematics*, 33(1), 475-505. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448

Wilkinson, G. S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308(5955), 181-184. doi:10.1038/308181a0.

Wilkinson G.S.,(1985) The social organization of the common vampire bat. I. Pattern and cause of association. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1985. 17: 111-121

Wiens, J.J. y Graham, C.H. (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 36, 519–539

Zhang, Y., Chen, C., Li, L., Zhao, C., Chen, W. and Huang, Y. (2014). Insights from ecological niche modeling on the taxonomic distinction and niche differentiation between the black-spotted and red-spotted tokay geckoes (*Gekko gecko*). *Ecology and Evolution*, 4(17), pp.3383-3394.

Zunino, M., y Zullini, A. (2003). *Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución*. México: Fondo de Cultura Económica.