



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**ECOLOGÍA**

**USO DE MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL PARA PRONOSTICAR EL  
RIESGO EN ZONOSIS EMERGENTES: EL CASO DEL SÍNDROME DE NARIZ  
BLANCA.**

**TESIS**

**POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**

**WHITE-NOSE SYNDROME RISK INFECTION FOR NORTH AMERICAN**

**VESPERTILIONID BATS IN MEXICO**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**RUTH ARELI GÓMEZ RODRÍGUEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VÍCTOR MANUEL G. SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. DENIS PIERRE BOYER**  
INSTITUTO DE FÍSICA, UNAM

**DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD**  
IIES, UNAM

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., NOVIEMBRE, 2020**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

**ECOLOGÍA**

**USO DE MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL PARA PRONOSTICAR EL  
RIESGO EN ZONOSIS EMERGENTES: EL CASO DEL SÍNDROME DE NARIZ  
BLANCA.**

**TESIS**

**POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**

**WHITE-NOSE SYNDROME RISK INFECTION FOR NORTH AMERICAN  
VESPERTILIONID BATS IN MEXICO**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**RUTH ARELI GÓMEZ RODRÍGUEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VÍCTOR MANUEL G. SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. DENIS PIERRE BOYER**  
INSTITUTO DE FÍSICA, UNAM

**DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDEWOLD**  
IIES, UNAM

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., 2020**

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
OFICIO CPCB/726/2020  
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM

**P r e s e n t e**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **29 de junio del 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la alumna **GÓMEZ RODRÍGUEZ RUTH ARELI** con número de cuenta **303169996** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico** titulado: **"White-Nose Syndrome risk infection for North American vespertilionid bats in Mexico"**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: **"Uso de modelos de distribución potencial para pronosticar el riesgo en zoonosis emergentes: El caso del síndrome de nariz blanca"**, ambos realizados bajo la dirección del **DR. VÍCTOR MANUEL GUILLERMO SÁNCHEZ CORDERO DÁVILA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **DR. GABRIEL GUTIÉRREZ GRANADOS**  
Vocal: **DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS**  
Secretario: **DR. DENIS PIERRE BOYER**  
Suplente: **DR. LÁZARO GUEVARA LÓPEZ**  
Suplente: **DRA. ALEJANDRA CITLALLI MORENO LETELIER**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 04 de noviembre de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

---

Al Posgrado en Ciencias Biológicas-UNAM por brindarme lo necesario para mi desarrollo académico y el de mi proyecto.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca que me concedió y sin la cual hubiera sido difícil continuar en el posgrado.

Así mismo expreso mi gratitud al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP) por el apoyo complementario.

Reconozco el soporte de los proyectos PAPIIT RA 206018 y CONABIO ME008 de los que se desprende esta tesis.

A mi Tutor Principal: Dr. Víctor Sánchez-Cordero Dávila y a los miembros del Comité: Dr. Denis Boyer y Dr. Jorge E. Schondube Friedewold, gracias por el tiempo que me brindaron y por los valiosos aportes que hicieron a este trabajo.

## AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

---

Pasan los años y sigo tan agradecida por todo lo que me enseñaste, por darme tanto amor, porque siempre me hiciste sentir que podía lograrlo y aquí estoy, esperando que te sientas orgulloso de mí y que veas que lo que sembraste en vida sigue dando fruto ¡Gracias Padre!

Sarita, nunca olvidaré la emoción que expresaste al saber que entré al posgrado, estuviste conmigo al inicio y lamento que no estés presente para ver que concluye. Sin embargo, me hace muy feliz haberte tenido como hermana y amiga. Gracias por tu apoyo, estoy haciendo que valga.

Madre, agradezco que ha dedicado su vida a nosotros aún cuando muchas veces ha sido difícil. Gracias por cada plática, consejo, regaño, pero sobre todo gracias por su ejemplo, a mí también me gusta estudiar.

Hermano, se que siempre he tenido tu apoyo en todos los sentidos, desde tiempos inmemorables ¡Gracias!

Quiero agradecer a esas personas que me han regalado su amistad incondicional, en primer lugar, a mi hermana y mejor amiga de toda la vida, Paula, porque hasta ahora no hay nadie que haya compartido más días de su vida conmigo como lo has hecho tú y definitivamente sentimos propias las alegrías y las tristezas de cada una, gracias por siempre estar ahí.

A Mago que además de amiga ahora te has convertido en mi médico de cabecera, a Dinora por pegarme lo estudiosa, a Erika mi brujita favorita, a Karen por siempre hacerme reír, a Carlos, Angela, Bere y Raúl.

Al Dr. Víctor por darme un lugar en su laboratorio y equipo de trabajo. Gracias también al laboratorio de Sistemas de Información Geográfica.

Al Dr. Gabriel quien me ha guiado en el camino de la ecología y además de maestro ha sido mi amigo.

Finalmente agradezco al jurado que revisó esta tesis y me ayudó a mejorarla; Dr. Oswaldo Téllez Valdés, Dr. Lázaro Guevara López y Dra. Alejandra Citlalli Moreno Letelier.



***A Sarita y Raúl***

***“Yo te llevo dentro, hasta la raíz”***

***A quienes buscan poner bellezas en su entendimiento  
y no su entendimiento en las bellezas***

***“El alma sin ciencia no es buena” Pr 19:2***

# ÍNDICE

---

|   |    |
|---|----|
| RESUMEN.....  | 1  |
| ABSTRACT.....   | 2  |
| INTRODUCCIÓN .....  | 3  |
| TEXTO DEL ARTÍCULO CIENTÍFICO ENVIADO .....                     | 10 |
| DISCUSIÓN GENERAL.....  | 50 |
| Recomendaciones para el modelado de <i>P. destructans</i> ..... | 54 |
| CONCLUSIONES .....  | 56 |
| REFERENCIAS .....   | 57 |

## RESUMEN

---

El Síndrome de Nariz Blanca (SNB), es una enfermedad infecciosa causada por el hongo *Pseudogymnoascus destructans*, que se desarrolla en ambientes fríos, invade la piel de los murciélagos durante el proceso de hibernación; afectando su sistema inmunitario y, generalmente, llevándolos al congelamiento o muerte por inanición. Aunque hasta ahora no hay registros de murciélagos infectados con *P. destructans* en México, resulta de gran importancia prever el riesgo potencial para especies como *Eptesicus fuscus* y *Myotis velifer*. El objetivo de este trabajo es identificar las áreas geográficas en México con condiciones climáticas para el crecimiento de *P. destructans*, así como las posibles interacciones ecológicas que se dan entre murciélagos pertenecientes a la familia Vespertilionidae de México y *P. destructans* con el fin de prever el riesgo de infección. Para ello se construyeron bases de datos de cada especie y se hicieron modelos de nicho ecológico, posteriormente se aplicó una prueba de sobreposición de nicho. Se encontró que en México existen las condiciones ambientales adecuadas para que se desarrolle el hongo *P. destructans*, en la Sierra de California, la Sierra Madre Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana. Las especies de murciélagos positivas para SNB; *Lasionycteris noctivagans*, *E. fuscus* y *M. lucifugus* son las que se sobreponen mayormente con el nicho potencial de *P. destructans* y por ello infieren un riesgo de infección para los murciélagos de México.

## ABSTRACT

---

The White Nose Syndrome (WNS), is a disease caused by the causal agent fungus *Pseudogymnoascus destructans*, which develops in cold environments, invades the skin during the process of hibernation of bats, affecting their immune system and fat metabolism, generally leading them to freezing or starvation. Despite there being no current records of bats infected with *P. destructans* in Mexico, it is very important to predict the risk since *E. fuscus* and *M. velifer* are species that are at risk of acquiring WNS, they are distributed throughout the Mexican territory. The aim of this work is to identify the geographic areas in Mexico with climatic conditions for the increase of *Pseudogymnoascus destructans*, as well as the possible ecological interactions that occur between bats belonging to the Vespertilionidae family of Mexico and *P. destructans* in order to predict the risk of infection. To do this, databases of each species were built and niche models, later a niche superposition test was applied in. It was found that in Mexico there are adequate environmental conditions for the development of the fungus *P. destructans*, in the Sierra de California, the Sierra Madre Occidental and the Faja Volcánica Transmexicana. Bats species positive for WNS, *L. noctivagans*, *E. fuscus* and *M. lucifugus* are those that overlap mainly with the potential niche of *P. destructans* and therefore infer a risk of infection for bats in Mexico.

## INTRODUCCIÓN

---

Muchas enfermedades son causadas por patógenos que se encuentran en reservorios vertebrados y se transmiten a otro individuo a través de un vector (Ostfeld y Keesing, 2000). La transmisión de estas enfermedades es un proceso ecológico que implica interacciones entre al menos dos especies (Keesing et al., 2006).

Tal es el caso del Síndrome de Nariz Blanca (SNB), una enfermedad causada por el hongo *Pseudogymnoascus destructans*, que se desarrolla en ambientes fríos (Muller et al., 2013). *Pseudogymnoascus destructans* afecta principalmente a murciélagos que hibernan, provocando un halo blanco en nariz, orejas y membranas de las alas (Reichard y Kunz, 2009). Dicho hongo invade la piel de los murciélagos, lo que afecta su sistema inmune y disminuye la reserva de grasa, provocando que éstos despierten de la hibernación a la mitad del invierno, lo que generalmente lleva al congelamiento o muerte por inanición (Blehert et al., 2009).

Hasta ahora se sabe que, en Norteamérica, *P. destructans* se asocia con 19 especies de murciélagos, de las cuales, 13 han presentado síntomas: el murciélago moreno (*Eptesicus fuscus*), el miotis del sureste (*Myotis austroriparus*), el murciélago oreja larga (*M. evotis*), el murciélago gris (*M. grisescens*), el murciélago de patas pequeñas (*M. leibii*), el pequeño murciélago café (*M. lucifugus*), el murciélago del norte de orejas largas (*M. septentrionalis*), el miotis bordado (*M. thysanodes*), el murciélago de Indiana (*M. sodalis*), el miotis mexicano (*M. velifer*), el miotis pata larga (*M. volans*), el miotis de Yuma (*M. yumanensis*) y el pipistrello del este americano (*Perimyotis subflavus*), mientras que las otras seis especies han resultado asintomáticas: el murciélago cola peluda rojizo (*Lasiurus borealis*), el murciélago cola suelta (*Tadarida brasiliensis*), el

murciélago orejón de Rafinesque (*Corynorhinus rafinesquii*) el murciélago pelo plateado (*Lasionycteris noctivagans*) el murciélago orejón de Townsend (*C. townsendii*) y el miotis cara negra (*M. ciliolabrum*). (Frick et al., 2015; Gargas et al., 2009; Hulgard et al., 2016; Perry, 2013; Thogmartin et al., 2012; Timothy et al., 2018)

La evidencia sugiere que el patógeno es originario de Europa (Wibbelt et al., 2010) donde muestra una incidencia creciente (Martínková et al., 2010) así como dispersión. Su llegada a América probablemente fue a través de la actividad antropogénica (Puechmaille et al., 2010). En Asia, también existen registros de murciélagos infectados, pero la información que se tiene respecto a este continente es escasa (Frick et al., 2010). Aunque el hongo ha llegado a murciélagos de estos tres continentes no ha afectado de igual manera a las especies de murciélagos, pues tanto en Asia como en Europa reflejan mayor tolerancia a la enfermedad que en América (Zukal et al., 2016)

Se ha propuesto que durante la expansión de *P. destructans*, ha habido una diversificación fenotípica significativa a lo largo de gradientes geográficos y que algunas de las variaciones fenotípicas están asociadas con adaptaciones locales (Forsythe et al., 2018). Debido a esto, se sugiere que tenemos una cepa diferente para cada continente, es decir; La cepa asiática, la cepa europea y la cepa norteamericana.

El SNB en América se ha propagado rápidamente, el primer registro fue en una cueva de Albany, Nueva York, en el año 2006, para el 2019 la enfermedad ya había sido confirmada en 35 estados de los Estados Unidos de América (EUA) y siete provincias canadienses (Figura 1). Esta rápida dispersión indica que el rango de temperatura donde crece óptimamente el hongo (4-15° C) puede ser ampliado, ya que, aunque se ha propuesto que la dispersión del síndrome se detendrá conforme se acerque a climas

tropicales, se ha documentado ya la presencia del hongo en Alabama, Mississippi, Georgia y Texas, estados que presentan un clima subtropical. Esto sugiere que esta especie se ha expandido a nuevas condiciones ambientales presentes en América del Norte que eran adecuadas para ella dada su fisiología (Hallam y Federico, 2012)

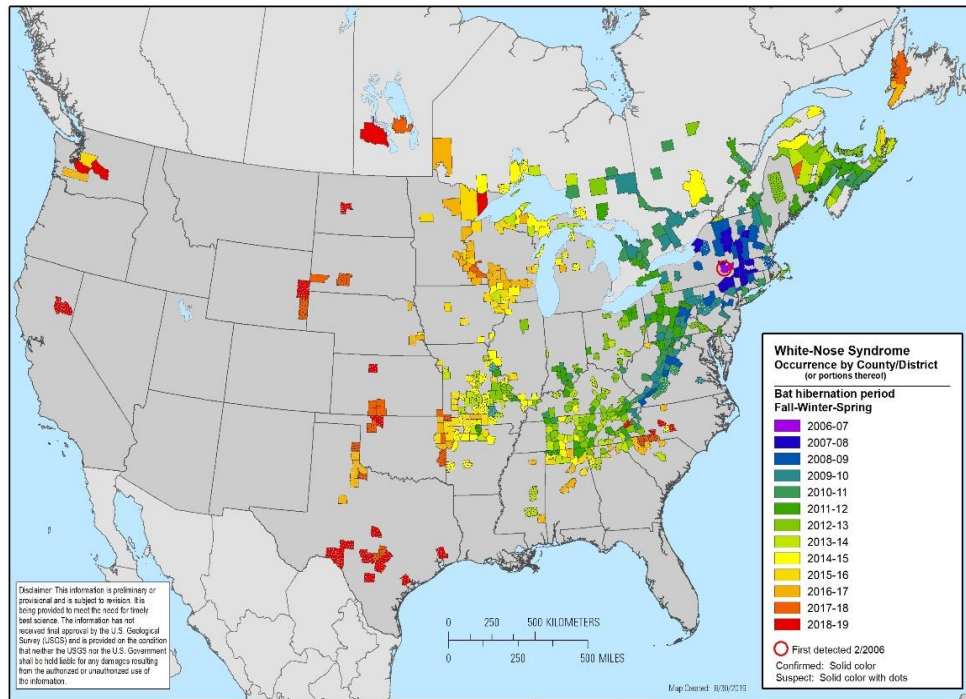


Figura 1. Mapa de propagación del hongo *P. destructans* desde su aparición en el año 2006 hasta el año 2019. (White-nose Syndrome occurrence map - by year (2019)). Última actualización: 8/30/2019. Disponible en: <https://www.whitenosesyndrome.org/resources/map>).

Según Hutchinson el nicho se describe como el conjunto de condiciones bióticas y abióticas donde una especie puede persistir (Holt, 2009). Fuera de este nicho, no se espera que los individuos dejen descendientes ni que las poblaciones perduren y

proliferen. Este rasgo del nicho da lugar a muchas características en los organismos de una especie, como pueden ser el tamaño corporal, tolerancia al pH, adaptaciones de alimentación, entre otras (Schluter, 2000). A veces estas características relacionadas con el nicho evolucionan rápidamente, pero muy a menudo, estos rasgos parecen cambiar muy lentamente (Peterson et al., 1999; Wiens y Graham, 2005).

La tendencia de las especies y clados a retener sus nichos y rasgos ecológicos relacionados a lo largo del tiempo se denomina conservadurismo de nicho (CN). Aunque el concepto tiene muchos antecedentes, este término fue acuñado por primera vez por Harvey y Pagel en 1991 y posteriormente fue popularizado por muchos otros (Holt y Gaines, 1992; Peterson et al., 1999; Prinzing et al., 2001).

El concepto de CN es relevante para el SNB ya que explica una variedad de rasgos, desde los que determinan los ejes abióticos del nicho de una especie, como pueden ser la tolerancia al frío y la sequía, hasta los que determinan la utilización de recursos (microhábitat, dieta) y otros aspectos de las interacciones interespecíficas. Además, el CN puede ocurrir en una variedad de diferentes escalas espaciales, temporales y filogenéticas (Wiens et al., 2010). El hecho de que el CN pueda ocurrir a diferentes escalas es parte de lo que lo hace relevante para tantos temas diferentes, desde patrones intraespecíficos, biología de conservación, respuestas de especies al cambio climático, antropogénico y propagación de especies invasoras entre otros (Wiens y Graham, 2005).

Las características de las cuevas (condiciones microclimáticas), incluidos los rangos de humedad y temperatura, son esenciales para el establecimiento de *P. destructans* (Badino, 2004a; Perry, 2013), mientras que los movimientos de los murciélagos y las características de los refugios influyen en la probabilidad de infección



(Maher et al., 2012), así como las probabilidades de propagación a otras colonias de murciélagos (Thogmartin et al., 2012) y un informe reciente encontró que la mortalidad por el SNB en Norteamérica se correlaciona con las variables climáticas y del paisaje (Escobar et al., 2014), siendo más probable que la mortalidad debida al SNB ocurra en paisajes montañosos y topográficamente heterogéneos, más secos y más fríos durante el invierno, (Flory et al., 2012). Se puede decir entonces que el nicho fundamental del hongo puede ser más amplio de lo que hasta ahora se ha documentado.

Las enfermedades emergentes en la vida silvestre plantean desafíos particularmente difíciles para la conservación debido a su inicio generalmente rápido e inesperado, altas tasas de mortalidad e interacciones potencialmente complejas. En el caso del SNB, cuando el hongo ataca a una población de murciélagos se estima una mortalidad media de 73% (rango 30~99%) en las colonias infectadas (Boyles y Willis, 2010). Los orígenes, los mecanismos de dispersión y los modos de muerte a menudo no se comprenden bien durante una epizootia inicial, lo que dificulta aún más los esfuerzos de conservación y manejo. Las enfermedades emergentes pueden propagarse a nivel mundial y la mortalidad aumenta mientras los investigadores luchan por comprender la enfermedad y desarrollar estrategias de manejo efectivas para minimizar la propagación (Puechmaille et al., 2011).

Por lo tanto, se considera que la prevención de la introducción y el establecimiento de una enfermedad emergente es la forma más rentable de mitigar las consecuencias negativas futuras. Un enfoque importante para la prevención es predecir las especies con tendencia invasiva y las áreas vulnerables a su invasión, que luego pueden guiar la detección temprana y los esfuerzos de respuesta rápida contra las especies invasoras (Roura-Pascual et al., 2011).

Aunque hasta ahora no hay registros de murciélagos infectados con *P. destructans* en México resulta de gran importancia predecir el riesgo, ya que *Eptesicus fuscus* y *Myotis velifer* son especies que se distribuyen a lo largo de Norteamérica (incluyendo el territorio mexicano) y aunque en México no hibernan las posibilidades de contacto en cuevas son altas (Lorch et al., 2011). Hasta el momento no hay reportes que hayan evaluado la susceptibilidad a la infección entre los murciélagos neotropicales de manera experimental y la presente es de las primeras usando modelos de nicho ecológico. El epicentro en América del SNB se reportó entre los murciélagos en cuevas EUA hace sólo unos años, sigue habiendo mucha incertidumbre con respecto a la ecología, la epidemiología y el potencial de cambio de huésped (Reeder et al., 2012).

Desde el primer registro de este síndrome se han hecho diversos estudios, principalmente histopatológicos (Cryan et al., 2010; Lorch et al., 2011; Meteyer et al., 2009), sin embargo, los límites ecológicos y geográficos del SNB todavía no están claros. Se puede decir que el riesgo del SNB y de otras enfermedades emergentes, es guiado por un sistema complejo de interacciones entre especies de patógenos-huéspedes y de éstos con su ambiente, interacciones que hasta ahora no han sido bien identificadas (LoGiudice et al., 2008).

Gracias a que actualmente las bases de datos y los registros de colecciones biológicas son cada vez más accesibles (Ostfeld et al., 2005) y al mismo tiempo se han desarrollado una serie de algoritmos que permiten modelar el nicho ecológico de las especies (e.g., MaxEnt), es posible el uso de estas herramientas para crear modelos de riesgo a través del análisis de la coincidencia geográfica de las especies interactuantes en el ciclo de una enfermedad (Peterson, 2006; Peterson et al., 2002; Soberón y Peterson, 2004).

Aunado a esto, el uso de análisis espaciales complementarios ofrece una herramienta para entender y visualizar las interacciones entre las especies, que son tan complejas que no es posible observar a grandes escalas. Mediante estas herramientas nuevas, las interacciones potenciales se pueden deducir de datos geográficos en lugar de la observación directa (Warren et al., 2008).

Por lo anterior, este trabajo está basado en la hipótesis de que, dado que las cuevas afectadas con el SNB en Norteamérica están en climas fríos y templados es posible esperar que existan similitudes climáticas entre estos ambientes y los que se encuentran en las cadenas montañosas de México.

## TEXTO DEL ARTÍCULO CIENTÍFICO ENVIADO

---

### **White-Nose Syndrome risk infection for North American vespertilionid bats in Mexico**

Ruth A. Gómez-Rodríguez<sup>1,5</sup>, V. Sánchez-Cordero<sup>1ab</sup>, Jorge E. Schondube<sup>2</sup>, Denis Boyer<sup>3</sup>, Angel Rodríguez-Moreno<sup>1</sup>, and Gabriel Gutiérrez-Granados<sup>4a</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apto. Postal 70-153, CDMX 04510, México.

<sup>2</sup>Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM. Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Col. Ex Hacienda de San José, C.P. 58190 Morelia, Michoacán, México.

<sup>3</sup>Instituto de Física, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito de la Investigación Científica, Ciudad Universitaria, C.P. 04510 CDMX, México.

<sup>4</sup>UMIEZ, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. Batalla 5 de mayo s/n esquina Fuerte de Loreto, Col. Ejército de Oriente, Iztapalapa, C.P. 09320, CDMX, México.

<sup>5</sup>Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM; Av. Ciudad Universitaria 3000, C.P. 04510, Coyoacán, CDMX, México.

## **Acknowledgments**

This research was funded by CONABIO (project ME008). RAG-R thanks CONACyT for a grant to the Postgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for logistic support. This contribution is partially a requirement for RAG-R master thesis in Biological Sciences of the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. We thank L. Escobar for comments on the manuscript.

Author contributions: VS-C, AR-M, and GG-G conceived, designed, and obtained funding for this research. RAG-R and GGG conducted the analyses, with help from VS-C, JES, AR-M, and DB. All authors contributed to writing a draft.

## **Biosketch**

Ruth A. Gómez-Rodríguez is a graduate student at Postgrado en Ciencias Biológicas-UNAM. Her research focused on the impacts of human activities on mammal ecological interactions and conservation.

**White-Nose Syndrome risk infection for North American  
vespertilionid bats in Mexico**

|                          |  |
|--------------------------|--|
| Journal:                 | <i>Diversity and Distributions</i>   |
| Manuscript ID            | Draft  |
| Wiley - Manuscript type: | Biodiversity Research  |
| Keywords:                | Ecological niche modeling, Species potential distributions, Risk of infection, Vespertilionid bats, Pseudogymnoascus destructans |
|                          |  |

SCHOLARONE™  
Manuscripts

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7 **White-Nose Syndrome risk infection for North American vespertilionid bats in**  
8  
9 **Mexico**

10  
11  
12  
13 Running title: WNS risk infection for vespertilionid bats in Mexico  
14  
15

16  
17  
18 Abstract

19  
20 Aim: To identify potential risk areas for White-Nose Syndrome infection for North  
21  
22 American vespertilionid bats in Mexico.  
23

24  
25 Location: North America.  
26

27  
28 Methods: We constructed ecological-niche models to project the potential distributions of  
29  
30 the Asian, European, and North American *Pseudogymnoascus destructans* fungi strains and  
31  
32 27 vespertilionid bat species across North America. We conducted pairwise-species  
33  
34 comparisons of the niche-models of each of the fungi strains and each bat species. We  
35  
36 estimated the Schoener index for niche overlap (D), the "I" statistic (I), and the Relative  
37  
38 Rank (RR) for each pair of occurrences.  
39

40  
41 Results: The projected geographic distributions of the three fungi strains in North America  
42  
43 showed differences. The Asian strain showed the most extensive geographic range,  
44  
45 including almost all of Canada and the USA. The European and North American strains  
46  
47 showed smaller geographical ranges that were similar. The potential distributions of the  
48  
49 fungi strains in Mexico include the mountains of the Baja California Peninsula, the Sierra  
50  
51 Madre Occidental, and the Transvolcanic Belt. Additionally, the Asian fungus strain  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4 potential distribution extended southward into the Sierra Madre del Sur, and other southern  
5  
6 high-altitude areas of Mexico. *Lasiurus noctivagans*, *Eptesicus fuscus*, and *Myotis lucifugus*  
7  
8 were the bat species with the highest ecological niche overlap with *P. destructans*.  
9

10  
11 Main conclusions: The European and North American fungi strains showed high ecological  
12  
13 niche similitudes supporting the European origin hypothesis for this syndrome. We  
14  
15 estimated that approximately 50% of vespertilionid bats in Mexico are at risk of WNS  
16  
17 infection based on their potential geographical overlap with *P. destructans*.  
18  
19

20  
21  
22  
23 **Keywords:** Ecological niche modeling, species potential distributions, risk of infection,  
24  
25 Vespertilionid bats, *Pseudogymnoascus destructans*, White-Nose Syndrome.  
26  
27

## 28 29 30 **Introduction**

31  
32 Many emerging diseases are caused by pathogens that are found in species of terrestrial  
33  
34 vertebrates and transmitted from one individual host to another (Ostfeld & Keesing, 2000).  
35  
36 The transmission of these diseases is an ecological process that involves interactions  
37  
38 between groups of individuals, particularly in gregarious species (Keesing, Holt, & Ostfeld,  
39  
40 2006). This is the case of the White-Nose Syndrome (WNS), a recent emerging disease  
41  
42 caused by *Pseudogymnoascus destructans*, a fungus that grows in cold environments  
43  
44 (Maher et al., 2012). *P. destructans* mainly affect bats during hibernation, causing a typical  
45  
46 white halo in their nose, ears, and wing membranes (Reichard & Kunz, 2009). This fungus  
47  
48 invades the skin of bats, affecting their immune system and decreasing fat reserves, causing  
49  
50 early awakening from hibernation during the winter. Awakening usually leads to death by  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60



1  
2  
3  
4 freezing or starvation (Blehert et al., 2009; Frank et al., 2016). So far, it is known that *P.*  
5  
6 *destructans* affects nine species of North American bats, including several species in the  
7  
8 genus *Myotis* (*M. lucifugus*, *M. grisescens*, *M. septentrionalis*, *M. sodalis*, *M. leibii*, *M.*  
9  
10 *austroriparius*, and *M. velifer*), and *Eptesicus fuscus* and *Perimyotis subflavus* (Foley,  
11  
12 Clifford, Castle, Cryan, & Ostfeld, 2011).  
13  
14  
15  
16  
17

18 Evidence suggests that this fungus is native to Europe, where it shows an increasing  
19  
20 incidence and dissemination (Escobar, Lira-Noriega, Medina-Vogel, & Peterson, 2014;  
21  
22 Martínková et al., 2010; Puechmaille et al., 2010; Wibbelt et al., 2010). There are also  
23  
24 records of different bat species being infected in Asia (Hoyt et al., 2016). The arrival of the  
25  
26 fungus to North America probably was through anthropogenic activity (Frick et al., 2010;  
27  
28 Leopardi, Blake, & Puechmaille, 2015). Although this fungus has infected bats in three  
29  
30 continents, it does not affect all species equally, with species of bats occurring in Asia and  
31  
32 Europe exhibiting higher tolerance to this disease than North American species (Zukal et  
33  
34 al., 2016).  
35  
36  
37  
38  
39  
40

41 After it arrived in 2005 to a cave in Albany, New York, the WNS has spread rapidly  
42  
43 throughout North America. By 2019, individuals infected with WNS were confirmed in 34  
44  
45 States of the US and seven Canadian provinces. This rapid dispersion suggests that the  
46  
47 fungus' optimal growth ambient temperature range (4-15 °C) does not represent the species'  
48  
49 thermal niche. It has also been observed that inside caves exist specific microclimatic  
50  
51 conditions that have allowed the fungus to invade and survive in places where weather  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4 conditions limit the fungus' optimal growth (Badino, 2004; Perry, 2013). While this can  
5  
6 limit our capacity to understand, and predict, the expansion of the WNS, it has been found  
7  
8 that WNS bat mortality in North America correlates with variables occurring in  
9  
10 topographically heterogeneous landscapes. These variables include complex topography,  
11  
12 high elevations, and drier and colder weather during the winter (Escobar et al., 2014; Flory,  
13  
14 Kumar, Stohlgren, & Cryan, 2012).  
15  
16  
17  
18  
19

20 Emerging diseases in wildlife pose particularly difficult challenges for conservation due to  
21  
22 their generally rapid growth, high mortality rates, and potentially complex interactions  
23  
24 (Peterson, 2008). When the WNS attacks a population of bats, the estimated mortality is  
25  
26 close to 75% (Boyles & Willis, 2010; Puechmaille et al., 2011). This represents a threat to  
27  
28 the conservation of several species, and generates local population extirpations that disrupt  
29  
30 the structure of bat communities (Boyles, Cryan, McCracken, & Kunz, 2011; Jachowski et  
31  
32 al., 2014; Frick et al., 2015). A first step to manage WNS, and counteract these threats is to  
33  
34 determine the geographical areas that present a suitable environment for the fungus to  
35  
36 establish and grow. This information can guide the early detection and rapid response  
37  
38 efforts against the WNS (Roura-Pascual et al., 2011). Although there are no records of bat  
39  
40 species infected with *P. destructans* in Mexico, it is relevant to predict the risk generated by  
41  
42 this disease in the country. The spread of WNS into Mexico will not only affect local  
43  
44 populations of vespertilionid bats, but could also serve as a source of further dispersion  
45  
46 southwards into Central and South America, as it has occurred with other pathogens  
47  
48 (Escobar et al., 2014; Peterson, Benz, & Papeş, 2007). Additionally, Mexico is a  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4 megadiverse country that presents a high diversity of bat taxa, and the risk of infection of  
5  
6 different families of bats has not been tested (Medellín, 2003).  
7  
8  
9

10  
11 The complex system of interactions between individuals of different bat species, the  
12  
13 fungus, and environmental variables makes the WNS a multi-factorial emerging disease  
14  
15 (Frick et al., 2015; LoGiudice et al., 2008; Soberón & Nakamura, 2009). Ecological-niche  
16  
17 modeling, projected in geographic space as the species potential distributions, provides a  
18  
19 conceptual and methodological framework for approaching the WSN dispersion into new  
20  
21 areas. In this study, we modeled the potential distribution across North America of three  
22  
23 strains of *P. destructans* and a group species of bats from the family Vespertilionidae. Our  
24  
25 goals were: (1) to identify the ecological niche similarities of the Asian, European and  
26  
27 American strains of *P. destructans*, and (2) predict the geographical areas of potential WNS  
28  
29 risk of infection in Mexico by determining areas of overlap among the potential  
30  
31 distributions of *P. destructans* and those of susceptible species of bats in the country.  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38

### 39 Methods

40  
41 We focused our work on bats species belonging to the family Vespertilionidae. We selected  
42  
43 this family since it includes all species of bats reported as hosts of *P. destructans* (Blehert  
44  
45 et al., 2009). We built a database of selected species of vespertilionid bats distributed in  
46  
47 North America, and constructed the list of species to be included in our database with  
48  
49 geographic distribution information from the literature, the IUCN Red List  
50  
51 (<https://www.iucnredlist.org>) and the Mammals Species of the World  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

([www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/](http://www.departments.bucknell.edu/biology/resources/msw3/)). Our database included a total of 27 species of bats (Table 1). For each focal species, we obtained the collection localities from GBIF ([www.gbif.org](http://www.gbif.org); last access January 2020), and the Mexican National Mammal Collection (Colección Nacional de Mamíferos) at the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNM-IB). We carefully reviewed our database to eliminate any suspected misleading occurrence point. We removed doubtful records using previously published maps for all the species (Natureserve: <https://www.natureserve.org>; Ceballos & Oliva 2002), and our knowledge of species ecology and distribution. To model *P. destructans*, we downloaded the records of the European strain from GBIF ([www.gbif.org](http://www.gbif.org); last access January 2020), while we search the literature for the records of the Asia and North America fungi strains (Hoyt et al., 2016; Lorch et al., 2016; Timothy, James, & Jason, 2018; Zukal et al., 2016; see Appendix S1). We corroborated the location of caves using Google Earth.

We produced ecological niche models projected in the geographic space as species potential distributions using MaxEnt v.3.4.1 ([https://biodiversityinformatics.amnh.org/open\\_source/maxent/](https://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/); last accessed February 2020) (Phillips, Anderson, Dudík, Schapire, & Blair, 2017). We built models using the 19 bioclimatic layers of WorldClim ([worldclim.org](http://worldclim.org); see Appendix S2). This allowed us to model using a diverse and complex environmental data set and determine the environment envelopes of each species (<https://www.worldclim.org/data/worldclim21.html>). We used North America (Canada, the US, and Mexico) as the geographical area of dispersion of

1  
2  
3  
4 each species (region M sensu Soberón & Peterson, 2009). We ran each model with 100  
5  
6 replicates, 20% test points, and a random seed. We considered a model to have a good fit  
7  
8 when it showed a  $p < 0.05$  in model metrics and an  $AUC \geq 0.75$  (following Phillips &  
9  
10 Dudík, 2008).  
11  
12  
13  
14  
15

16 We projected the ecological-niche modeling results on the geographical space using  
17  
18 ArcGIS (Phillips et al., 2017). Once we obtained the species potential geographic  
19  
20 distributions, we estimated the influence of environmental variables on the species of bats  
21  
22 and fungi strains using a Principal Components Analysis (PCA). We conducted a Kruskal-  
23  
24 Wallis test to show whether there were differences in their climatic niche among the  
25  
26 European, Asian, and North American strains of *P. destructans*. We also generated an  
27  
28 environmental requirement similarity matrix based on euclidean distances, and used the  
29  
30 ENMTools software statistical metrics to estimate the geographical coincidence among all  
31  
32 species included (Warren, Glor, & Turelli, 2008). We ran 100 replicates for each pairwise-  
33  
34 species comparison, and calculated the Schoener index for the niche overlap (D), the "I"  
35  
36 statistic (I), and the Relative Rank (RR) for each pair of occurrences of bats and the fungi  
37  
38 strains. Results ranged from 0 (no overlap) to 1 (complete overlap). Although we calculated  
39  
40 these three metrics, we only present the "I" statistics, as it treats the distributions as  
41  
42 probabilities (Warren et al., 2008), and then compared the observed distribution with  
43  
44 replicated observation distributions.  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51

## 52 Results

53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4 The PCA analyses showed that variables associated with precipitation (Bio12 - Annual  
5 Precipitation; and Bio18 - Precipitation of Warmest Quarter) were the variables that  
6  
7 contributed more to the principal component 1 (52% of the explained variance). Variables  
8  
9 associated with both temperature and precipitation (Bio 4 - Temperature Seasonality; and  
10  
11 Bio16 - Precipitation of Wettest Quarter) were the main contributing variables of the  
12  
13 principal component 2 (33% of the explained variance). *Myotis lucifugus*, *M*  
14  
15 *septentrionalis*, *M. sodalis*, and *Eptesicus fuscus* were species of bats whose distributions  
16  
17 were influenced by temperature. On the other hand, *M. grisescens*, *Nycticeius humeralis*,  
18  
19 and *Pipistrellus subflavus* were species whose geographic distributions were positively  
20  
21 affected by annual precipitation, but the geographic distributions of *M. velifer*, *M.*  
22  
23 *californicus*, and *Lasiurus cinereus*, were negatively influenced by this variable (Figure 1).  
24  
25 The species potential geographic distribution models of the 27 species of bats and the  
26  
27 fungus *P. destructans* showed an average AUC > 0.9.  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35

36 We found statistical differences among the environmental envelopes of the Asian,  
37  
38 European, and North American fungi strains (Kruskal-Wallis  $P < 0.05$ ). The Tukey HSD  
39  
40 test showed that both European and North America strains projected environments were  
41  
42 statistically different from the Asian strain (Figure 2). The potential geographic  
43  
44 distributions models of the European and North American strains covered similar  
45  
46 geographical areas of North America, with presence in limited areas northwest Canada, and  
47  
48 clear absences in the southeast of the USA (Figure 3). The Asian fungus strain potential  
49  
50 geographic distribution model predicted its presence in most of North America, including  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4 all of Canada and the USA (Figure 3). The three fungi strain potential geographic  
5  
6 distributions predicted suitable areas for the establishment and growth of *P. destructans* in  
7  
8 Mexico. These areas included large regions of northern Mexico in the States of Baja  
9  
10 California, Baja California Sur, Sonora, Chihuahua, Durango, Nuevo León, Coahuila, and  
11  
12 Zacatecas. Additionally, some central Mexico areas, including high-altitude portions of the  
13  
14 Transvolcanic Belt, are suitable for the fungus (Figure 3).  
15  
16  
17  
18  
19

20 The correlation matrix based on bioclimatic variables between species of bats and the three  
21  
22 fungi strains showed that the Asian strain had a moderate negative correlation with all  
23  
24 species of bats (Figure 4). On the other hand, the European fungus strain showed a climatic  
25  
26 correlation with *Lasiurus borealis*, *Myotis leibii*, *M. lucifugus*, *M. sodalis*, and *Pipistrellus*  
27  
28 *subflavus*. Meanwhile, the North American strain showed a climatic correlation with  
29  
30 *Eptesicus fuscus*, *Lasiurus cinereus*, *Lasionycteris noctivagans*, *M. peninsularis*, *M. velifer*,  
31  
32 and *M. volans* (Table 2). The niche overlapping analysis (I index) showed that the Asian  
33  
34 fungus strain had a low niche similarity with all the North American species of  
35  
36 vespertilionid bats included in this study (I index range 0.12 - 0.47). Conversely, the niche  
37  
38 overlap was similar between the American and European fungi strains and *E. fuscus*,  
39  
40 *Corynorhinus townsendii*, *L. cinereus*, *L. noctivagans*, *M. ciliolabrum*, *M. evotis*, *M.*  
41  
42 *lucifugus*, *M. velifer*, *M. volans*, and *M. yumanensis* (Table 2; see Appendix S3 and  
43  
44 Appendix S4).  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

## Discussion

1  
2  
3  
4 The similarity of the ecological niche between the European and the North American fungi  
5 strains supports the hypothesis that *P. destructans* was introduced to North America from  
6 Europe. The North American strain appears to have retained the climatic niche width of the  
7 European strain (Leopardi et al., 2015). However, it seems to be adjusting to novel  
8 environmental conditions in North America (Escobar et al. 2014). The ecological niche of  
9 the Asian fungus strain was different from both the European and the North American  
10 strains (Figure 2). This indicates that the Asian strain responds differently to novel  
11 environments, and that *P. destructans* appear to track changes in climatic conditions (Barve  
12 et al., 2011), presenting regional adaptations.  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26

27 The different responses that the three strains of *P. destructans* have shown to environmental  
28 variables, and the presence of this fungus in areas of North America with precipitation and  
29 temperature different than those it occupies in Europe, indicate the existence of significant  
30 challenges for evaluating WNS risk of infection for vespertilionid bats in Mexico and other  
31 geographic areas where this fungus is not yet present. *P. destructans* is still spreading in  
32 North America, suggesting that its climatic niche is broader than expected (Hallam &  
33 Federico, 2012). This hypothesis is supported by the fact that the Asian strain occurs in  
34 different environmental conditions than the other two strains. While our potential  
35 geographic distribution model for the Asian strain offers further information about new  
36 environmental conditions where this fungus can grow in North America, due to the limited  
37 number of localities available for this strain (Escobar et al., 2014; Merow, Smith, &  
38 Silander Jr, 2013), its results should be considered as an underestimation (see below).  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60



1  
2  
3  
4 Nonetheless, our potential geographic distribution models for the European and North  
5  
6 American fungi strains are a critical tool to identify WNS risk areas of infection for  
7  
8 vespertilionid bats in all of North America.  
9

10  
11  
12  
13 Our *P. destructans* potential geographic distribution model for North America included  
14  
15 areas where the first case of WNS infection occurred. It also included the majority of sites  
16  
17 where the fungus has been reported (%), although it did not identify all the known WNS  
18  
19 areas (%). One possible cause for these omission areas is that our ecological niche model  
20  
21 was based exclusively on bioclimatic variables. The presence of the fungus is the result of a  
22  
23 combination of climatic, as well as microclimatic variables that include the humidity,  
24  
25 temperature, and seasonal variability inside of each cave. All these factors are essential for  
26  
27 the establishment and growth of *P. destructans* (Wilder, Frick, Langwig, & Kunz, 2011).  
28  
29 While this microclimate scale cannot be reflected in our modeling approach, it is important  
30  
31 to notice both the landscape and the regional climate influence the microclimatic conditions  
32  
33 within the caves (Badino, 2004; Perry, 2013). There is also evidence that the mortality of  
34  
35 bats in North America due to the WNS correlated with the landscape habitat and regional  
36  
37 climatic variables (Escobar et al., 2014).  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44

45 In the case of Mexico, the projected distribution of *P. destructans* included the Sierra  
46  
47 Madre in the Baja California Peninsula, the Sierra Madre Occidental, and part of the  
48  
49 Transvolcanic Belt in central Mexico (Figure 3). We consider that our modeling approach  
50  
51 of *P. destructans* in Mexico is adequate, given the observed high ecological niche  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4 similarities between the European and the North American fungi strains (Figure 4;  
5 Supplemental material 3). Additionally, the most important climatic variable from our  
6  
7 ecological-niche model was the average temperature of the coldest four-month period. It is  
8  
9 known that this fungus is psychrophilic, preferring temperatures lower than 20°C, a  
10  
11 climatic condition similar to the temperatures present in the highlands of these mountain  
12  
13 ranges in Mexico (Figure 4). Thus, a geographic overlap between the potential geographic  
14  
15 distribution of the fungus and those of different species of bats will likely result in areas  
16  
17 with a high WNS infection risk for populations of vespertilionid bats (Supplemental  
18  
19 material 3 and 4). The coarse-grained geographical overlap can be further refined by adding  
20  
21 landscape habitat and regional climatic layers and microclimatic variables inside caves  
22  
23 (Escobar et al., 2014).  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31

32 Because WNS transmission has been confirmed among species of bats sharing roosting  
33  
34 sites inside caves, it would be particularly important to investigate if migratory species of  
35  
36 bats can carry the fungus into new locations. For example, *Lasiurus cinereus* migrates from  
37  
38 Canada and the US to México flying more than 1,000 km each year (Constantine, 2003). *L.*  
39  
40 *cinereus* has been identified as resistant to WNS infection in the epizootic areas (Dzal,  
41  
42 McGuire, Veselka, & Fenton, 2011), and its long migratory behavior offers clear  
43  
44 opportunities for *P. destructans* to spread into southern areas inside Mexico (Peterson,  
45  
46 2006). Furthermore, *Eptesicus fuscus*, *Myotis velifer*, and *Tadarida brasiliensis* exhibit  
47  
48 extensive migration routes where *P. destructans* can be dispersed southwards into areas  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4 with suitable ecological conditions. This has been observed for other zoonotic diseases, as  
5  
6 in migratory bird species dispersing H5N1 virus (Peterson et al., 2007).  
7  
8  
9

10  
11 Another species of bat posing a challenge for studying WNS risk areas of infection in  
12  
13 Mexico is *Eptesicus fuscus*. This bat is abundant in Mexico, and while it was not present in  
14  
15 the projected potential WNS risk areas, individuals of this species have tested positive for  
16  
17 WNS in the USA (Meteyer et al., 2009). Thus, a potential risk exists for populations of *E.*  
18  
19 *fuscus* occurring in Mexico, given its wide distribution (Ceballos & Olivia, 2002).  
20  
21  
22  
23  
24

25 Our models allowed us to identify eight species of bats that live in similar environmental  
26  
27 conditions to *P. destructans*, and as a result, present a high risk of infection with WNS.  
28  
29 These species represent approximately 50% of vespertilionid bats occurring in Mexico  
30  
31 (Table 2). Moreover, several of these species are included in a category of conservation  
32  
33 treat due to high rates of deforestation, according to the Mexican risk-species act  
34  
35 (*Lasiorycteris noctivagans*, *Myotis evotis* y *Myotis planiceps*; NOM 059-2010). The  
36  
37 combined potential impact of deforestation and zoonotic diseases as the WNS on  
38  
39 vespertilionid bat populations remains unclear. This is an important topic for further  
40  
41 research, due to the dramatic ecological consequences that a population decline of these  
42  
43 species can have at the ecosystem level (Kunz, de Torre, Bauer, Lobova, & Fleming,  
44  
45 2011).  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4 Our study identified potential areas of WNS risk infection for vespertilionid bats in  
5 Mexico. Despite the limitations of our modeling approach, such as not including fine-  
6 grained landscape habitat and regional climate variables, as well as the microclimatic  
7 variables found inside caves, it can serve as a geographical platform to select specific sites  
8 for conducting more detailed studies. While we focused on vespertilionid bats due to their  
9 sensibility to WNS, it is crucial to consider that bats from different families are known to  
10 share roosts with them (Thogmartin, King, Szymanski, & Pruitt, 2012). Whether other  
11 species of bats are at risk of being infected with WNS when roosting inside caves holding  
12 vespertilionid colonies remains to be investigated. Future goals for addressing WNS risk of  
13 infection in species of bats in Mexico include corroborating the presence of the fungus in  
14 the geographical areas predicted by our models and determining the presence of *P.*  
15 *destructans* along bat-migratory routes. These research directions will help to identify fine-  
16 grained areas of WNS risk of infection in species of bats and contribute to establishing  
17 management strategies for bat conservation in North America.

#### 36 References

- 37  
38  
39 Badino, G. (2004). Cave temperatures and global climatic change. *International*  
40 *Journal of Speleology*, 33(1), 10.  
41  
42  
43 Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P.,  
44 Peterson, A. T., . . . Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible  
45 area in ecological niche modeling and species distribution modeling.  
46 *Ecological Modelling*, 222(11), 1810-1819.  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3  
4 Blehert, D. S., Hicks, A. C., Behr, M., Meteyer, C. U., Berlowski-Zier, B. M.,  
5  
6 Buckles, E. L., . . . Niver, R. (2009). Bat white-nose syndrome: an emerging  
7  
8 fungal pathogen? *Science*, 323(5911), 227-227.  
9  
10  
11 Boyles, J. G., Cryan, P. M., McCracken, G. F., & Kunz, T. H. (2011). Economic  
12  
13 importance of bats in agriculture. *Science*, 332(6025), 41-42.  
14  
15  
16 Boyles, J. G., & Willis, C. K. R. (2010). Could localized warm areas inside cold  
17  
18 caves reduce mortality of hibernating bats affected by white-nose  
19  
20 syndrome? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(2), 92-98.  
21  
22  
23 Ceballos, G., & Oliva, G. (2002). Los mamíferos silvestres de México.  
24  
25  
26 Constantine, D. G. (2003). Geographic translocation of bats: known and potential  
27  
28 problems. *Emerging infectious diseases*, 9(1), 17.  
29  
30  
31 Dzal, Y., McGuire, L. P., Veselka, N., & Fenton, M. B. (2011). Going, going, gone:  
32  
33 the impact of white-nose syndrome on the summer activity of the little  
34  
35 brown bat (*Myotis lucifugus*). *Biology letters*, 7(3), 392-394.  
36  
37  
38 Escobar, L. E., Lira-Noriega, A., Medina-Vogel, G., & Peterson, A. T. (2014).  
39  
40 Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus*  
41  
42 *destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict  
43  
44 model transference. *Geospatial health*, 221-229.  
45  
46  
47 Flory, A. R., Kumar, S., Stohlgren, T. J., & Cryan, P. M. (2012). Environmental  
48  
49 conditions associated with bat white-nose syndrome mortality in the  
50  
51 north-eastern United States. *Journal of Applied Ecology*, 49(3), 680-689.  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3  
4 Foley, J., Clifford, D., Castle, K., Cryan, P., & Ostfeld, R. S. (2011). Investigating  
5  
6 and managing the rapid emergence of white-nose syndrome, a novel, fatal,  
7  
8 infectious disease of hibernating bats. *Conservation biology*, *25*(2), 223-231.  
9  
10  
11 Frank, C. L., Ingala, M. R., Ravenelle, R. E., Dougherty-Howard, K., Wicks, S. O.,  
12  
13 Herzog, C., & Rudd, R. J. (2016). The effects of cutaneous fatty acids on the  
14  
15 growth of *Pseudogymnoascus destructans*, the etiological agent of white-  
16  
17 nose syndrome (WNS). *PLoS One*, *11*(4).  
18  
19  
20 Frick, W. F., Pollock, J. F., Hicks, A. C., Langwig, K. E., Reynolds, D. S., Turner,  
21  
22 G. G., . . . Kunz, T. H. (2010). An emerging disease causes regional  
23  
24 population collapse of a common North American bat species. *Science*,  
25  
26 *329*(5992), 679-682.  
27  
28  
29 Frick, W. F., Puechmaille, S. J., Hoyt, J. R., Nickel, B. A., Langwig, K. E., Foster,  
30  
31 J. T., . . . Haarsma, A. J. (2015). Disease alters macroecological patterns of  
32  
33 North American bats. *Global Ecology and Biogeography*, *24*(7), 741-749.  
34  
35  
36 Hallam, T. G., & Federico, P. (2012). The panzootic white-nose syndrome: An  
37  
38 environmentally constrained disease? *Transboundary and emerging*  
39  
40 *diseases*, *59*(3), 269-278.  
41  
42  
43 Hoyt, J. R., Sun, K., Parise, K. L., Lu, G., Langwig, K. E., Jiang, T., . . . Feng, J.  
44  
45 (2016). Widespread Bat White-Nose Syndrome Fungus, Northeastern China.  
46  
47 *Emerging infectious diseases*, *22*(1), 140-142. doi:10.3201/eid2201.151314  
48  
49  
50 Jachowski, D. S., Dobony, C. A., Coleman, L. S., Ford, W. M., Britzke, E. R., &  
51  
52 Rodrigue, J. L. (2014). Disease and community structure: white-nose  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3  
4 syndrome alters spatial and temporal niche partitioning in sympatric bat  
5 species. *Diversity and Distributions*, 20(9), 1002-1015.  
6  
7  
8  
9 Keesing, F., Holt, R. D., & Ostfeld, R. S. (2006). Effects of species diversity on  
10 disease risk. *Ecology letters*, 9(4), 485-498.  
11  
12  
13 Kunz, T. H., de Torrez, E. B., Bauer, D., Lobova, T., & Fleming, T. H. (2011).  
14 Ecosystem services provided by bats. *Europe*, 31, 32.  
15  
16  
17  
18 Leopardi, S., Blake, D., & Puechmaille, S. J. (2015). White-nose syndrome fungus  
19 introduced from Europe to North America. *Current Biology*, 25(6), R217-  
20 R219.  
21  
22  
23  
24  
25 LoGiudice, K., Duerr, S. T. K., Newhouse, M. J., Schmidt, K. A., Killilea, M. E., &  
26 Ostfeld, R. S. (2008). Impact of host community composition on Lyme  
27 disease risk. *Ecology*, 89(10), 2841-2849.  
28  
29  
30  
31  
32 Lorch, J. M., Meteyer, C. U., Behr, M. J., Boyles, J. G., Cryan, P. M., Hicks, A. C.,  
33 . . . Reeder, D. M. (2011). Experimental infection of bats with *Geomyces*  
34 *destructans* causes white-nose syndrome. *Nature*, 480(7377), 376-378.  
35  
36  
37  
38  
39 Lorch, J. M., Palmer, J. M., Lindner, D. L., Ballmann, A. E., George, K. G., Griffin,  
40 K., . . . Anderson, C. D. (2016). First detection of bat white-nose syndrome  
41 in western North America. *MSphere*, 1(4).  
42  
43  
44  
45  
46 Maher, S. P., Kramer, A. M., Pulliam, J. T., Zokan, M. A., Bowden, S. E., Barton,  
47 H. D., . . . Drake, J. M. (2012). Spread of white-nose syndrome on a network  
48 regulated by geography and climate. *Nature communications*, 3(1), 1-8.  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3  
4 Martínková, N., Bačkor, P., Bartonička, T., Blažková, P., Červený, J., Falteisek, L.,  
5 . . . Hubálek, Z. (2010). Increasing incidence of *Geomyces destructans*  
6 fungus in bats from the Czech Republic and Slovakia. *PLoS One*, 5(11).  
7  
8  
9  
10  
11 Medellín, R. (2003). Diversity and Conservation of Bats in Mexico: Research  
12 Priorities, Strategies, and Actions. *Wildlife Society Bulletin*, 31, 87-97.  
13  
14 doi:10.2307/3784362  
15  
16  
17  
18 Merow, C., Smith, M. J., & Silander Jr, J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt  
19 for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and  
20 settings matter. *Ecography*, 36(10), 1058-1069.  
21  
22  
23  
24  
25 Merritt, J. F. (2010). *The biology of small mammals*: JHU Press.  
26  
27  
28  
29  
30 Meteyer, C. U., Buckles, E. L., Blehert, D. S., Hicks, A. C., Green, D. E., Shearn-  
31 Bochler, V., . . . Behr, M. J. (2009). Histopathologic criteria to confirm  
32 white-nose syndrome in bats. *Journal of Veterinary Diagnostic*  
33 *Investigation*, 21(4), 411-414.  
34  
35  
36  
37 Ostfeld, R. S., Glass, G. E., & Keesing, F. (2005). Spatial epidemiology: an  
38 emerging (or re-emerging) discipline. *Trends in ecology & evolution*, 20(6),  
39 328-336.  
40  
41  
42  
43  
44 Ostfeld, R. S., & Keesing, F. (2000). Biodiversity series: the function of  
45 biodiversity in the ecology of vector-borne zoonotic diseases. *Canadian*  
46 *Journal of Zoology*, 78(12), 2061-2078.  
47  
48  
49  
50  
51 Perry, R. W. (2013). A review of factors affecting cave climates for hibernating bats  
52 in temperate North America. *Environmental Reviews*, 21(1), 28-39.  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60



- Peterson, A. T. (2006). Ecological niche modeling and spatial patterns of disease transmission. *Emerging infectious diseases*, *12*(12), 1822.
- Peterson, A. T. (2008). Biogeography of diseases: a framework for analysis. *Naturwissenschaften*, *95*(6), 483-491.
- Peterson, A. T., Benz, B. W., & Papeş, M. (2007). Highly pathogenic H5N1 avian influenza: entry pathways into North America via bird migration. *PLoS one*, *2*(2).
- Peterson, A. T., Sánchez-Cordero, V., Beard, C. B., & Ramsey, J. M. (2002). Ecological niche modeling and potential reservoirs for Chagas disease, Mexico. *Emerging infectious diseases*, *8*(7), 662.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, *40*(7), 887-893.
- Phillips, S. J., & Dudík, M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, *31*(2), 161-175.
- Puechmaille, S. J., Frick, W. F., Kunz, T. H., Racey, P. A., Voigt, C. C., Wibbelt, G., & Teeling, E. C. (2011). White-nose syndrome: is this emerging disease a threat to European bats? *Trends in ecology & evolution*, *26*(11), 570-576.
- Puechmaille, S. J., Verdeyroux, P., Fuller, H., Gouilh, M. A., Bekaert, M., & Teeling, E. C. (2010). White-nose syndrome fungus (*Geomyces destructans*) in bat, France. *Emerging infectious diseases*, *16*(2), 290.

- 1  
2  
3  
4 Reichard, J. D., & Kunz, T. H. (2009). White-nose syndrome inflicts lasting injuries  
5 to the wings of little brown myotis (*Myotis lucifugus*). *Acta*  
6  
7 *Chiropterologica*, *11*(2), 457-464.  
8  
9  
10  
11 Roura-Pascual, N., Hui, C., Ikeda, T., Leday, G., Richardson, D. M., Carpintero, S.,  
12  
13 . . . Hartley, S. (2011). Relative roles of climatic suitability and  
14 anthropogenic influence in determining the pattern of spread in a global  
15 invader. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *108*(1), 220-225.  
16  
17  
18  
19  
20 Soberón, J., & Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts,  
21 methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of*  
22  
23 *Sciences*, *106*(Supplement 2), 19644-19650.  
24  
25  
26  
27 Soberón, J., & Peterson, A. T. (2009). Monitoring biodiversity loss with primary  
28 species-occurrence data: toward national-level indicators for the 2010 target  
29 of the convention on biological diversity. *AMBIO: A Journal of the Human*  
30  
31 *Environment*, *38*(1), 29-34.  
32  
33  
34  
35  
36 Soberón, J., & Peterson, T. (2004). Biodiversity informatics: managing and  
37 applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal*  
38  
39 *Society of London. Series B: Biological Sciences*, *359*(1444), 689-698.  
40  
41  
42  
43 Thogmartin, W. E., King, R. A., Szymanski, J. A., & Pruitt, L. (2012). Space-time  
44 models for a panzootic in bats, with a focus on the endangered Indiana bat.  
45  
46  
47 *Journal of Wildlife Diseases*, *48*(4), 876-887.  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

- 1  
2  
3  
4 Timothy, M. W., James, E. W., & Jason, R. (2018). New Record of Northern Long-  
5 eared Bats in Coastal South Carolina. *Southeastern Naturalist*, 17(1).  
6  
7 doi:10.1656/058.017.0112  
8  
9  
10  
11 Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency  
12 versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution:*  
13 *International Journal of Organic Evolution*, 62(11), 2868-2883.  
14  
15  
16  
17  
18 Wibbelt, G., Kurth, A., Hellmann, D., Weishaar, M., Barlow, A., Veith, M., . . .  
19  
20 Bontadina, F. (2010). White-nose syndrome fungus (*Geomyces destructans*)  
21 in bats, Europe. *Emerging infectious diseases*, 16(8), 1237.  
22  
23  
24  
25 Wilder, A. P., Frick, W. F., Langwig, K. E., & Kunz, T. H. (2011). Risk factors  
26 associated with mortality from white-nose syndrome among hibernating bat  
27 colonies. *Biology Letters*, 7(6), 950-953.  
28  
29  
30  
31  
32  
33 Zikal, J., Bandouchova, H., Brichta, J., Cmokova, A., Jaron, K. S., Kolarik, M., . . .  
34  
35 Orlov, O. (2016). Corrigendum: White-nose syndrome without borders:  
36 *Pseudogymnoascus destructans* infection tolerated in Europe and Palearctic  
37 Asia but not in North America. *Scientific reports*, 6.  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

Figure 1

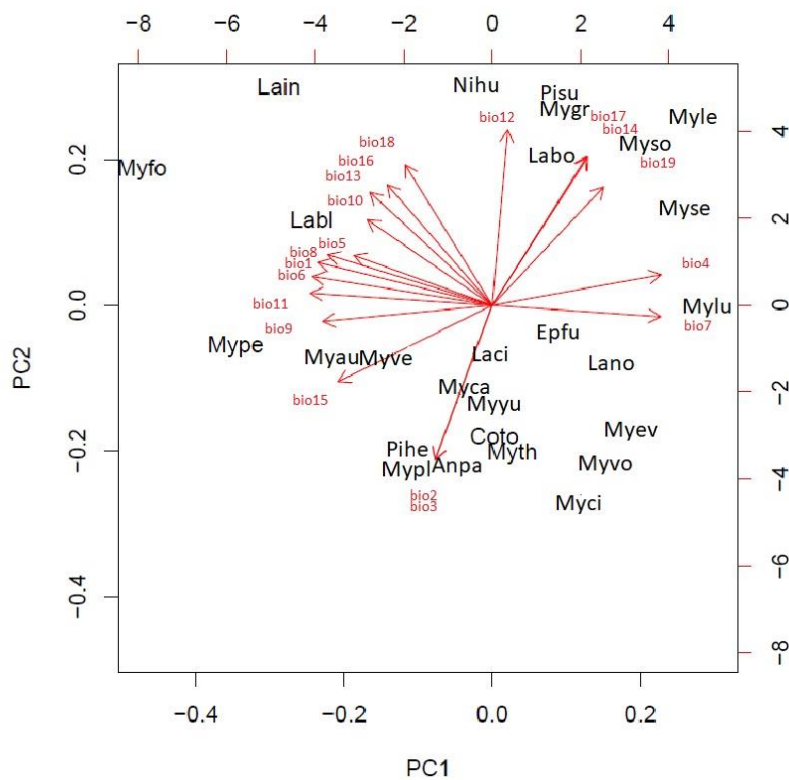
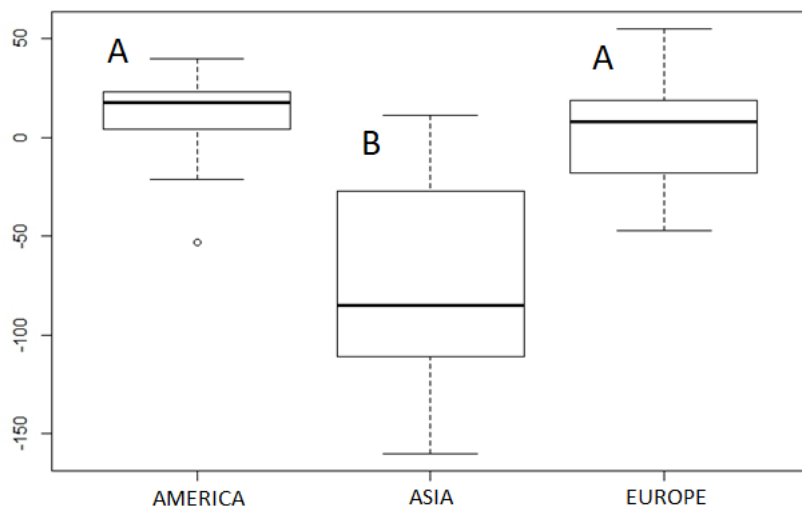


Figure 2



1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

Figure 3

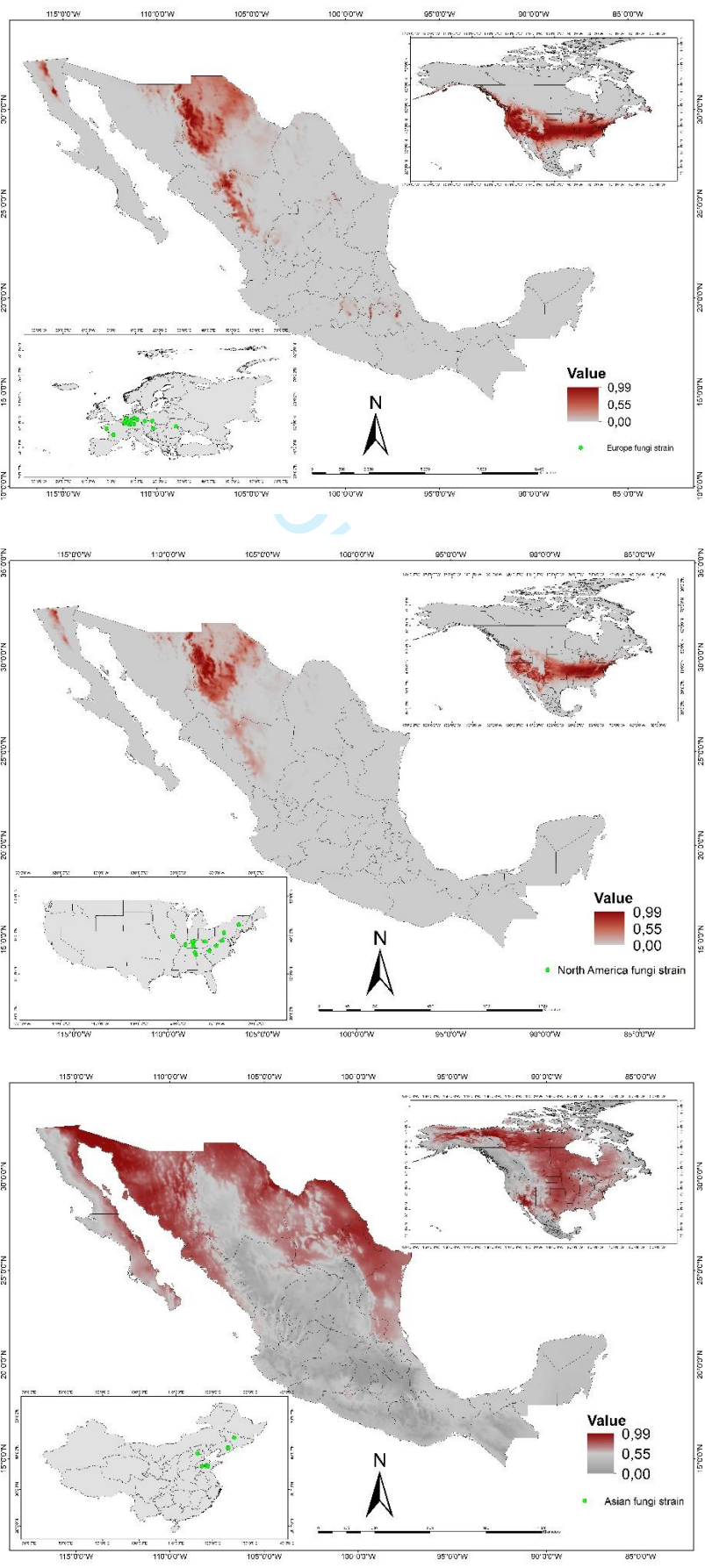


Figure 4

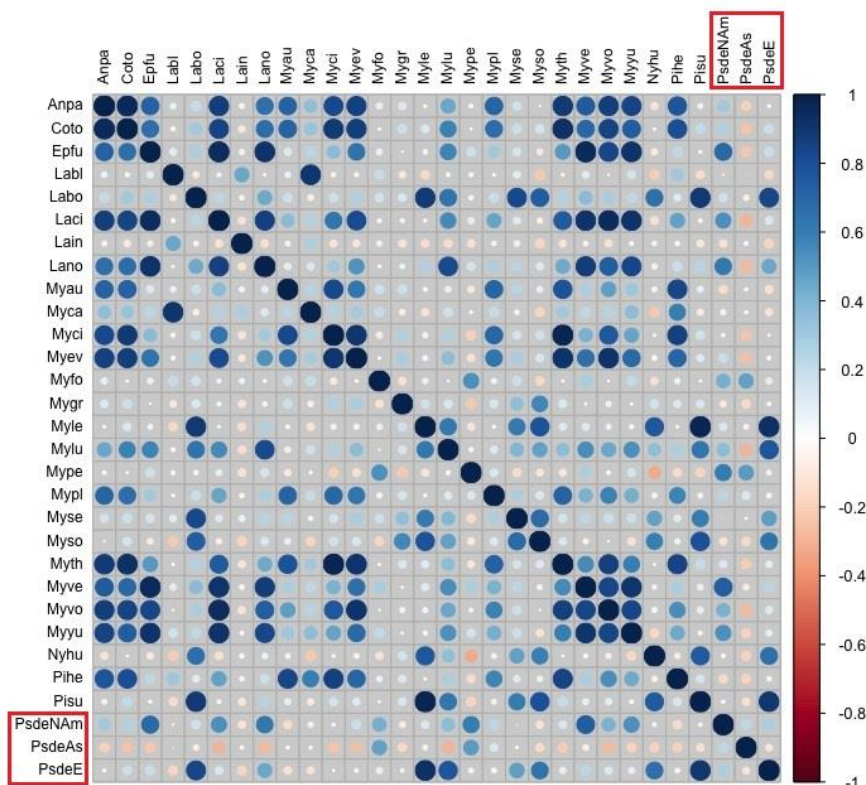


Table 1

| Species                          | +<br>Positive | +<br>Confirmed |
|----------------------------------|---------------|----------------|
| <i>Corynorhinus townsendii</i>   | X             |                |
| <i>Eptesicus fuscus</i>          | X             | X              |
| <i>Lasionycteris noctivagans</i> | X             |                |
| <i>Lasiurus blossevillii</i>     | X             |                |
| <i>Lasiurus borealis</i>         |               |                |
| <i>Lasiurus cinereus</i>         |               |                |
| <i>Lasiurus intermedius</i>      |               |                |
| <i>Myotis auriculus</i>          |               |                |
| <i>Myotis californicus</i>       |               |                |
| <i>Myotis ciliolabrum</i>        |               |                |
| <i>Myotis evotis</i>             |               |                |
| <i>Myotis fortidens</i>          |               |                |

|    |                               |   |   |
|----|-------------------------------|---|---|
| 1  |                               |   |   |
| 2  |                               |   |   |
| 3  |                               |   |   |
| 4  | <i>Myotis grisescens</i>      | X | X |
| 5  |                               |   |   |
| 6  |                               |   |   |
| 7  | <i>Myotis leibii</i>          | X | X |
| 8  |                               |   |   |
| 9  |                               |   |   |
| 10 | <i>Myotis lucifugus</i>       | X | X |
| 11 |                               |   |   |
| 12 |                               |   |   |
| 13 | <i>Myotis peninsularis</i>    |   |   |
| 14 |                               |   |   |
| 15 |                               |   |   |
| 16 | <i>Myotis planiceps</i>       |   |   |
| 17 |                               |   |   |
| 18 |                               |   |   |
| 19 |                               |   |   |
| 20 | <i>Myotis septentrionalis</i> | X | X |
| 21 |                               |   |   |
| 22 |                               |   |   |
| 23 | <i>Myotis sodalis</i>         | X | X |
| 24 |                               |   |   |
| 25 |                               |   |   |
| 26 | <i>Myotis thysanodes</i>      |   |   |
| 27 |                               |   |   |
| 28 |                               |   |   |
| 29 | <i>Myotis velifer</i>         | X | X |
| 30 |                               |   |   |
| 31 |                               |   |   |
| 32 | <i>Myotis volans</i>          | X | X |
| 33 |                               |   |   |
| 34 |                               |   |   |
| 35 |                               |   |   |
| 36 | <i>Myotis yumanensis</i>      | X | X |
| 37 |                               |   |   |
| 38 |                               |   |   |
| 39 | <i>Nycticeius humeralis</i>   |   |   |
| 40 |                               |   |   |
| 41 |                               |   |   |
| 42 | <i>Pipistrellus hesperus</i>  |   |   |
| 43 |                               |   |   |
| 44 |                               |   |   |
| 45 | <i>Pipistrellus subflavus</i> | X | X |
| 46 |                               |   |   |
| 47 |                               |   |   |
| 48 |                               |   |   |
| 49 |                               |   |   |
| 50 |                               |   |   |
| 51 |                               |   |   |
| 52 |                               |   |   |
| 53 |                               |   |   |
| 54 |                               |   |   |
| 55 |                               |   |   |
| 56 |                               |   |   |
| 57 |                               |   |   |
| 58 |                               |   |   |
| 59 |                               |   |   |
| 60 |                               |   |   |



Table 2

| SPECIES                          | North American | Europe | Asian |
|----------------------------------|----------------|--------|-------|
|                                  | I              | I      | I     |
| <i>Corynorhinus townsendii</i>   | 0.65           | 0.62   | 0.32  |
| <i>Eptesicus fuscus</i>          | 0.67*          | 0.67*  | 0.47  |
| <i>Lasiurus cinereus</i>         | 0.66*          | 0.64   | 0.48  |
| <i>Lasionycteris noctivagans</i> | 0.71**         | 0.75*  | 0.44  |
| <i>Myotis ciliolabrum</i>        | 0.64*          | 0.63*  | 0.34  |
| <i>Myotis evotis</i>             | 0.71*          | 0.68   | 0.40  |
| <i>Myotis lucifugus</i>          | 0.68*          | 0.66*  | 0.32  |
| <i>Myotis velifer</i>            | 0.70**         | 0.67*  | 0.46  |
| <i>Myotis volans</i>             | 0.63           | 0.66*  | 0.32  |
| <i>Myotis yumanensis</i>         | 0.64*          | 0.65   | 0.34  |

## Appendix S1

| Fungus Strain | Longitude  | Latitude  |
|---------------|------------|-----------|
| PsdeAm        | -78.675863 | 38.597419 |
| PsdeAm        | -88.117382 | 37.493817 |
| PsdeAm        | -78.204445 | 40.605839 |
| PsdeAm        | -80.175066 | 37.252136 |
| PsdeAm        | -74.394446 | 42.696234 |
| PsdeAm        | -81.938589 | 35.919385 |
| PsdeAm        | -85.409156 | 35.019545 |
| PsdeAm        | -85.654242 | 35.53015  |
| PsdeAm        | -86.058786 | 37.116187 |
| PsdeAm        | -83.124325 | 38.371147 |
| PsdeAm        | -86.339224 | 38.374964 |
| PsdeAm        | -86.137293 | 38.060266 |
| PsdeAm        | -85.817286 | 38.432501 |
| PsdeAm        | -86.272812 | 38.191675 |
| PsdeAm        | -91.332054 | 39.686533 |
| PsdeAs        | 125.90332  | 44.02449  |
| PsdeAs        | 115.87138  | 39.6577   |
| PsdeAs        | 124.07611  | 41.28861  |
| PsdeAs        | 124.05194  | 41.26833  |
| PsdeAs        | 124.07388  | 41.26611  |
| PsdeAs        | 124.28166  | 41.26638  |
| PsdeAs        | 117.08833  | 36.24944  |
| PsdeAs        | 118.21667  | 36.48277  |
| PsdeAs        | 118.42444  | 36.16222  |
| PsdeAs        | 118.64777  | 36.24944  |
| PsdeE         | 10.5       | 51.4      |
| PsdeE         | 26.6       | 48.7      |
| PsdeE         | 10.5       | 51.4      |
| PsdeE         | 5.3        | 49.8      |
| PsdeE         | 7.2        | 49.4      |
| PsdeE         | 0.7        | 45.1      |
| PsdeE         | 13.7       | 50.73     |
| PsdeE         | 9.3        | 49.5      |
| PsdeE         | 10.5       | 51.4      |
| PsdeE         | 10.5       | 51.4      |
| PsdeE         | 5.9        | 52        |
| PsdeE         | -2.1       | 47.7      |
| PsdeE         | 5.3        | 50.4      |
| PsdeE         | 9.3        | 52.1      |
| PsdeE         | 9.3        | 52.1      |

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

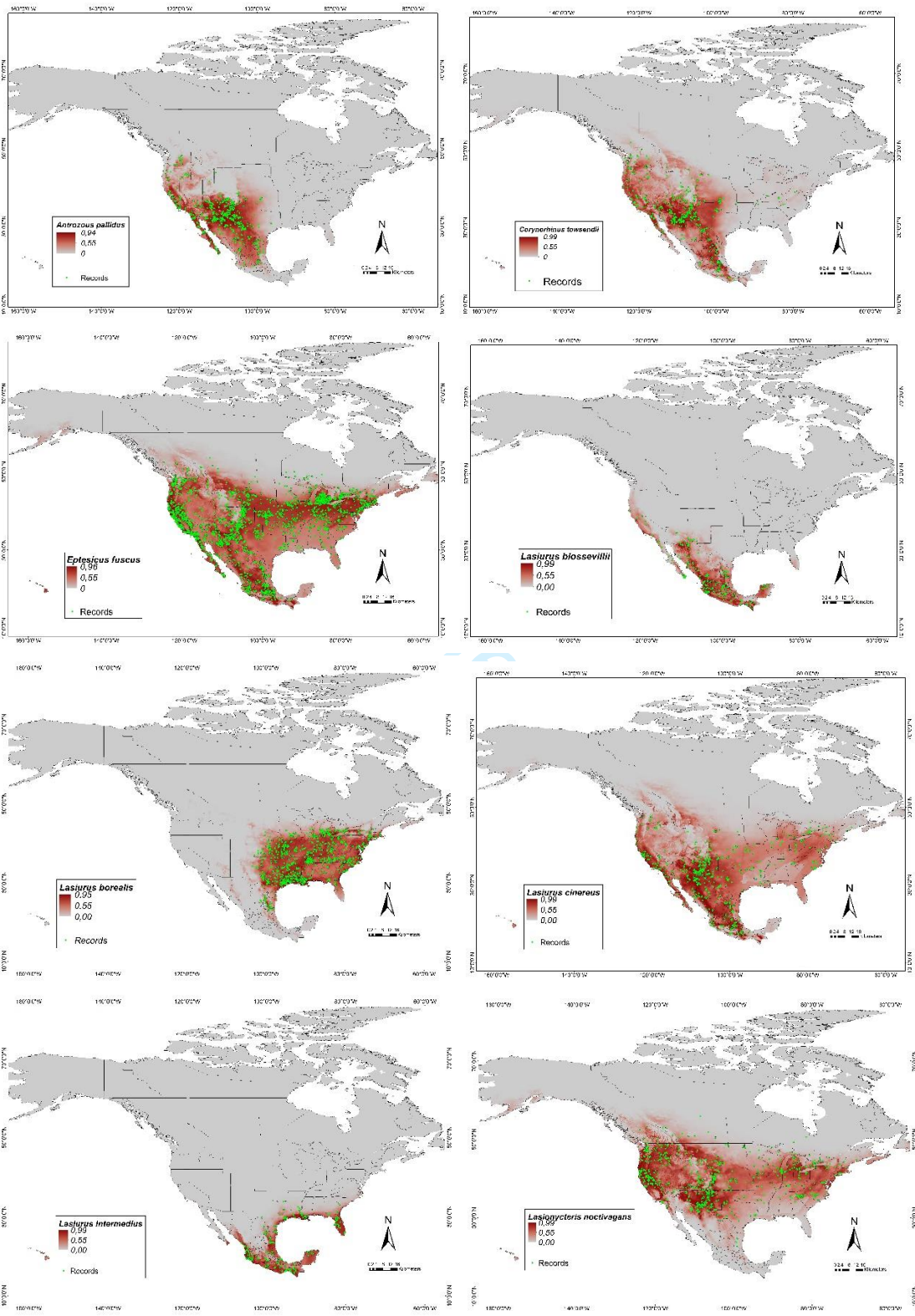
|       |      |      |
|-------|------|------|
| PsdeE | 9.3  | 52.1 |
| PsdeE | 9.2  | 52.1 |
| PsdeE | 16.7 | 50.8 |
| PsdeE | 7.2  | 50.5 |
| PsdeE | 8    | 51.1 |
| PsdeE | 17.3 | 47.7 |
| PsdeE | 0.7  | 45.1 |
| PsdeE | 8    | 51.1 |
| PsdeE | 17.3 | 47.7 |
| PsdeE | 10.5 | 51.4 |

For Review Only

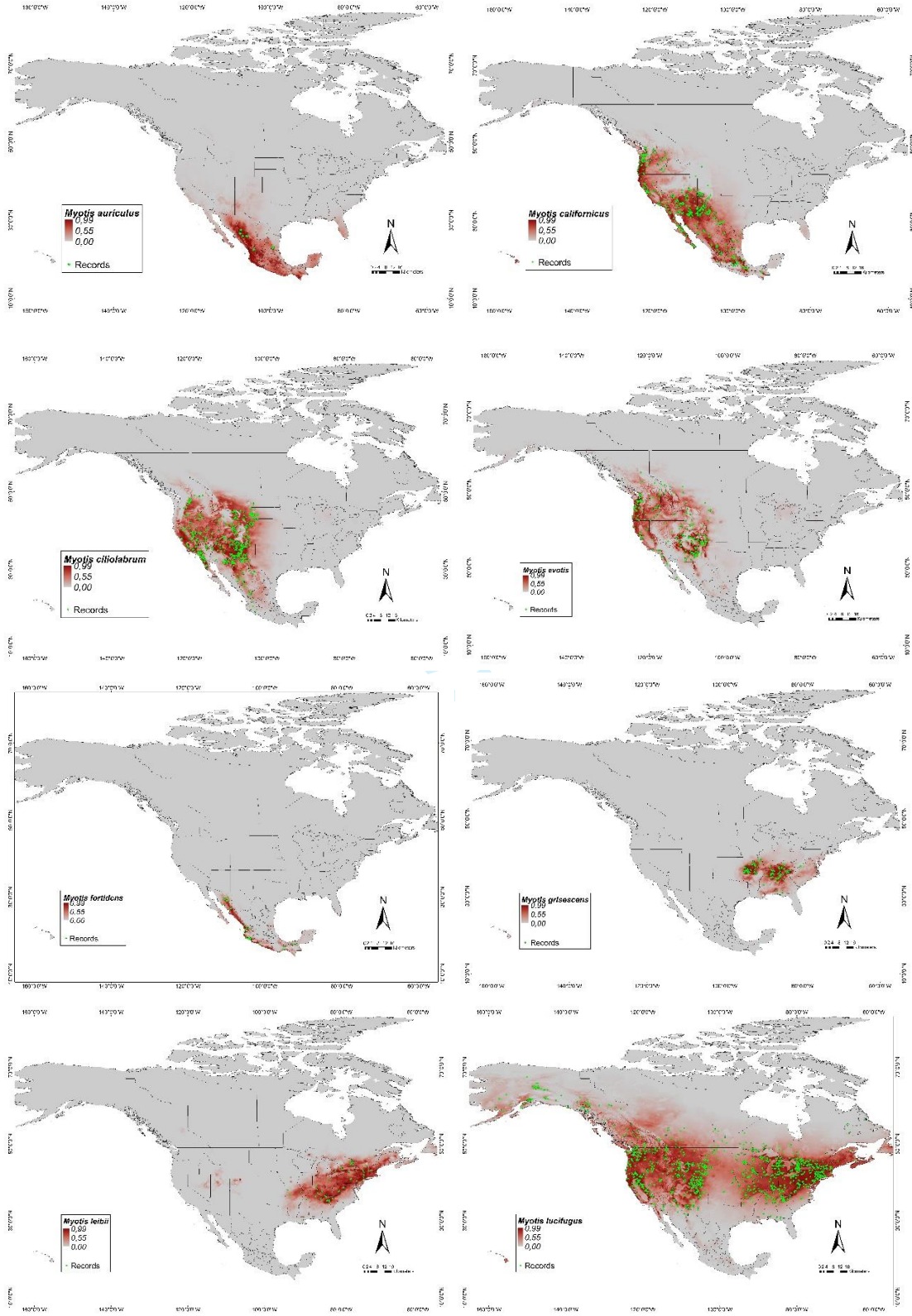
## Appendix S2

| <b>Code</b> | <b>Description</b>   |
|-------------|--|
| BIO1        | Annual Mean Temperature                                    |
| BIO2        | Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp)) |
| BIO3        | Isothermality (BIO2/BIO7) ( $\times 100$ )                 |
| BIO4        | Temperature Seasonality (standard deviation $\times 100$ ) |
| BIO5        | Max Temperature of Warmest Month                           |
| BIO6        | Min Temperature of Coldest Month                           |
| BIO7        | Temperature Annual Range (BIO5-BIO6)                       |
| BIO8        | Mean Temperature of Wettest Quarter                        |
| BIO9        | Mean Temperature of Driest Quarter                         |
| BIO10       | Mean Temperature of Warmest Quarter                        |
| BIO11       | Mean Temperature of Coldest Quarter                        |
| BIO12       | Annual Precipitation                                       |
| BIO13       | Precipitation of Wettest Month                             |
| BIO14       | Precipitation of Driest Month                              |
| BIO15       | Precipitation Seasonality (Coefficient of Variation)       |
| BIO16       | Precipitation of Wettest Quarter                           |
| BIO17       | Precipitation of Driest Quarter                            |
| BIO18       | Precipitation of Warmest Quarter                           |
| BIO19       | Precipitation of Coldest Quarter                           |

Appendix S3

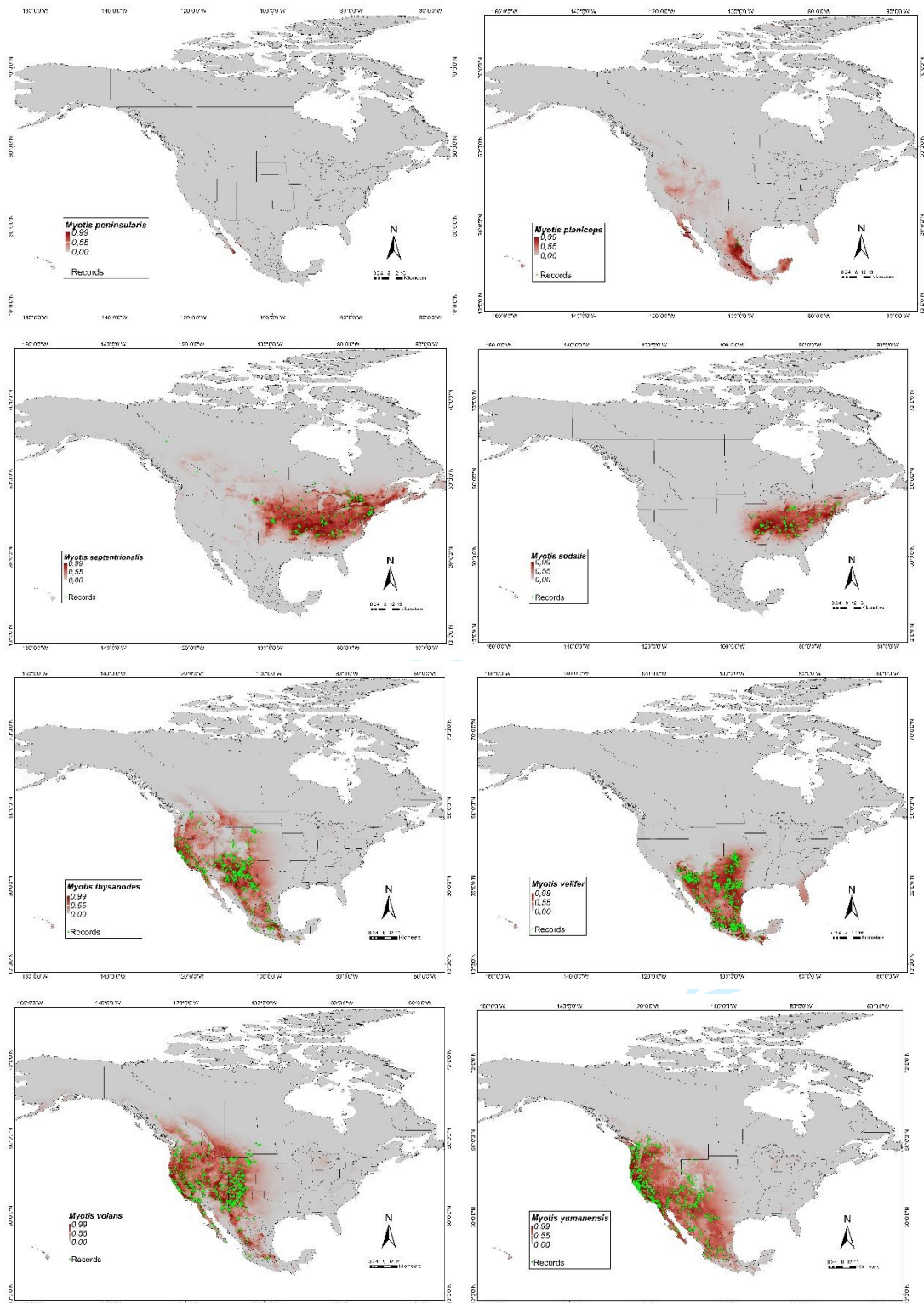


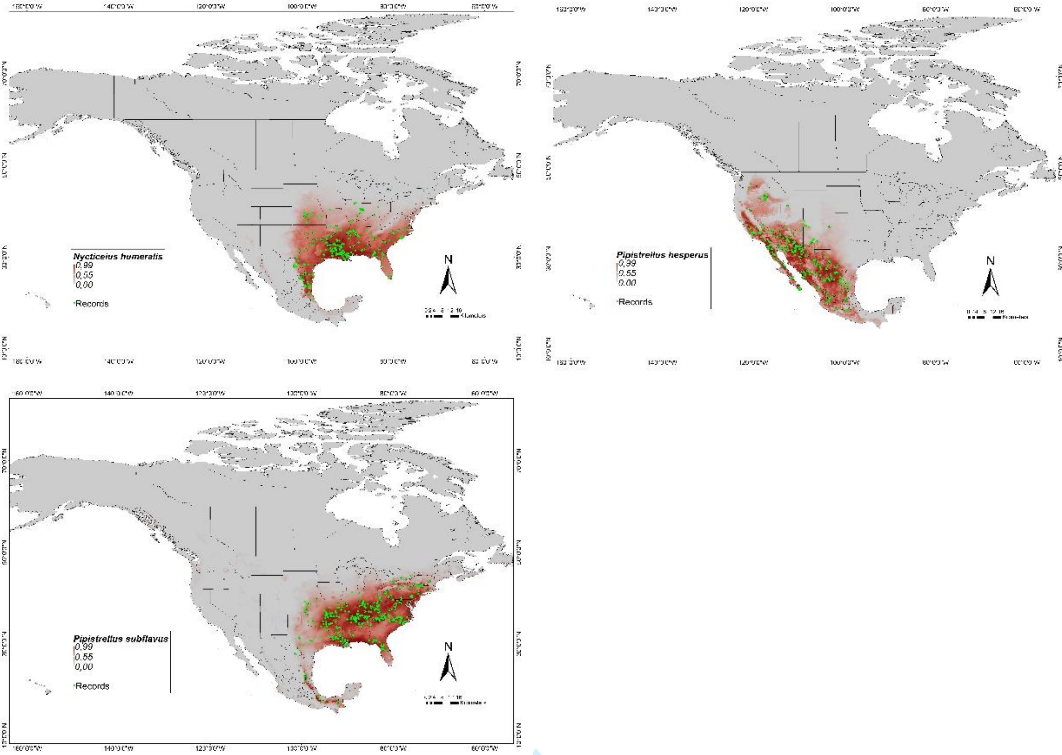
1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60



1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60



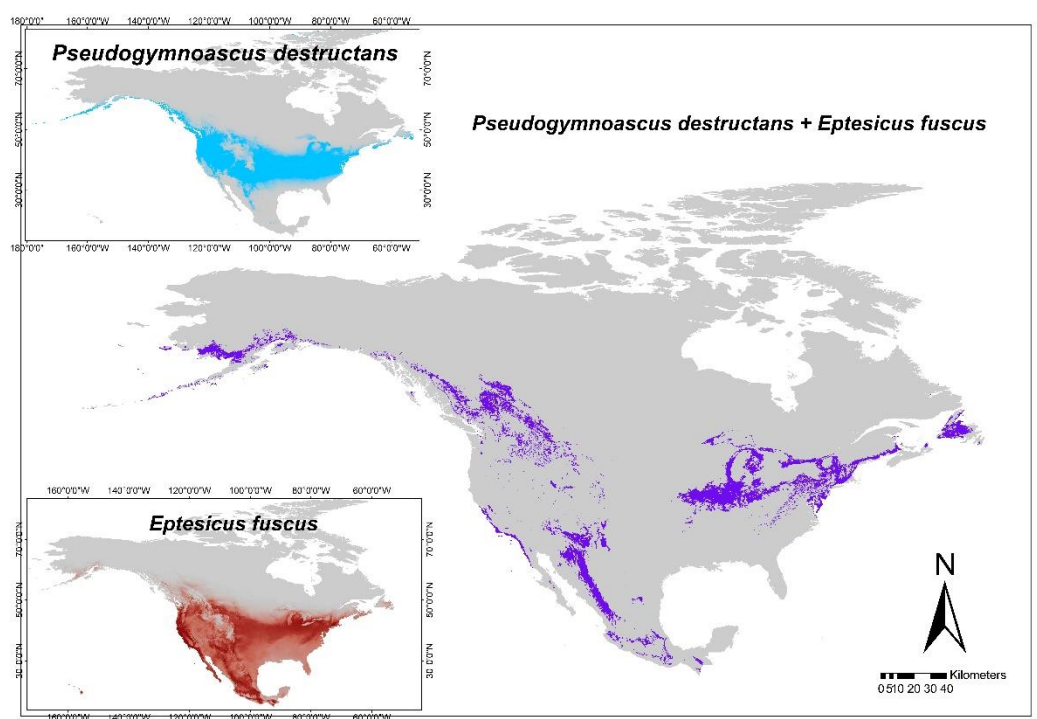


1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60



1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

Appendix S4



iew Only

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7 Figure legends

8  
9 Figure 1. Ordination of vespertilionid species using a PCA according to the 19 bioclimatic  
10 variables used to model their species potential distributions. Coto, *Corynorhinus*  
11 *townsendii*; Epfu, *Eptesicus fuscus*; Lano, *Lasionycteris noctivagans*; Labl,  
12 *Lasiurus blossevillii*; Labo, *L. borealis*; Laci, *L. cinereus*; Lain, *L. intermedius*; Myau,  
13 *Myotis auriculus*; Myca, *M. californicus*; Myci, *M. ciliolabrum*; Myev, *M. evotis*; Myfo, *M.*  
14 *fortidens*; mygr, *M. grisescens*; Myle, *M. leibii*; Mylu, *M. lucifugus*; Mype, *M.*  
15 *peninsularis*; Mypl, *M. planiceps*; Myse, *M. septentrionalis*; Myso, *M. sodalis*; Myth, *M.*  
16 *thysanodes*; Myve, *M. velifer*; Myvo, *M. volans*; Myyu, *M. yumanensis*; Nyhu, *Nycticeius*  
17 *humeralis*; Pihe, *Pipistrellus hesperus*; Pisu, *P. subflavus*.  
18  
19  
20  
21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31

32 Figure 2. Environmental envelopes for the three fungi strains of *Pseudogymnoascus*  
33 *destructans*. No significant differences were observed between the European and North  
34 American fungi strains. However, there were significant differences between the Asian and  
35 the European and North American fungi strains. Different letters mean statistical  
36 differences.  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45

46 Figure 3. Potential distributions (red) of European (A), North American (B), and Asian (C)  
47 *P. destructans* fungi strains. Upper right squares show North American projections. Bottom  
48 left squares show the presence points used for producing the three fungi strain ecological  
49 niche models.  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7 Figure 4. Correlation matrix between species of vespertilionid bats and the fungus *P.*  
8 *destructans* habitat characteristics. Circle size indicates the strength of the Pearson  
9 correlation coefficient. Blue circles showed positive and red circles negative correlations  
10 between species of bats and the fungus. Acronyms of species are listed in Figure 1.  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17

18 Table captions

19  
20 Table 1. List of species of vespertilionid bats with distribution in North America. Species  
21 of bats reported as positive and confirmed with the WSN are indicated. Positive = Bat  
22 species on which *Pseudogymnoascus destructans* has been detected, but no diagnostic sign  
23 of white-nose syndrome has been documented. Confirmed = Bat species identified with  
24 diagnostic symptoms of white-nose syndrome.  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33

34 Table 2. Species of vespertilionid bats with higher ecological niche overlap (I index) values  
35 ( $P > 0.5$ ) with the North American, European, and Asian *P. destructans* fungi strains,  
36 respectively. Asterisks show a high (\*) and very high (\*\*) statistical similarities between  
37 observed and expected ecological niches.  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60

## DISCUSIÓN GENERAL

---

La similitud de nicho que existe entre el modelo construido con la cepa europea y la norteamericana apoya la teoría de que *P. destructans* fue introducido a Norteamérica desde una población europea (Leopardi et al., 2015). Sin embargo, sigue en duda por qué el hongo no afecta de la misma manera a murciélagos de ambos continentes. Puechmaille y colaboradores (2011) propusieron que la comparación de la expresión génica inmune en diferentes tejidos de murciélagos europeos y norteamericanos infectados con *P. destructans*, en paralelo con las comparaciones de los niveles de expresión génica entre los aislados de *P. destructans* europeos y norteamericanos podría proporcionar información valiosa sobre la naturaleza de la interacción y co-evolución entre el hongo y el huésped, como se ha demostrado para otros hongos patógenos (Voyles et al., 2015). Por ejemplo, los estudios que se hicieron para describir las vías moleculares involucradas en la patogenicidad de *Batrachochytrium dendrobatidis*, un hongo quítrido que afecta a los anfibios causándoles la enfermedad denominada quitridiomycosis, y *Magnaporthe oryzae* un hongo patógeno de arroz que produce la enfermedad piriculariosis. (Oh et al., 2008; Rosenblum et al., 2008)

La proyección de nicho para *P. destructans* en Norteamérica muestra el área donde se dio el primer caso de infección de SNB, así como la mayoría de los sitios donde se ha reportado el hongo, aunque no identifica todas las áreas positivas. Si bien, el paisaje y el clima influyen en las condiciones microclimáticas dentro de las cuevas (Badino, 2004a; Perry, 2013), un informe reciente encontró que la mortalidad del SNB en América del Norte se correlaciona con las variables climáticas y del paisaje ya que los murciélagos despiertan prematuramente de la hibernación (Escobar et al., 2014).

Características del interior de la cueva, incluidos los rangos de humedad y temperatura que son esenciales para el establecimiento de *P. destructans* y este microclima pueden no verse reflejadas en los modelos de nicho (Wilder, et al., 2011).

En este sentido, una de las principales preocupaciones sobre el uso de variables bioclimáticas para modelar nichos y distribuciones de especies subterráneas es que estas variables pueden no representar adecuadamente las condiciones subterráneas. Sin embargo, se ha documentado que la temperatura del compartimiento subterráneo generalmente refleja el régimen climático en la superficie (Badino, 2010; Moore y Sullivan, 1964; Smithson, 1991). A pesar de que la temperatura subterránea aumenta con la profundidad debido al gradiente geotérmico, las cuevas suelen exhibir temperaturas relativamente constantes (Badino, 2004b, 2005; Brookfield et al., 2017), debido a que éstas mantienen sus temperaturas por interacción con elementos externos, como puede ser la temperatura externa anual (Mammola y Leroy, 2018). Esto favorece el uso de los modelos de nicho para predecir la distribución de biota subterránea o cavernícola, como es el caso de *P. destructans*.

Por lo tanto, es posible aproximar el microclima del compartimiento en cuevas sobre la base de predictores climáticos externos (Mammola, 2017), especialmente la temperatura media anual. Las variables bioclimáticas relacionadas con los máximos y mínimos también resultan útiles para representar las condiciones que se encuentran en los sectores más externos de las cuevas (Novak et al., 2014). Las variables bioclimáticas relacionadas con la precipitación pueden reflejar la susceptibilidad de ciertos hábitats subterráneos a la perturbación (Ortuño et al., 2013).

Los modelos construidos para México muestran que la Sierra de California, la Sierra Madre Occidental y parte de la Faja Volcánica Transmexicana tienen las

características climáticas adecuadas para que se desarrolle *P. destructans*. La variable que tuvo mayor porcentaje de contribución a la construcción del modelo fue la temperatura promedio del cuatrimestre más frío. Se sabe que este hongo es psicrófilo, es decir que prefiere las temperaturas menores a los 20° C (Muller et al., 2013), mismas temperaturas que son características de las regiones altas de las sierras antes mencionadas (García-Morales et al., 2016).

Los nichos potenciales de las especies *L. noctivagans*, *E. fuscus*, *M. lucifugus* y *M. evotis* se sobreponen significativamente con el nicho potencial de *P. destructans*. Esto soporta la evidencia empírica que hay y le da robustez a los modelos construidos. *Lasionycteris noctivagans* se refugia principalmente en huecos de árboles y cuevas, está considerada como una especie migratoria, lo que supone un peligro ya que esta especie ha sido positiva para SNB y su rango de migración es amplio, yendo desde el sur de Canadá hasta el noreste de México (Campbell et al., 1996). Existe una estrecha relación entre la especie y los bosques templados deciduos de la porción media-oeste de los Estados Unidos. Por otra parte, el valor del índice de Schoener ( $D > 0.5$ ) indica que el nicho de *L. noctivagans* se sobrepone con el de otras nueve especies de murciélagos (*C. townsendii*, *E. fuscus*, *L. cinereus*, *M. yumanensis*, *M. volans*, *M. thysanoides*, *M. lucifugus*, *M. ciliolabrum* y *M. evotis*), evidenciando que emplean un nicho climático similar. Es una especie con distribución marginal en México lo que la hace vulnerable a su extinción local (McGuire et al., 2012).

*Eptesicus fuscus* es una especie abundante en los bosques de coníferas, se refugia en graneros, casas, iglesias, huecos de árboles y cuevas, después del periodo de hibernación las hembras adultas forman colonias de entre 5 y 700 individuos en regiones montañosas (Hulgard et al., 2016) La hibernación comienza en noviembre, los machos comienzan su torpor después de la hembra, los sitios de hibernación son fríos

secos y con corrientes de aire. Este murciélago es abundante en México y se considera fuera de las listas de riesgo (Reeder et al., 2012). Sin embargo, hay registros de que esta especie ha sido positiva para SNB y al tener una amplia distribución geográfica podría ser una entrada del hongo a México. Presentó valores por encima de 0.5 en el análisis de sobreposición de nicho con nueve especies (*C. towsendii*, *L. cinereus*, *L. noctivagans*, *M. californicus*, *M. ciliolabrum*, *M. lucifugus*, *M. thysanoides*, *M. volans* y *M. yumanensis*).

*Myotis evotis* se refugia principalmente formando grupos de unas pocas docenas de individuos en edificios viejos, construcciones de madera, cuevas y fisuras en las rocas, en algunos sitios se encuentra en simpatria con *M. auricularus* (Anthony y Sanchez, 2019). Se le encuentra principalmente en bosques de coníferas de las montañas o en los bosques lluviosos templados. En México, fue encontrado en un matorral xerófilo en condiciones atípicas para esta especie (Segura-Trujillo et al., 2018). Se encuentran desde el nivel del mar hasta los 3000 msnm y no se encuentra en ninguna lista oficial de especies amenazadas. En Estados Unidos y Canadá, tiene una distribución amplia y es relativamente abundante. Aunque hasta ahora no hay registros de individuos con SNB ni positivos para *P. destructans*, su nicho se sobrepone con el de *C. towsendii*, *L. noctivagans*, *M. volans* y *M. yumanensis* ( $D > 0.5$ ), especies que han sido infectadas con el hongo.

El área de distribución de *M. lucifugus* abarca el norte de los Estados Unidos de América y el sur de Canadá, en México sólo hay un registro en la CDMX (Jeremy et al., 2016). Esta especie se ha reportado positiva para SNB e interactúa con *E. fuscus*, *L. noctivagans* y *M. septentrionalis*, que de igual manera han sido especies positivas a SNB.

*Corynorhinus townsendii* tuvo valores por arriba de 0.65 en sobreposición de nicho con *P. destructans*; asimismo tuvo sobreposición para 11 especies de vespertilionidos (*E. fuscus*, *L. cinerues*, *L. noctivagans*, *M. californicus*, *M. ciliolabrum*, *M. evotis*, *M. thysanoides*, *M. velifer*, *M. volans*, *M. yumanensis* y *P. hesperus*), además de que en esta especie ya se ha reportado el hongo.

*Corynorhinus townsendii* se ha capturado en cuevas frías y húmedas, aunque el sitio sea seco. Mantiene un torpor diario como patrón de termorregulación, es posible que en el norte de México presenten una verdadera hibernación, se le encuentra hasta los 2300 msnm. Es una especie común de la cual existen reportes de poblaciones en México (Kunz et al., 2011). Es importante recalcar que organismos de esta especie han resultado positivos para *P. destructans*, pero no han presentado síntomas de SNB, lo que la hace un probable dispersor del hongo.

De especial importancia resultan las especies *M. grisescens*, *M. sodalis*, *M. septentrionalis*, *M. evotis* y *L. noctivagans*, ya que además de ser positivas para *P. destructans*, se encuentran también en categorías de riesgo (NOM 059-2010; Gillies, 2013). Se deben aumentar los esfuerzos para proteger a estos murciélagos de perturbación y las cuevas donde éstos se refugian. Sobre todo, se deben tomar medidas para evitar contagios de SNB, ya que esto podría disminuir aún más sus poblaciones.

#### **RECOMENDACIONES PARA EL MODELADO DE *P. DESTRUCTANS***

Aunque el uso de las herramientas útiles en ecología y biogeografía ha aumentado, existen muchas incertidumbres asociadas con los modelos de distribución de especies. Las preocupaciones aparecen en mayor medida cuando se trata de ecosistemas subterráneos, como lo son las cuevas, porque su modelado depende en gran medida de variables explicativas externas al sistema (Mammola & Leroy, 2018).



Se ha propuesto que la disponibilidad de hábitat y el tamaño del hábitat son los primeros factores que limitan la presencia de una especie subterránea (Christman et al., 2016; Pipan y Culver, 2017). Una mayor heterogeneidad topográfica debería propiciar una distribución más amplia en la mayoría de los grupos taxonómicos subterráneos (Cornu et al., 2013; Eme et al., 2015). En consecuencia, se han propuesto variables que se pueden utilizar como sustitutos de la disponibilidad de hábitat subterráneo. Por ejemplo, Herkt et al. (2016) desarrollaron una variable específica que representa la rugosidad del terreno para reflejar la presencia de cuevas y grietas, mientras que Christman et al. (2016) incluyeron un índice de posición topográfica como una medida indirecta de la rugosidad del paisaje.

Diferentes autores han sugerido que la altitud es uno de los sustitutos más simples de la heterogeneidad topográfica (Bregović y Zigmajster, 2016; Eme et al., 2015; Zigmajster et al., 2014), por lo que se propone que para posteriores estudios de los datos analizados en este escrito se tenga en cuenta la elevación.

## CONCLUSIONES

---

De acuerdo con los modelos de nicho ecológico y los mapas de distribución potencial, se comprobó la hipótesis de que, en México existen las condiciones climáticas adecuadas para que se desarrolle el hongo *P. destructans*, en la Sierra de California, la Sierra Madre Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana.

Los nichos ecológicos de las especies de murciélagos positivas para SNB; *L. noctivagans*, *E. fuscus* y *M. lucifugus* se sobreponen estadísticamente con el nicho potencial de *P. destructans* tanto de la cepa europea como la americana, lo que puede ser un potencial riesgo de infección para los murciélagos de México.

*Corynorhinus townsendii* y *E. fuscus* son las especies que representan riesgo de propagar el hongo hacia nuestro país, ya que 1) ambas presentan una similitud significativa con el nicho de *P. destructans*, 2) existen registros de dichas especies infectados con el hongo y 3) tienen una amplia distribución que abarca Canadá, Estados Unidos y México.

Ya que las variables climáticas que se usaron pueden predecir el microclima en las cuevas y el hecho de que la proyección del nicho climático de *P. destructans* para Norteamérica resultó similar al modelo de nicho para Europa, este modelo puede ser útil para predecir el riesgo de la propagación del hongo a México.

## REFERENCIAS

---

- Anthony, C. R., & Sanchez, D. M. (2019). Resource selection and space use of *Myotis evotis* in a western juniper woodland in Oregon. *Journal of Mammalogy*, *100*(1), 239-248.
- Badino, G. (2004b). Clouds in caves. *Speleogenesis and Evolution of Karst Aquifers*, *2*(2), 1-2.
- Badino, G. (2005). Underground drainage systems and geothermal flux. *Acta carsologica*, *34*(2).
- Badino, G. (2010). Underground meteorology-“What’s the weather underground?”. *Acta carsologica*, *39*(3).
- Bregović, P., & Zagamajster, M. (2016). Understanding hotspots within a global hotspot—identifying the drivers of regional species richness patterns in terrestrial subterranean habitats. *Insect Conservation and Diversity*, *9*(4), 268-281.
- Brookfield, A. E., Macpherson, G. L., & Covington, M. D. (2017). Effects of changing meteoric precipitation patterns on groundwater temperature in karst environments. *Groundwater*, *55*(2), 227-236.
- Campbell, L. A., Hallett, J. G., & O'Connell, M. A. (1996). Conservation of bats in managed forests: use of roosts by *Lasiurus noctivagans*. *Journal of Mammalogy*, *77*(4), 976-984.
- Christman, M. C., Doctor, D. H., Niemiller, M. L., Weary, D. J., Young, J. A., Zigler, K. S., & Culver, D. C. (2016). Predicting the occurrence of cave-inhabiting fauna based on features of the earth surface environment. *PloS one*, *11*(8), e0160408.

- Cornu, J.-F., Eme, D., & Malard, F. (2013). The distribution of groundwater habitats in Europe. *Hydrogeology Journal*, *21*(5), 949-960.
- Cryan, P. M., Meteyer, C. U., Boyles, J. G., & Blehert, D. S. (2010). Wing pathology of white-nose syndrome in bats suggests life-threatening disruption of physiology. *BMC biology*, *8*(1), 135.
- Eme, D., Zgmajster, M., Fišer, C., Galassi, D., Marmonier, P., Stoch, F., . . . Malard, F. (2015). Multi-causality and spatial non-stationarity in the determinants of groundwater crustacean diversity in Europe. *Ecography*, *38*(5), 531-540.
- Forsythe, A., Giglio, V., Asa, J., & Xu, J. (2018). Phenotypic divergence along geographic gradients reveals potential for rapid adaptation of the White-nose Syndrome pathogen, *Pseudogymnoascus destructans*, in North America. *Applied and environmental microbiology*, *84*(16).
- Garcia-Morales, R., Moreno, C. E., Badano, E. I., Zuria, I., Galindo-Gonzalez, J., Rojas-Martinez, A. E., & Avila-Gomez, E. S. (2016). Deforestation impacts on bat functional diversity in tropical landscapes. *PloS one*, *11*(12).
- Gargas, A., Trest, M., Christensen, M., Volk, T. J., & Blehert, D. S. (2009). *Geomyces destructans* sp. nov. associated with bat white-nose syndrome. *Mycotaxon*. *Mycotaxon*, *108*, 147-154. doi:10.5248/108.147
- Herkt, K. M. B., Barnikel, G., Skidmore, A. K., & Fahr, J. (2016). A high-resolution model of bat diversity and endemism for continental Africa. *Ecological Modelling*, *320*, 9-28.
- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(Supplement 2), 19659-19665.

- Holt, R. D., & Gaines, M. S. (1992). Analysis of adaptation in heterogeneous landscapes: implications for the evolution of fundamental niches. *Evolutionary Ecology*, 6(5), 433-447.
- Hulgard, K., Moss, C. F., Jakobsen, L., & Surlykke, A. (2016). Big brown bats (*Eptesicus fuscus*) emit intense search calls and fly in stereotyped flight paths as they forage in the wild. *Journal of Experimental Biology*, 219(3), 334-340.
- Jeremy, A. W., Cliff, A. L., & Patricia, W. F. (2016). Acoustic Detection Reveals Fine-Scale Distributions of *Myotis lucifugus*, *Myotis septentrionalis*, and *Perimyotis subflavus* in Eastern Nebraska. *Western North American Naturalist*, 76(1), 27-35. doi:10.3398/064.076.0105
- Mammola, S. (2017). Modelling the future spread of native and alien congeneric species in subterranean habitats—the case of Meta cave-dwelling spiders in Great Britain.
- Mammola, S., & Leroy, B. (2018). Applying species distribution models to caves and other subterranean habitats. *Ecography*, 41(7), 1194-1208.
- McGuire, L. P., Guglielmo, C. G., Mackenzie, S. A., & Taylor, P. D. (2012). Migratory stopover in the long-distance migrant silver-haired bat, *Lasionycteris noctivagans*. *Journal of Animal Ecology*, 81(2), 377-385.
- Meteyer, C. U., Buckles, E. L., Blehert, D. S., Hicks, A. C., Green, D. E., Shearn-Bochsler, V., . . . Behr, M. J. (2009). Histopathologic criteria to confirm white-nose syndrome in bats. *Journal of Veterinary Diagnostic Investigation*, 21(4), 411-414.
- Moore, G. W., & Sullivan, G. N. (1964). Out of phase seasonal temperature fluctuations in Cathedral Cave, Kentucky. *Geol Soc Am Spec Pap*, 76, 313.

- Muller, L. K., Lorch, J. M., Lindner, D. L., O'Connor, M., Gargas, A., & Blehert, D. S. (2013). Bat white-nose syndrome: a real-time TaqMan polymerase chain reaction test targeting the intergenic spacer region of *Geomyces destructans*. *Mycologia*, *105*(2), 253-259.
- Novak, T., Šajna, N., Antolinc, E., Lipovšek, S., Devetak, D., & Janžekovič, F. (2014). Cold tolerance in terrestrial invertebrates inhabiting subterranean habitats. *International Journal of Speleology*, *43*(3), 3.
- Oh, Y., Donofrio, N., Pan, H., Coughlan, S., Brown, D. E., Meng, S., . . . Dean, R. A. (2008). Transcriptome analysis reveals new insight into appressorium formation and function in the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *Genome biology*, *9*(5), 1-24.
- Ortuño, V. M., Gilgado, J. D., Jiménez-Valverde, A., Sendra, A., Pérez-Suárez, G., & Herrero-Borgoñón, J. J. (2013). The “alluvial mesovoid shallow substratum”, a new subterranean habitat. *PLoS One*, *8*(10), e76311.
- Peterson, A. T., Soberón, J., & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, *285*(5431), 1265-1267.
- Pipan, T., & Culver, D. C. (2017). The unity and diversity of the subterranean realm with respect to invertebrate body size. *Journal of Caves and Karst Studies*, *79*, 1-9.
- Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., & Brandl, R. (2001). The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *268*(1483), 2383-2389.

- Reeder, D. M., Frank, C. L., Turner, G. G., Meteyer, C. U., Kurta, A., Britzke, E. R., . . . Hicks, A. C. (2012). Frequent arousal from hibernation linked to severity of infection and mortality in bats with white-nose syndrome. *PLoS One*, 7(6).
- Rosenblum, E. B., Stajich, J. E., Maddox, N., & Eisen, M. B. (2008). Global gene expression profiles for life stages of the deadly amphibian pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(44), 17034-17039.
- Schluter, D. (2000). *The ecology of adaptive radiation*: OUP Oxford.
- Segura-Trujillo, C. A., Willig, M. R., & Álvarez-Castañeda, S. T. (2018). Correspondence between ecomorphotype and use of arthropod resources by bats of the genus *Myotis*. *Journal of Mammalogy*, 99(3), 659-667. doi:10.1093/jmammal/gyy049
- Smithson, P. A. (1991). Inter-relationships between cave and outside air temperatures. *Theoretical and Applied Climatology*, 44(1), 65-73.
- Voyles, J., Kilpatrick, A. M., Collins, J. P., Fisher, M. C., Frick, W. F., McCallum, H., . . . Puschendorf, R. (2015). Moving beyond too little, too late: managing emerging infectious diseases in wild populations requires international policy and partnerships. *EcoHealth*, 12(3), 404-407.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 519-539.
- Zagmajster, M., Eme, D., Fišer, C., Galassi, D., Marmonier, P., Stoch, F., . . . Malard, F. (2014). Geographic variation in range size and beta diversity of groundwater crustaceans: insights from habitats with low thermal seasonality. *Global ecology and biogeography*, 23(10), 1135-1145.