



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

FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

**DEMOGRAFÍA DEL MURCIÉLAGO VAMPIRO COMÚN (*DESMODUS
ROTUNDUS*) EN UN PAISAJE GANADERO TROPICAL**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL

PRESENTA:
RAFAEL LEÓN MADRAZO

TUTOR PRINCIPAL:
RAFAEL ÁVILA FLORES
UNIVERSIDAD JUÁREZ AUTÓNOMA DE TABASCO

COMITÉ TUTOR:
GERARDO SUZÁN AZPIRI
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA
FACULTAD ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX

JUNIO, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

A mi mamá y mi papá, por todos los sacrificios que han realizado y por todo lo que me han dado para llegar hasta donde estoy

A Anita, Fer y Rodro, por apoyar mis locuras capturando tlacuaches y murciélagos

A mi familia, por su amor y cariño, y por creer en las cosas que hago, por más locas y extrañas que les parezcan

Agradecimientos

Quiero agradecer a la UNAM y al Posgrado en Ciencias de la Producción y Salud Animal de la FMVZ, por permitirme forma parte de su comunidad, por la infraestructura y enseñanzas para mi crecimiento profesional.

Al CONACYT por la beca otorgada para mi manutención durante mis estudios de maestría. A SEMARNAT por el permiso otorgado para trabajar con los especímenes en campo. Al SICUAE por la aprobación del protocolo para trabajar con los murciélagos vampiros. Gracias a Bat Conservation International por la beca otorgada (SS2012) para financiar este proyecto de investigación.

Agradezco a mi comité tutor por el tiempo dedicado en este proyecto de investigación que sufrió ajustes importantes debido a la pandemia por COVID-19. A Rafa Ávila, por la confianza que me dio para desarrollar este proyecto, por todo el apoyo en las diferentes etapas del proyecto (especialmente el trabajo de campo) y en el financiamiento de este, así como por la paciencia para escucharme, no sólo en el ámbito académico. A Hibraim Pérez por sus enseñanzas en los métodos analíticos empleados en ecología de poblaciones, sobre todo por su paciencia para atender mis dudas y el espacio que me brindó en su laboratorio. A Gerardo Suzán por sus valiosos comentarios al proyecto y por sus clases de ecología de enfermedades que ayudaron a ampliar mi perspectiva sobre las enfermedades.

A mi comité sinodal, la Dra. Nidia Aréchiga por sus acertados comentarios desde su conocimiento sobre la rabia transmitida por el vampiro común. Al Dr. Heliot Zarza por su sugerencias para mejorar el escrito y por sus clases de SIG. Al Dr. Óscar Rico por sus observaciones a la tesis y por sus clases en el lenguaje de programación R.

A la Dra. Alba Rodas, por acompañarme en este proceso de formación en el área de la investigación que iniciamos con mi tesis de licenciatura, y por su valiosa ayuda en este proyecto. Sin su apoyo no hubiera llegado hasta donde estoy. ¡Muchas gracias por todo Dra. Alba!

A mis amigos, Christofer, Leysi, Lucio y Yael, por su apoyo y participación, directa e indirecta, en este trabajo. Especialmente, por las porras y los buenos momentos que me permitieron sobrellevar las ocasiones complicadas y tensas de la maestría. ¡Con ustedes hasta el fin del mundo con veinte pesos!

A mis amigas, Xime, Sandy y Sam, por brindarme su amistad y sus conocimientos de la ciudad que ayudaron a este foráneo a sobrevivir en la Ciudad de México. A Nato y a Rodrigo, por ofrecerme un lugar donde quedarme y por ayudarme encontrar donde vivir en la Ciudad de México. Muchas gracias a Sele Notario, por sus porras y su ayuda para darle una leída final al documento y hacerme saber de mis usuales errores de tipeo.

Gracias a las familias de Lucio, Kris y Gerardo, por apoyarnos con sus vehículos particulares para trasladar al equipo hasta Poaná. A las familias de la Dra. Alba y el Dr. Rafa por brindarme siempre un espacio donde quedarme en la Ciudad de México.

Al médico Onorio, Don Manuel, Don Fausto, Don Abel, Don Chuchi y Don Cosme por permitirnos acceder a sus terrenos y las cuevas para trabajar durante la noche.

A los integrantes del Laboratorio de Ecología y Fisiología de Mamíferos de la UJAT que me ayudaron con la organización del material previo al trabajo de campo y durante el trabajo de campo: Yaksi, Panchito, Lucio, Saúl, Kris, Martita, Efra, Gerardo y Aldair por su apoyo constante durante todas o la mayoría de las salidas a campo. También a las personas que nos ayudaron con el trabajo en cada cueva: Monce, Aberlay, Karen Escolástico, Adri, Ale López, Ricardo, Kenia, Rafa Guillén, Ana Javier, Samuel Oporto, Wendy Antonio, Martín, Eli, Regina, Isabel, Karen Yockzely, Fer Cabrera, Lupita Montiel, Adi, Tania, Wendy Sánchez y su esposo Alfredo, Francisco, Katie Fitzgerald, Viri, Selene Hernández, Heriberto, al maestro Juan Cruzado, Ara, Aura, Tania, Jocelyn Fernanda, Héctor Guadarrama, Josué, Meritxell, María Sosa, Melisa y Goreti. ¡Muchas gracias por su esfuerzo y entusiasmo durante las intensas noches de trabajo en Poaná!

Índice

1. Introducción.....	1
2. Antecedentes	5
2.1. El control poblacional del murciélago vampiro común (<i>Desmodus rotundus</i>)	5
3. Hipótesis.....	8
4. Objetivo general	8
5. Objetivos específicos	8
6. Métodos.....	9
6.1. Área de estudio.....	9
6.2. Captura y marcaje de individuos.....	10
6.3. Factores microclimáticos del refugio y distancia entre refugios	12
6.4. Manejo y densidad del ganado	13
6.5. Modelación del desempeño poblacional regional y local de <i>D. rotundus</i> ..	13
6.6. Estimación del tamaño poblacional regional y local.....	15
7. Resultados	17
7.1. Supervivencia, migración, tamaño poblacional regional y local del vampiro común.....	19
7.2. Tamaño poblacional regional y local de <i>Desmodus rotundus</i>	24
8. Discusión.....	26
8.1. Desempeño poblacional del vampiro común a escalas regional y local ...	26
8.2. Implicaciones en el manejo de las poblaciones de <i>D. rotundus</i>	31
9. Conclusión.....	32
10. Referencias.....	33
11. Anexos	43

Índice de figuras

Figura 1. Cuevas monitoreadas en el Ejido Poaná, municipio de Tacotalpa, Tabasco. Las letras representan el identificador de cada cueva.	10
--	----

Figura 2. Número de individuos marcados y recapturados por sesión primaria de captura (a) y gráfica acumulada de individuos únicos e individuos recapturados por sesión primaria (b).	18
Figura 3. Estructura de edades (a) y estructura reproductiva (b) del vampiro común de cada sesión primaria de captura.	19
Figura 4. Probabilidades bimestrales de supervivencia y emigración del vampiro común a escala regional en función de la humedad relativa y la temperatura promedio de las cuevas. Las gráficas fueron elaboradas con los valores reales (a, c, e, g) y ponderados por inferencia multimodelo (b, d, f, h). El área sombreada representa el intervalo de confianza a 95%.	22
Figura 5. Supervivencia (a) y migración (b) a escala local de las cuevas evaluadas. Las barras de error representan los intervalos de confianza al 95%.	23
Figura 6. Estimaciones del tamaño poblacional regional de <i>Desmodus rotundus</i> para las siete sesiones primarias de captura. Los estimados corresponden a la ponderación de modelos (a) y a los valores estimados por el diseño robusto del mejor modelo ajustado (b). La línea punteada separa los muestreos del 2019 y 2020. Las barras representan los intervalos de confianza al 95%.	24
Figura 7. Estimaciones del tamaño poblacional local de <i>Desmodus rotundus</i> en seis de las cuevas muestreadas. Las barras de error representan los intervalos de confianza al 95%. La línea punteada separa los muestreos del 2019 y 2020. Los tamaños poblacionales de las cuevas A y E no fueron estimados adecuadamente.	25

Índice de cuadros

Cuadro 1. Matriz de distancia entre las ocho cuevas del ejido Poaná. Los valores se encuentran en metros.	12
Cuadro 2. Mejores modelos ajustados del desempeño poblacional regional y local del vampiro común. Los modelos con mayor soporte se encuentran resaltados en negritas.	21

Resumen

Las áreas destinadas para actividades agrícolas y pecuarias han incrementado su extensión a nivel global, impactando de manera diferencial a las especies animales. Una manera de evaluar el efecto de estos sitios es mediante los modelos de captura-marca-recaptura, que permiten estimar diferentes parámetros demográficos. Los murciélagos son uno de los grupos de mamíferos que pueden aprovechar los recursos disponibles en sitios perturbados y/o modificados. El murciélago vampiro común (*Desmodus rotundus*) es una especie de interés para el sector ganadero debido a su condición como reservorio de rabia, la cual genera un conflicto económico y de salud pública. A pesar de esto, la información demográfica del vampiro común es limitada, dificultando el manejo de las poblaciones de esta especie. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue describir algunos atributos demográficos del desempeño poblacional del vampiro común a escalas local y regional durante un año de muestreo en una zona ganadera del sur de Tacotalpa, Tabasco. Se emplearon modelos captura-marca-recaptura para estimar la supervivencia, la probabilidad de migración y el tamaño poblacional de *D. rotundus* a escalas regional y local. Los modelos sugieren que la supervivencia del vampiro común y la migración a escala regional están influenciadas por la humedad y la temperatura del refugio, más que por la densidad de ganado. A escala local, la supervivencia está influenciada por el sitio (cueva) y la distancia lineal entre refugios se relaciona de manera negativa con la probabilidad de emigración. El tamaño poblacional regional promedio fue de 383 individuos y el tamaño poblacional local varió entre 18 a 79 individuos dependiendo de la cueva. Las características microclimáticas y la distancia entre los refugios son factores importantes en el desempeño poblacional del vampiro común en sitios ganaderos con alta disponibilidad de refugios.

Palabras clave: demografía, tamaño poblacional, supervivencia, vampiro común

Abstract

Agricultural and livestock areas has increased their extension over the terrestrial surface, having a differential impact on animal species. One way to evaluate the effect of those areas is through capture-mark-recapture models, that estimate different demographic parameters. Bats are one of the most studied mammal groups that take advantage of the available resources on modified or disturbed areas. Common vampire bat (*Desmodus rotundus*) is a concern species for the livestock industry due its rabies reservoir condition, that generates an economic and public health conflict. Despite this, common vampire bat's demographic information is limited, difficulting the populations management of this species. Therefore, the objective of this study was to describe some demographic attributes of the population dynamics of common vampire bat across local and regional scales during one sampling year in a zone dominated by livestock grasslands in the south of Tacotalpa, Tabasco. Capture-mark-recapture models were employed to estimate survival, migration probability and abundance of *D. rotundus* to local and regional scales. Models results suggest that common vampire bat survival and migration to regional scale are influenced more strongly by microclimate (humidity and temperature) of the caves than cattle density. At local scale, survival is influenced by the site (cave) and the lineal distance between roost is negatively related with migration. Mean regional abundance was 383 individuals and local abundance was between 18 to 79 individuals. Microclimate traits and distance between roost are the important factors on the population dynamics of common vampire bats in livestock sites with high roost availability.

Key words: demography, abundance, survival, common vampire bat

1. Introducción

Las áreas destinadas a actividades pecuarias y agrícolas han incrementado su extensión, ocupando un 40% de la superficie terrestre, para abastecer los requerimientos de alimento de la población humana (Chase et al., 2020; Foley et al., 2005). Estos sitios son adversos para muchas especies animales, mientras que para otras representan sitios favorables debido a su capacidad para explotar los recursos disponibles (Gonçalves et al., 2017). A pesar de que las zonas agrícolas y pecuarias representan una opción viable para muchas especies animales, el desempeño poblacional en términos de tamaño poblacional, supervivencia, reproducción y migración pueden indicar lo contrario (Boudjemadi et al., 1999; Chamberlain et al., 2000; Winder et al., 2018). El estudio del desempeño poblacional y la demografía es importante para comprender el valor de estos sitios en la permanencia de las poblaciones animales.

La evaluación del desempeño de una población requiere de métodos analíticos que permitan la estimación de parámetros que aportan información sobre las tendencias y el potencial de crecimiento de esa población. Dentro de las técnicas analíticas más empleadas en la demografía animal, se encuentran los modelos de captura-marca-recaptura (CMR). Estos modelos permiten la estimación de diferentes parámetros demográficos (por ejemplo la supervivencia) con base en una serie de eventos de captura, en los cuales se registra la presencia o ausencia de los individuos capturados y marcados por primera vez o recapturados en una población (Lebreton et al., 1992). La información generada a través de estos modelos permite el desarrollo de estrategias para el manejo de las poblaciones, ya sea con fines de conservación (especies en alguna categoría de riesgo), de aprovechamiento (especies de interés comercial o cinegético) o de control (especies que entran en conflicto con los humanos) (Lachish et al., 2007; Lazenby et al., 2014).

Los murciélagos son uno de los grupos de mamíferos más diversos y estudiado en el mundo. Sin embargo, los estudios poblacionales y demográficos de

murciélagos son complicados de llevar a cabo, debido a su comportamiento críptico (hábito nocturno y refugios de difícil acceso) y a su alta capacidad de dispersión (O'Shea et al., 2004). Sin embargo, los hábitos gregarios de algunas especies han facilitado la descripción de sus atributos poblacionales más básicos, especialmente en relación con su tamaño y su desempeño poblacional. En general, estos estudios han permitido describir a los murciélagos como animales longevos que exhiben altas tasas de supervivencia y bajas tasas de natalidad (Racey & Entwistle, 2000). Gran parte de la investigación realizada sobre el desempeño poblacional y demografía de murciélagos pertenece a especies insectívoras y de zonas templadas (Chauvenet et al., 2014; Frick et al., 2010; Hoyle et al., 2001; López-Roig & Serra-Cobo, 2014). Este sesgo deja un amplio vacío de información demográfica sobre las especies de los gremios restantes y de las zonas tropicales, particularmente de especies de interés para la salud pública y pecuaria, como son las especies de murciélagos hematófagos.

El murciélago vampiro común (*Desmodus rotundus*) es una de las tres especies de murciélagos hematófagos que existen en el mundo (Greenhall et al., 1983). Esta especie se distribuye únicamente en el continente americano y habita principalmente en las zonas tropicales y subtropicales de Latinoamérica (Johnson et al., 2014). Se alimenta de sangre de mamíferos silvestres medianos y grandes, como cerdos domésticos asilvestrados y venados (Hernández-Pérez et al., 2019; Sánchez-Cordero et al., 2011), y ocasionalmente consumen sangre de aves de corral (Bobrowiec et al., 2015). Sin embargo, la transformación de las selvas a pastizales dedicados a actividades productivas como la ganadería, proporciona un recurso abundante como son las diferentes especies domésticas (Bobrowiec et al., 2015). El aprovechamiento de este nuevo recurso por parte del murciélago vampiro común (vampiro común de ahora en adelante), genera un conflicto con los humanos debido a que es el principal reservorio y transmisor de la rabia a especies ganaderas (Rocha & Dias, 2020). El impacto económico estimado por la muerte de ganado bovino ocasionado por la rabia parálitica bovina en la zona de distribución del

vampiro común en México asciende a los 500 millones de pesos al año (SAGARPA, 2011).

El conocimiento del desempeño poblacional y demografía del vampiro común es limitado, tanto para zonas ganaderas como para áreas naturales conservadas (Trajano, 1996; Turner, 1975). La escasa información disponible sugiere que el vampiro común presenta una alta probabilidad de supervivencia diaria (Trajano, 1996). Además, los individuos de esta especie emplean generalmente un conjunto de refugios donde realizan desplazamientos frecuentes, especialmente entre refugios cercanos (separados por un máximo de tres kilómetros (Trajano, 1996) y desplazamientos ocasionales de hasta 9.5 kilómetros (Delpietro et al., 2017; Wilkinson, 1985). El vampiro común es considerado una especie relativamente abundante en áreas destinadas a la ganadería (Delpietro et al., 1992). Sin embargo, evidencia reciente describe a las zonas ganaderas de gran extensión como sitios que afectan de manera negativa la presencia del vampiro común, sugiriendo que la disponibilidad de refugios adecuados es uno de los factores que influyen en la presencia de esta especie (Gonçalves et al., 2017).

Los murciélagos pasan la mayor parte de su vida dentro del refugio, por lo que el uso de sitios de descanso con condiciones microclimáticas adecuadas es fundamental para la supervivencia y reproducción de los individuos (Kunz, 1982). Por lo tanto, la elección de refugios adecuados es importante debido a que estos ofrecen protección contra depredadores, permiten las interacciones sociales, facilitan el cuidado y crecimiento de las crías, y reducen los costes energéticos de la termorregulación (Kunz, 1982; Thomas & Speakman, 2005). En el caso del vampiro común, la disponibilidad de refugios cercanos ha sido propuesta como el factor limitante para las poblaciones de esta especie, la cual se ha reportado como más abundante en refugios con distancias menores a 6 km del área de forrajeo (Moya et al., 2015). Por sus hábitos alimentarios, el vampiro común exhibe restricciones fisiológicas que limitan las condiciones microclimáticas que pueden tolerar dentro del refugio. La temperatura ambiente del refugio menor a 10°C o

mayor a 30°C, combinada con niveles muy bajos de humedad relativa (<45%), son factores que afectan de manera negativa la supervivencia de *D. rotundus* (McNab, 1973; Wimsatt, 1962; Zarza et al., 2017). Por ejemplo, en zonas tropicales con alta disponibilidad de refugios, se ha observado que *D. rotundus* selecciona los refugios disponibles menos caliente (temperatura promedio=24.5 °C) que los refugios potenciales más calientes (temperatura promedio=26.2 °C) (López-Velázquez, 2018). La durabilidad o permanencia del refugio es otra características importante de los refugios para los murciélagos, debido a que estructuras más resistentes y duraderas impactan de manera positiva en la fidelidad a los refugios (Lewis, 1995). En el caso del vampiro común, esta especie ocupa desde refugios poco permanentes como cavidades en árboles, hasta refugios permanentes como cuevas y minas (López-Velázquez, 2018; Torres-Mejía, 2021; Wilkinson, 1985).

La disponibilidad de presas es un factor crucial para la supervivencia del vampiro común, porque esta especie presenta poca tolerancia a la inanición, por lo que no pueden pasar más de dos noches sin alimentarse o pueden morir (McNab, 1973). El ganado bovino, así como otras especies pecuarias, son considerados las principales presas del vampiro común en zonas ganaderas (Mialhe, 2014). Sin embargo, la detección de las presas dentro de un paisaje ganadero representa un reto para el vampiro común. La depredación del ganado por vampiro común en sitios con manejo ganadero extensivo es aparentemente menor en potreros grandes (Delpietro, 1989), posiblemente por la dificultad para detectar a los individuos del ható en espacios abiertos. La navegación y desplazamiento del vampiro común desde su refugio a sitios de forrajeo requieren de ciertos elementos que le ayuden a recordar su ruta de vuelo, como lo hacen otras especies de murciélagos (Finch et al., 2020). Los desplazamientos del vampiro común se realizan en distancias cercanas a elementos lineales del paisaje, por ejemplo, cercos vivos, que aparentemente son usados como referencias espaciales en paisajes ganaderos (Ávila-Flores et al., 2019), complicando la detección de posibles presas que se encuentren lejos de referencias lineales (Sánchez-Gómez, 2016).

Aunque el vampiro común es una especie ampliamente estudiada por su condición de reservorio del virus de la rabia, aún se desconocen aspectos básicos de la demografía y desempeño poblacional de esta especie en zonas ganaderas. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue describir la demografía del vampiro común en una zona ganadera con múltiples refugios disponibles en la región serrana del municipio de Tacotalpa, Tabasco. Como objetivos específicos, se modeló el desempeño poblacional del vampiro a escalas regional y local en función de las características microclimáticas del refugio y el manejo ganadero para identificar los factores más importantes en la población. Se hipotetizó que la supervivencia y migración del vampiro dependen de las condiciones microclimáticas extremas de los refugios y la cantidad de ganado disponible.

2. Antecedentes

2.1. El control poblacional del murciélago vampiro común (*Desmodus rotundus*)

Los métodos letales de control poblacional son la herramienta utilizada para la regulación de las poblaciones animales (Sinclair et al., 2006). Particularmente las especies consideradas como plaga o que tienen algún tipo de aprovechamiento son el blanco de estos métodos. Las especies reservorio de enfermedades infecciosas también son el objeto de estos métodos para disminuir sus poblaciones, debido a su impacto económico y en la salud pública y animal (Che'Amat et al., 2016; Joly et al., 2013). A pesar de ser métodos comunes, se ha demostrado que los beneficios de los métodos letales no son los esperados. Por ejemplo, el control poblacional del tejón europeo (*Meles meles*) para disminuir la prevalencia de brucelosis en el ganado vacuno no ha tenido el éxito deseado, debido a las perturbaciones en la estructura jerárquica y el aumento en los desplazamientos a escalas locales (Bielby et al., 2014; Donnelly et al., 2006; Jenkins et al., 2007, 2008). De igual manera, el control poblacional del zorro rojo (*Vulpes vulpes*) para disminuir la rabia en Europa no ha sido efectivo, debido a que la inmigración compensa la pérdida de individuos (Heydon & Reynolds, 2000; Rushton et al., 2006).

El vampiro común es el principal transmisor de la rabia paralítica, que es un problema que afecta la salud humana y genera pérdidas económicas en el sector ganadero estimadas en 30 millones de dólares al año (World Health Organization, 2013). Como respuesta a esta problemática en los años previos a 1970, en los países de Latinoamérica, se emplearon varios métodos como la destrucción de los refugios empleando dinamita, quemando los árboles, e incluso liberando gases venenosos dentro de los refugios, eliminando también a otras especies de murciélagos de diferentes gremios tróficos (Lord, 1988). A partir de 1972, se implementó el uso de anticoagulantes orales, como método específico para el control de *D. rotundus*, con resultados efectivos en el corto plazo (Linhart et al., 1972; Thompson et al., 1972).

Como evidencia del poco éxito obtenido en el control de la rabia en algunos países de Latinoamérica como Perú, se observó una mayor seroprevalencia en los individuos pertenecientes a los sitios donde el control poblacional era periódico o regular (Streicker et al., 2012). Mediante modelación matemática, se encontró que procesos como la migración están afectando la eficacia del control poblacional (Blackwood et al., 2013). El control poblacional de la rabia por lo general es focal, respondiendo a reportes de ganaderos, que solicitan los eventos de control ante brotes de rabia en sus hatos (Lord, 1988). En México, durante el 2019, se atendieron 580 notificaciones de rabia, las cuales resultaron en un total de 19,087 vampiros tratados con anticoagulante tópico (SENASICA, 2020). A pesar de que se controla el problema de manera local, los efectos de esta alteración en la estructura de la población del vampiro común son desconocidos. Las consecuencias esperadas de las alteraciones de las poblaciones de *D. rotundus* serían similares a las observadas en los tejones europeos (*M. meles*) y zorros rojos (*V. vulpes*), debido a la capacidad de dispersión del vampiro (Delpietro et al., 2017; Trajano, 1996) y su conducta altamente social (Carter & Wilkinson, 2013; Wilkinson, 1986).

La evaluación de los métodos de control en *D. rotundus* permitirían esclarecer lo que ocurre en sus poblaciones, para determinar si el uso de los anticoagulantes

es realmente efectivo. Desde una perspectiva económica, la vacunación del ganado, resulta menos costosa que la aplicación de anticoagulantes orales (Anderson et al., 2014). En la actualidad, se están retomando propuestas como la vacunación del vampiro común (Aguilar-Setién et al., 2002; Aguilar-Sétien et al., 1998) para controlar el problema de la rabia. Esta nueva propuesta explora, mediante modelos matemáticos, el suministro de la vacuna mediante ungüentos tópicos, como el empleado en los anticoagulantes orales (Bakker et al., 2019). Una serie de propuestas para manejar el problema de la rabia sugieren abordar la situación de manera integral considerando los vacíos de información que existen sobre la distribución y ecología poblacional del vampiro común, la transmisión inter- e intra-específica, y la susceptibilidad de los hospederos (Benavides et al., 2020).

3. Hipótesis

La supervivencia y migración del vampiro común, a escalas regional y local, son afectadas por las variaciones de las condiciones microclimáticas del refugio, así como por la disponibilidad del ganado bovino cercano al refugio.

Predicciones:

-La supervivencia regional y local del vampiro común disminuirá con valores de temperatura alta, valores bajos de humedad relativa, alta desviación estándar de la temperatura de los refugios y baja densidad de ganado.

-La migración regional y local del vampiro común será mayor con valores elevados de temperatura, humedad relativa baja, alta desviación estándar de temperatura de los refugios y baja densidad de ganado.

4. Objetivo general

Describir la supervivencia, la migración y tamaño poblacional del murciélago vampiro común (*Desmodus rotundus*) en un ciclo anual, a escala regional y local, en una zona ganadera del municipio de Tacotalpa, Tabasco.

5. Objetivos específicos

- Modelar la supervivencia y la migración del vampiro común empleando el modelo de diseño robusto para la escala regional y el modelo multi-estado para la escala local durante un año de muestreo en función del microclima y el manejo ganadero.
- Estimar el tamaño poblacional local y regional empleando la información de los modelos de captura-marca-recaptura.

6. Métodos

6.1. Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el ejido Poaná, ubicado en el municipio de Tacotalpa, en el estado de Tabasco. El clima en la región es cálido húmedo con lluvias todo el año, con temperatura promedio anual de 25.6 °C, siendo mayo el mes con la temperatura promedio más alta (29.2 °C) y diciembre y enero los que presentan la más baja (22 °C). La precipitación promedio es de 4,500 mm al año. La vegetación natural en el municipio de Tacotalpa está conformada por bosque tropical perennifolio (24.63%) y tular (0.50%). En cuanto al uso de suelo, la mayor parte del territorio es pastizal cultivado (62.36%), destinado a la ganadería, y una menor proporción está dedicada a la agricultura (12.17%) y otra pertenece a zona urbana (0.34%) (INEGI, 2010).

En esta región, ubicada dentro del Parque Estatal de la Sierra, existen múltiples afloramientos cársticos que ofrecen refugios potenciales para *D. rotundus*. Se revisaron 10 cuevas empleadas en trabajos previos realizados en la región (López-Velázquez, 2018). Las cuevas fueron examinadas en busca de individuos de *D. rotundus*, corroborando su presencia de manera directa (registro visual) o indirecta (excretas). En total se eligieron ocho cuevas, ubicadas en un área de 1,360 ha (Figura 1). Cabe destacar que durante el 2018 y 2019, en los alrededores de la zona de estudio se realizaron eventos de control poblacional de acuerdo con reportes del Comité para el Fomento y Protección Pecuaria del Estado de Tabasco (Observación personal de miembros de este grupo) y así como la aplicación de métodos preventivos como la vacunación contra la rabia parálítica. Para los fines de este trabajo, el conjunto de las ocho cuevas representa la población a escala regional. Cada cueva cuenta con una extensión y un microclima diferentes. Por cuestiones analíticas, la escala local está representada por cada cueva, las cuales fueron consideradas como una población local dentro de un contexto metapoblacional.

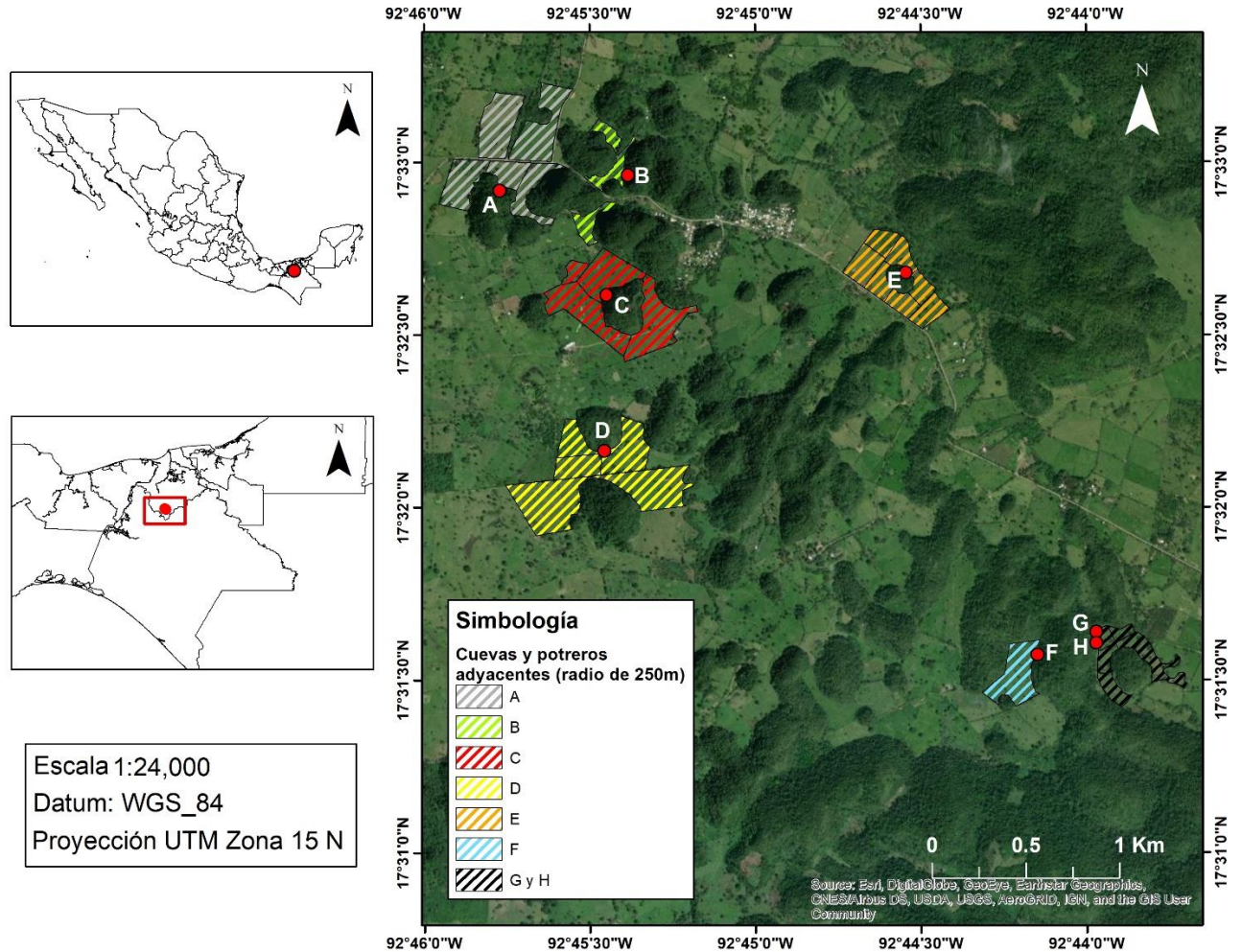


Figura 1. Cuevas monitoreadas en el Ejido Poaná, municipio de Tacotalpa, Tabasco. Las letras representan el identificador de cada cueva.

6.2. Captura y marcaje de individuos

Las capturas se realizaron cada dos meses durante la fase de luna nueva, desde principios de febrero de 2019 hasta finales de enero de 2020. Cada sesión de captura consistió en muestreos realizados de manera simultánea en las ocho cuevas durante tres noches consecutivas. Las noches de captura se establecieron de acuerdo con la luna nueva, ya sea las dos noches previas o posteriores a la luna nueva, debido a que se ha reportado una cantidad mayor de capturas asociados a esta fase lunar (Crespo et al., 1972). En cada cueva, se colocaron redes de niebla de acuerdo con el tamaño de la entrada. En la primera noche de captura, las redes

permanecieron abiertas desde la hora de la puesta del sol hasta la hora de salida del sol para maximizar las probabilidades de captura. Las dos noches restantes, las redes permanecieron abiertas durante siete horas a partir de la hora de la puesta del sol. Las redes fueron abiertas hasta el nivel de suelo debido al vuelo bajo de los vampiros (Ávila-Flores et al., 2019; Greenhall et al., 1971). Los horarios de la puesta y emergencia del sol del sitio de estudio fueron obtenidos del Departamento de Aplicaciones Astronómicas del Observatorio Naval de Estados Unidos (https://aa.usno.navy.mil/data/RS_OneYear) empleando las coordenadas del sitio de estudio.

Los individuos capturados fueron identificados con una clave de campo de (Medellín et al., 2008) para diferenciarlos de las otras dos especies de murciélagos hematófagos. A los individuos capturados se les colocó un brazalete con un código numérico (Incoloy 3.5 mm, Porzana Inc., Reino Unido) para identificarlos en posteriores sesiones de captura. Se registró la hora de captura, el sexo, el estado reproductivo, el peso y las medidas morfométricas de rutina (largo total y largo del antebrazo) de cada individuo. El estado reproductivo de los machos se clasificó como escrotados si se observaban los testículos en el escroto, inguinales u abdominales si, mediante palpación, se detectaban los testículos en la ingle o el abdomen respectivamente. El caso de las hembras, el estado reproductivo se clasificó como gestante mediante la palpación del área abdominal para detectar la presencia del feto, lactante mediante la observación de pezones descubiertos (sin pelaje) y con producción de leche, e inactiva en caso de no presentarse ninguna de las características antes mencionadas. Se determinó la edad relativa (cría, juvenil, y adulto) con base en el grado de osificación de las epífisis (Brunet-Rossinni & Wilkinson, 2009), así como la capacidad de vuelo, el tamaño (largo total y largo del antebrazo) y la cobertura del pelaje del individuo. La captura, manejo y marcaje de los murciélagos se llevó a cabo bajo el amparo del permiso otorgado por SEMARNAT (Oficio N° SGPA/DGVS/12913/19) y la aprobación del Subcomité Institucional para el Cuidado y Uso de Animales de Experimentación de la Facultad

de Medicina Veterinaria y Zootecnia UNAM (Protocolo número: SICUAE.MC-2020/1-3).

6.3. Factores microclimáticos del refugio y distancia entre refugios

Las variables microclimáticas de temperatura y humedad relativa de cada cueva fueron obtenidas con los data loggers Drop3 (Kestrel®, Estados Unidos). Las mediciones fueron programadas para realizarse cada media hora. En cada cueva se colocó un data logger cerca del sitio de percha (Ávila-Flores & Medellín, 2004; López-Velázquez, 2018). Para minimizar las perturbaciones a las colonias de vampiro común, los data loggers fueron colocados a las 00:00 de la primer noche y retirados al finalizar la tercera noche de captura. Para la escala regional, se calcularon la temperatura promedio y la humedad relativa promedio de todas las cuevas para cada sesión de captura. Se realizó el procedimiento anterior para obtener las variables microclimáticas de cada cueva (Anexos 1 y 2). Como medida de estabilidad térmica de los refugios a escala local y regional, se calculó la desviación estándar de la temperatura de cada sesión de captura. Como parte de la dinámica espacial a escala local, se obtuvo una matriz de distancia lineal entre todas las cuevas (Tabla 1). La distancia lineal se obtuvo con el programa ArcMap versión 10.5 (ESRI, Redland, Estados Unidos).

Cuadro 1. Matriz de distancia entre las ocho cuevas del ejido Poaná. Los valores se encuentran en metros.

	A	B	C	D	E	F	G	H
A		687.90	796.20	1496.40	2212.30	3791.90	3961.30	3997.00
B	687.90		648.80	1476.60	1574.00	3367.40	3493.50	3535.20
C	796.20	648.80		832.40	1603.40	2997.50	3174.40	3208.50
D	1496.40	1476.60	832.40		1871.00	2556.40	2799.30	2820.60
E	2212.30	1574.00	1603.40	1871.00		2157.60	2171.10	2223.70
F	3791.90	3367.40	2997.50	2556.40	2157.60		336.60	320.30
G	3961.30	3493.50	3174.40	2799.30	2171.10	336.60		59.10
H	3997.00	3535.20	3208.50	2820.60	2223.70	320.30	59.10	

6.4. Manejo y densidad del ganado

La información del manejo ganadero y la cantidad de ganado bovino próximo a cada cueva se obtuvo mediante entrevistas realizadas a los ganaderos locales solicitando la información del mes previo a la sesión de captura, para reflejar el impacto de esas variables sobre nuestra sesión de captura. Para cada sesión de captura, se obtuvo la cantidad de vacas que había en cada potrero incluido en un radio de 250 m alrededor de la cueva y el tiempo de rotación del hato entre potreros. Se emplearon los potreros en un radio de 250 m alrededor de la entrada de cueva, para representar la disponibilidad de presas que se encuentran próximos a la cueva, que además influye en un menor tiempo de forrajeo y menor gasto energético. Mediante imágenes satelitales Landsat 8, se calculó el tamaño en hectáreas de los potreros dentro del radio de 250 m alrededor de la cueva. Se eligieron los potreros cercanos al refugio como una medida de la disponibilidad de presas disponibles que no requieren un esfuerzo grande de búsqueda por parte de los vampiros. Para reflejar la complejidad que representa la identificación de las presas del vampiro común, se incluyó la frecuencia de rotación del ganado entre potreros. Con esta información se calculó la densidad de vacas por hectárea por día en los potreros de cada cueva (Anexo 3) como se muestra en la siguiente fórmula:

$$\frac{\text{Densidad}}{\text{día}} = \left(\frac{\text{Número de vacas}}{\text{Tamaño de la parcela (ha)}} \right) * \left(\frac{\text{Frecuencia de rotación del ganado (días)}}{30 \text{ días}} \right)$$

6.5. Modelación del desempeño poblacional regional y local de *D. rotundus*

Los parámetros de supervivencia, migración y tamaño poblacional de *D. rotundus* se estimaron mediante el método de máxima verosimilitud. Para la estimación de los parámetros demográficos a escala regional se empleó el diseño robusto, el cual combina modelos de captura-recaptura de poblaciones abiertas y cerradas (W. L. Kendall et al., 1997). El diseño robusto distingue dos sesiones de captura, la sesión

primaria y la sesión secundaria (W. Kendall, 2019). La sesión primaria consiste en eventos de captura separados por intervalos largos en el tiempo, que para este trabajo fueron los dos meses entre capturas. La sesión secundaria, que se encuentra dentro de cada sesión primaria, consiste en eventos de captura separados por intervalos cortos en el tiempo. Para este estudio, las sesiones secundarias fueron las tres noches de captura. Los parámetros estimados con el diseño robusto fueron la supervivencia (S), la probabilidad de captura (p), la probabilidad de recaptura (c), la emigración temporal (γ), el número de individuos no marcados (f_0) y el tamaño poblacional (\hat{N}) como parámetro derivado del modelo. Se formularon 24 modelos a priori para evaluar el desempeño poblacional donde la S y γ estuvieron en función de los efectos principales del tiempo (sesión de captura), las variables microclimáticas y las variables de densidad y rotación de ganado.

La emigración temporal (γ) se representó en dos procesos diferentes: markoviano (γ'' , γ') y aleatorio ($\gamma'' = \gamma'$) (W. L. Kendall et al., 1997). El proceso de emigración markoviana se interpreta mediante la definición del parámetro γ'' y el parámetro γ' . El parámetro γ'' es la probabilidad de que un individuo presente en las cuevas evaluadas en el tiempo i abandone las cuevas y no retorne, por lo tanto, no estará disponible para hallarlo en tiempo $i+1$. El parámetro γ' representa la probabilidad de que un individuo que no estaba presente en las cuevas evaluadas en el tiempo i , retorne y esté disponible para su encuentro en el tiempo $i+1$. La emigración aleatoria ($\gamma'' = \gamma'$) ocurre cuando la probabilidad de emigrar temporalmente de la muestra observable durante un intervalo es la misma que la probabilidad de mantenerse alejado de la muestra observable durante ese intervalo (probabilidad de no inmigrar a las cuevas). La p y c fueron modeladas como $p=c$ y $p \neq c$ en función de la sesión de captura y como constantes.

El modelo multiestado permite estimar la probabilidad de transiciones entre estados, por ejemplo la condición reproductiva, la edad o las transiciones entre sitios en poblaciones espacialmente estructuradas (Cooch & White, 2019). En este trabajo, el conjunto de cuevas representó una metapoblación y cada cueva fue

considerada como una población local. Para verificar la hipótesis a escala local, se formularon 15 modelos *a priori*. Los parámetros estimados fueron la supervivencia (S), la probabilidad de recaptura (p) y la migración como la probabilidad de transitar hacia cualquiera de las cuevas muestreadas (Ψ). La S y Ψ se estimaron en función de los efectos principales y la interacción con cada cueva para cada sesión de captura, el microclima, la densidad de ganado, la rotación del ganado y la distancia lineal entre las cuevas. La p se estimó en función de la sesión de captura y como constante. La cueva A no fue considerada en los modelos, debido al bajo número de capturas y recapturas.

Los mejores modelos en ambas escalas espaciales fueron seleccionados bajo un esquema de inferencia multimodelo de acuerdo con el Criterio de Información de Akaike corregido para el tamaño de muestra ($AICc$) y los diferentes parámetros de información del modelo: el peso $AICc$ y el $\Delta AICc$ (Burnham & Anderson, 2002). El modelo o los modelos que presentaron menos de dos unidades de $\Delta AICc$ fueron los mejores modelos ajustados. En caso de presentarse más de un modelo con menos de dos unidades de $\Delta AICc$, se realizó un promedio ponderado de los modelos para estimar los parámetros demográficos. Todos los modelos se elaboraron en el lenguaje de programación R versión 3.6.2 (R Core Team, 2019) empleando la paquetería RMark versión 2.2.7 (Laake, 2013), la cual es una extensión del programa MARK (White & Burnham, 1999).

6.6. Estimación del tamaño poblacional regional y local

El tamaño poblacional regional es proporcionado por el diseño robusto como parámetro derivado de cada modelo. Sin embargo, si la selección de modelos fue bajo un enfoque de inferencia multimodelo, en el cual, si más de un modelo presentó menos de dos unidades de $\Delta AICc$, se realizó un promedio ponderado de los modelos. Por lo tanto, se empleó el promedio ponderado del parámetro f_0 (individuos no marcados) para la estimación del tamaño poblacional regional. Para estimar el tamaño poblacional (\hat{N}), se promedió la f_0 de todos los modelos, luego se

despejó \hat{N} de la ecuación $f_0 = M_{t+1} - \hat{N}$, en donde M_{t+1} es el número individuos marcados y f_0 los individuos no marcados o no capturados. La ecuación despejada para estimar el tamaño poblacional fue $\hat{N} = f_0 + M_{t+1}$ (Cooch & White, 2019).

La estimación del tamaño poblacional local para cada cueva y sesión de captura se llevó a cabo con la ecuación $N_i = n_i / p_i$, en donde n_i es el número de capturas, la i representa la sesión primaria de muestreo (Armstrong et al., 2005). Se usó la probabilidad de recaptura (p) del mejor modelo ajustado para las estimaciones del tamaño poblacional local. El error estándar se calculó con la ecuación $SE(N_i) = (n_i * SE(p_i)) / p_i^2$ (Armstrong et al., 2005). Los intervalos de confianza al 95% se construyeron como $1.96 * SE(N_i)$, asumiendo la distribución normal de N_i (Armstrong et al., 2005; Zúñiga-Vega et al., 2012).

7. Resultados

Durante las 21 sesiones secundarias de muestreo (7 sesiones primarias), hubo 539 capturas de vampiros, de las cuales 375 corresponden a individuos únicos (227 machos, 148 hembras). El número de recapturas de las ocho cuevas fue de 164 murciélagos, de los cuales 82 fueron recapturados una vez, 23 en dos ocasiones y 10 entre tres y cinco veces. El total de individuos marcados por sesión primaria fue mayor que el número de individuos recapturados (Figura 2). El promedio de capturas por ocasión primaria fue de 77.0 individuos y de 25.7 individuos por ocasión secundaria durante el estudio. La proporción de sexos fue de 1.53 machos por cada hembra, que es significativamente diferente a la proporción 1:1 ($\chi^2=17.112$, g.l.=1, $p<0.001$). El número de capturas fue diferente entre cuevas y entre sesiones de captura ($\chi^2=84.946$, g.l.=34, $p<0.001$). La estructura de edades en ambos sexos se caracterizó por la presencia de una mayor proporción de individuos adultos (Figura 3a). El estado reproductivo de las hembras que predominó durante las sesiones de captura fue el estado inactivo, mientras que en los machos predominaron los individuos con testículos escrotados (Figura 3b). La densidad de ganado fue diferente entre cuevas (KW=26.28, $p<0.001$). La densidad promedio de los potreros evaluados fue 1.12 vacas/ha/día, con un mínimo de cero vacas reportadas y un máximo de 5.12 vacas/ha/día (Anexo 3).

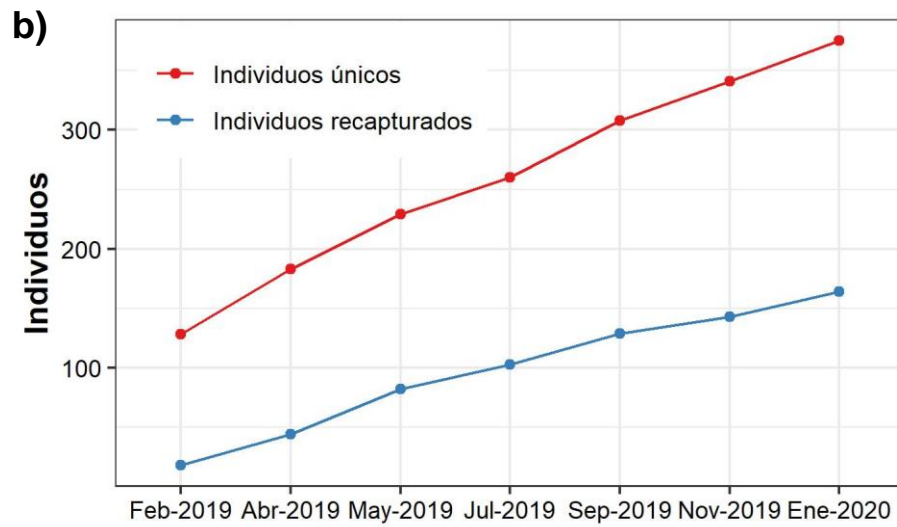
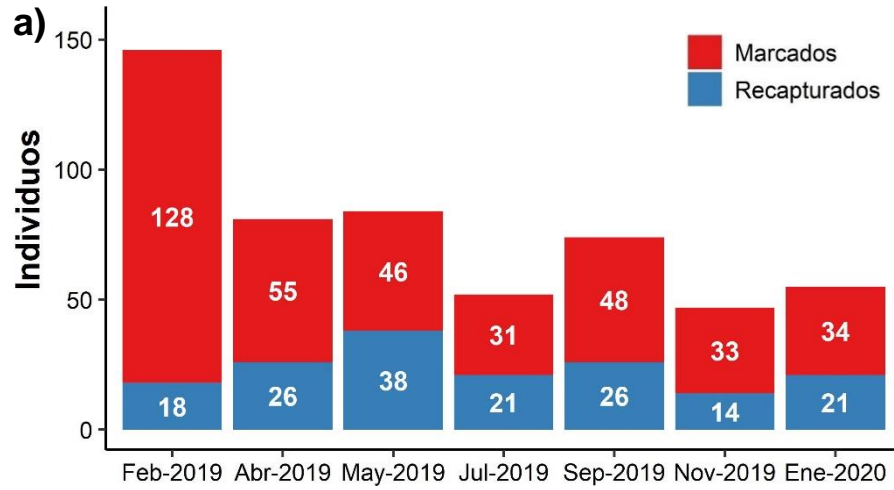


Figura 2. Número de individuos marcados y recapturados por sesión primaria de captura (a) y gráfica acumulada de individuos únicos e individuos recapturados por sesión primaria (b).

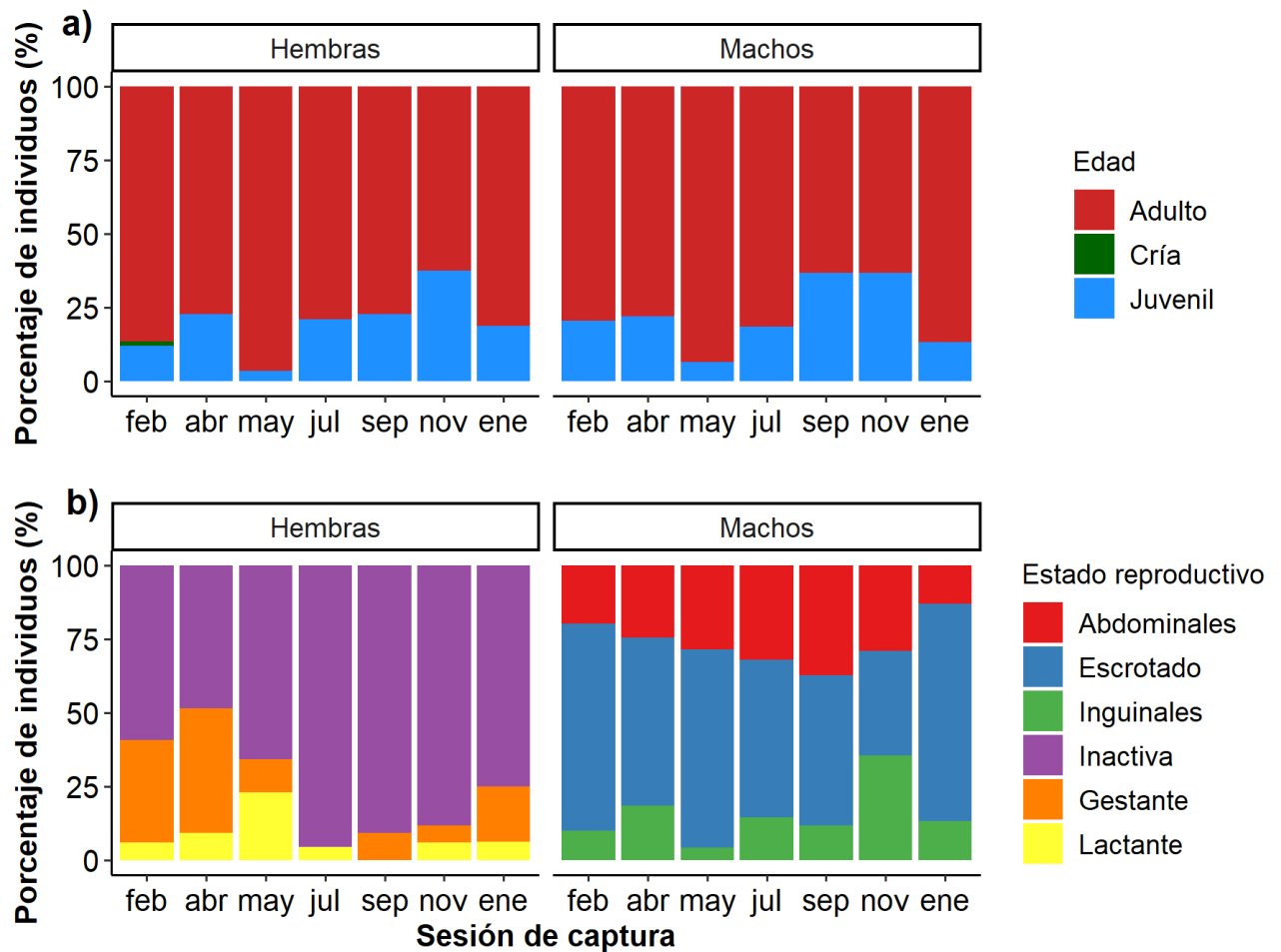


Figura 3. Estructura de edades (a) y estructura reproductiva (b) del vampiro común de cada sesión primaria de captura.

7.1. Supervivencia, migración, tamaño poblacional regional y local del vampiro común

Los resultados de la selección de modelos a nivel regional muestran que los modelos con mayor soporte fueron los que incorporan el efecto de la humedad relativa promedio ($w_i=40.19\%$) y la temperatura promedio ($w_i=33.04\%$) del conjunto de refugios sobre la supervivencia y la emigración aleatoria ($\gamma'=\gamma'$). A escala local, los resultados indican un fuerte soporte para el modelo donde los efectos principales de la cueva y la distancia lineal de las cuevas son importantes en el desempeño local ($w_i=95.24\%$). Los mejores modelos (mejor ajuste y mayor soporte) para cada escala (regional y local) presentaron un ajuste de $\Delta AICc < 2$ (Tabla 2). Mediante

inferencia multimodelo, los modelos del desempeño poblacional regional fueron promediados para generar las estimaciones de los parámetros de supervivencia y migración explicados por la humedad relativa y la temperatura (Figura 4).

Los mejores modelos indicaron que la humedad relativa promedio y la temperatura promedio afectaron los atributos poblacionales del vampiro común a nivel regional. Los coeficientes en escala logit de la humedad relativa indicaron un efecto positivo en la supervivencia bimestral ($\beta_{\text{humedad}} = 0.75 \pm 0.22$, IC = 0.32, 1.19) y la emigración bimestral ($\beta_{\text{humedad}} = 0.27 \pm 0.09$, IC = 0.09, 0.45) regional del vampiro común (Figuras 4a y 4e). La temperatura promedio afectó de manera negativa la supervivencia ($\beta_{\text{temperatura}} = -1.38 \pm 0.70$, IC = -2.76, -0.004, escala logit) y la emigración temporal ($\gamma'' = \gamma'$) ($\beta_{\text{temperatura}} = -0.22 \pm 0.21$, IC = -0.62, 0.18, escala logit) (Figuras 4c y 4g). Las estimaciones de la probabilidad de captura fueron mayores a las estimaciones de la probabilidad de recaptura de cada sesión (Anexo 1). La supervivencia anual del vampiro común estimada a escala regional fue de 0.18 ± 0.05 (IC = 0.07, 0.28) de acuerdo con el modelo de humedad (S(humedad), p(sesión), c(sesión), $\gamma'' = \gamma'$ (humedad)).

Cuadro 2. Mejores modelos ajustados del desempeño poblacional regional y local del vampiro común. Los modelos con mayor soporte se encuentran resaltados en negritas.

Escala	Modelo	Parámetros	AICc	Δ AICc	Peso	Devianza
Regional	S(humedad), $\gamma''=\gamma'$(humedad), p(sesión), c(sesión), f0(sesión)	25	-1279.03	0.00	0.40	-903.33
	S(temperatura), $\gamma''= \gamma'$(temperatura), p(sesión), c(sesión), f0(sesión)	25	-1278.64	0.39	0.33	-902.94
	S(humedad), γ'' (humedad), γ' (humedad), p(sesión), c(sesión), f0(sesión)	27	-1275.48	3.55	0.07	-904.20
	S(estabilidad térmica), $\gamma''= \gamma'$ (estabilidad térmica), p(sesión), c(sesión), f0(sesión)	25	-1274.99	4.03	0.05	-899.29
	S(ganado), $\gamma''= \gamma'$ (ganado), p(sesión), c(sesión), f0(sesión)	25	-1274.98	4.05	0.05	-899.27
Local	S(cueva), p(sesión*cueva), Ψ(distancia)	51	1003.63	0.00	0.95	303.72
	S(cueva), p(sesión*cueva), Ψ (distancia*cueva)	63	1017.51	13.88	0.00	285.79
	S(.), p(.), Ψ (.)	3	1029.55	25.93	0.00	439.34
	S(cueva), p(sesión*cueva), Ψ (cueva)	56	1050.81	47.18	0.00	337.89
	S(rotación ganado*cueva), p(sesión*cueva), Ψ (rotación ganado*cueva)	48	1052.09	48.46	0.00	359.84

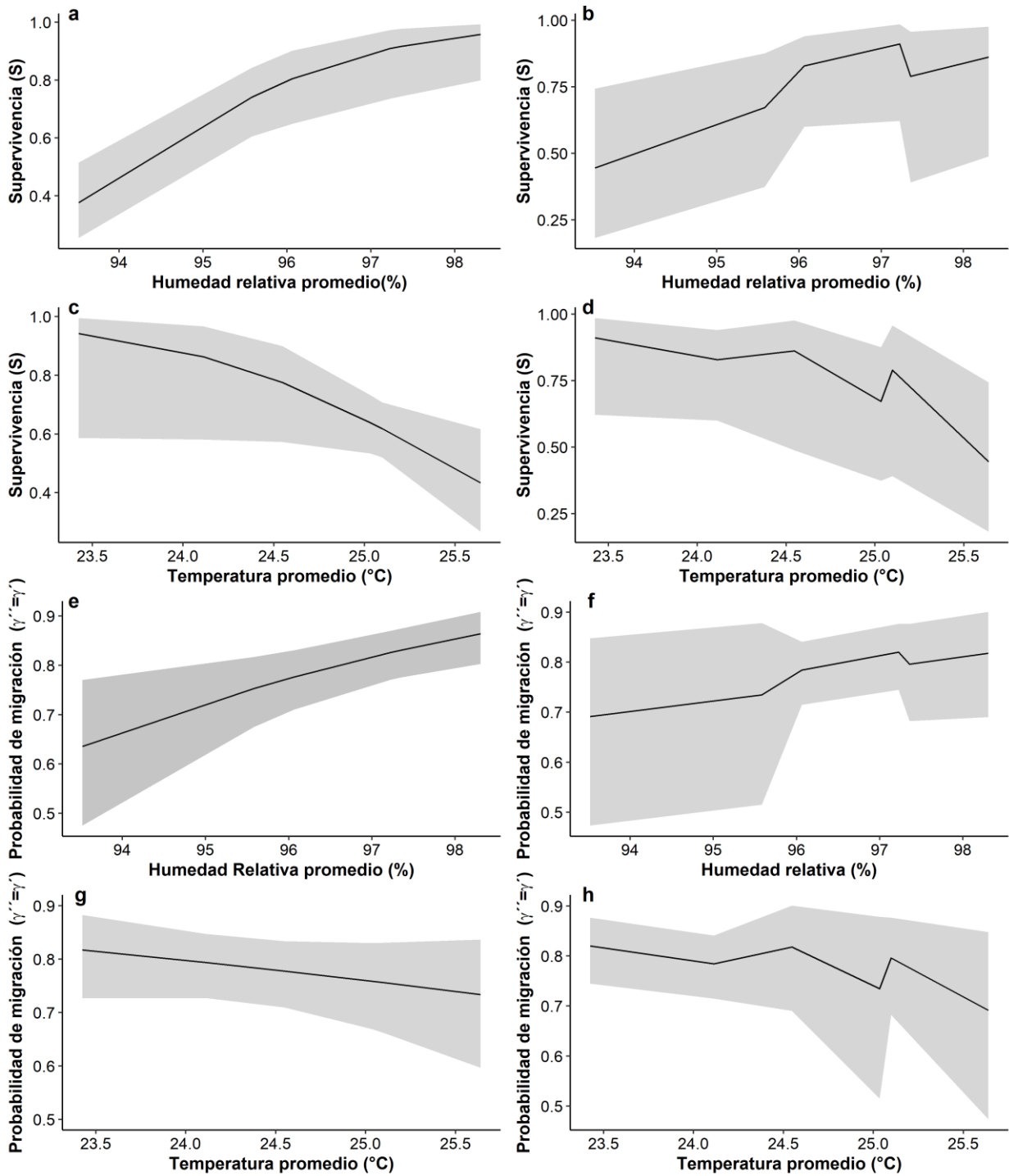


Figura 4. Probabilidades bimestrales de supervivencia y emigración del vampiro común a escala regional en función de la humedad relativa y la temperatura promedio de las cuevas. Las gráficas fueron elaboradas con los valores reales (a, c, e, g) y ponderados por inferencia multimodelo (b, d, f, h). El área sombreada representa el intervalo de confianza a 95%.

El mejor modelo a escala local considera que la supervivencia es afectada por el sitio (cueva). La supervivencia local fue similar entre cuevas (Figura 5a). Las cuevas C, D, G y H presentaron coeficientes β negativos de supervivencia. La supervivencia de la cueva E no fue estimada correctamente. La probabilidad de emigración (Ψ) en función de la distancia lineal entre cuevas presentó un efecto negativo en los desplazamientos entre cuevas ($\beta_{\text{distancia}} = -1.52 \pm 0.33$, IC= -2.16, -0.88) (Figura 5b). Todos los eventos de migración observados ocurrieron entre cuevas ubicadas a un máximo de 3.2 km. La Ψ mínima estimada fue de 0.001 ± 0.001 y la máxima de 0.14 ± 0.03 .

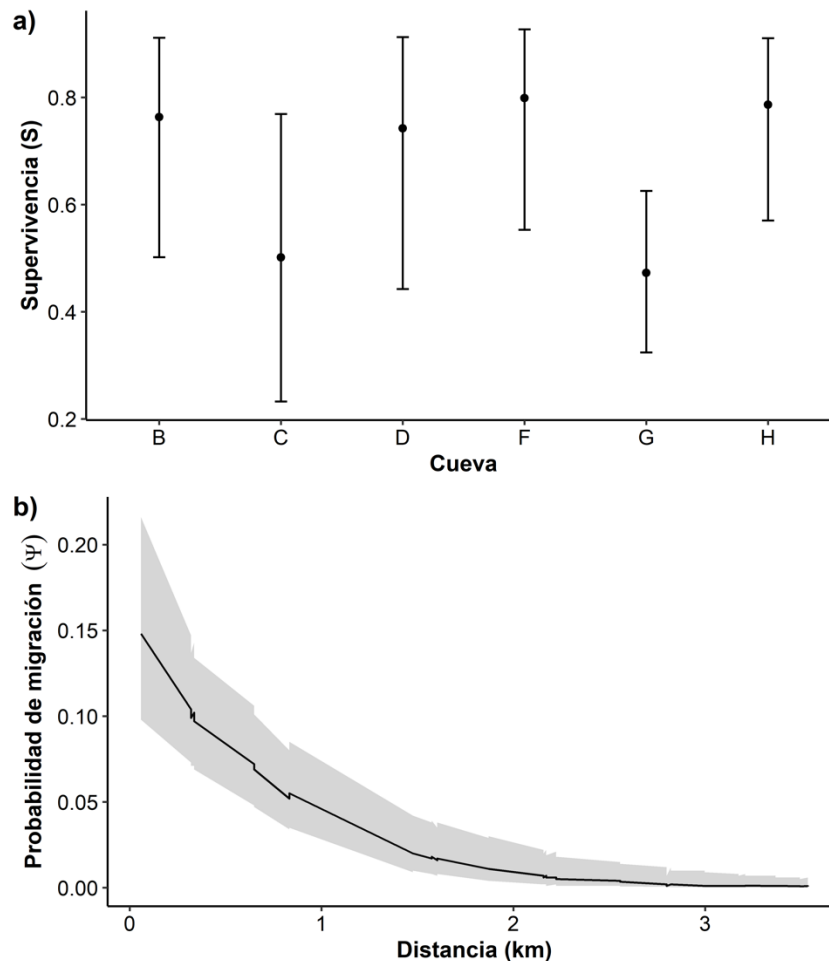


Figura 5. Supervivencia (a) y migración (b) a escala local de las cuevas evaluadas. Las barras de error representan los intervalos de confianza al 95%.

7.2. Tamaño poblacional regional y local de *Desmodus rotundus*

El tamaño poblacional regional estimado mediante inferencia multimodelo no presentó diferencias evidentes entre sesiones primarias de muestreo (Figura 6a). Sin embargo, el tamaño poblacional regional estimado en el modelo de humedad relativa presentó diferencias entre sesiones de captura, con una tendencia de disminución relativamente gradual del tamaño poblacional a lo largo del año de muestreo (Figura 6b). El tamaño poblacional regional promedio fue de 382.9 individuos (inferencia multimodelo) y 78.9 individuos (modelo de humedad relativa). A escala local, el tamaño poblacional fue diferente entre cuevas y sesiones. Las cuevas con el mayor tamaño poblacional promedio fueron la cueva B (79.5 ± 31.0 individuos) y la cueva D (76.3 ± 16.6 individuos) (Figura 7). El tamaño poblacional de la cueva G se mantuvo constante a lo largo del año del muestreo.

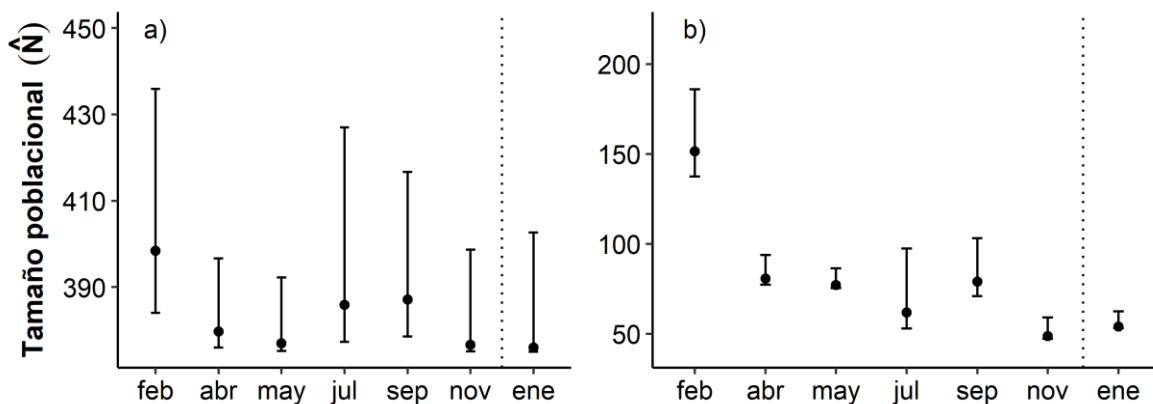


Figura 6. Estimaciones del tamaño poblacional regional de *Desmodus rotundus* para las siete sesiones primarias de captura. Los estimados corresponden a la ponderación de modelos (a) y a los valores estimados por el diseño robusto del mejor modelo ajustado (b). La línea punteada separa los muestreos del 2019 y 2020. Las barras representan los intervalos de confianza al 95%.

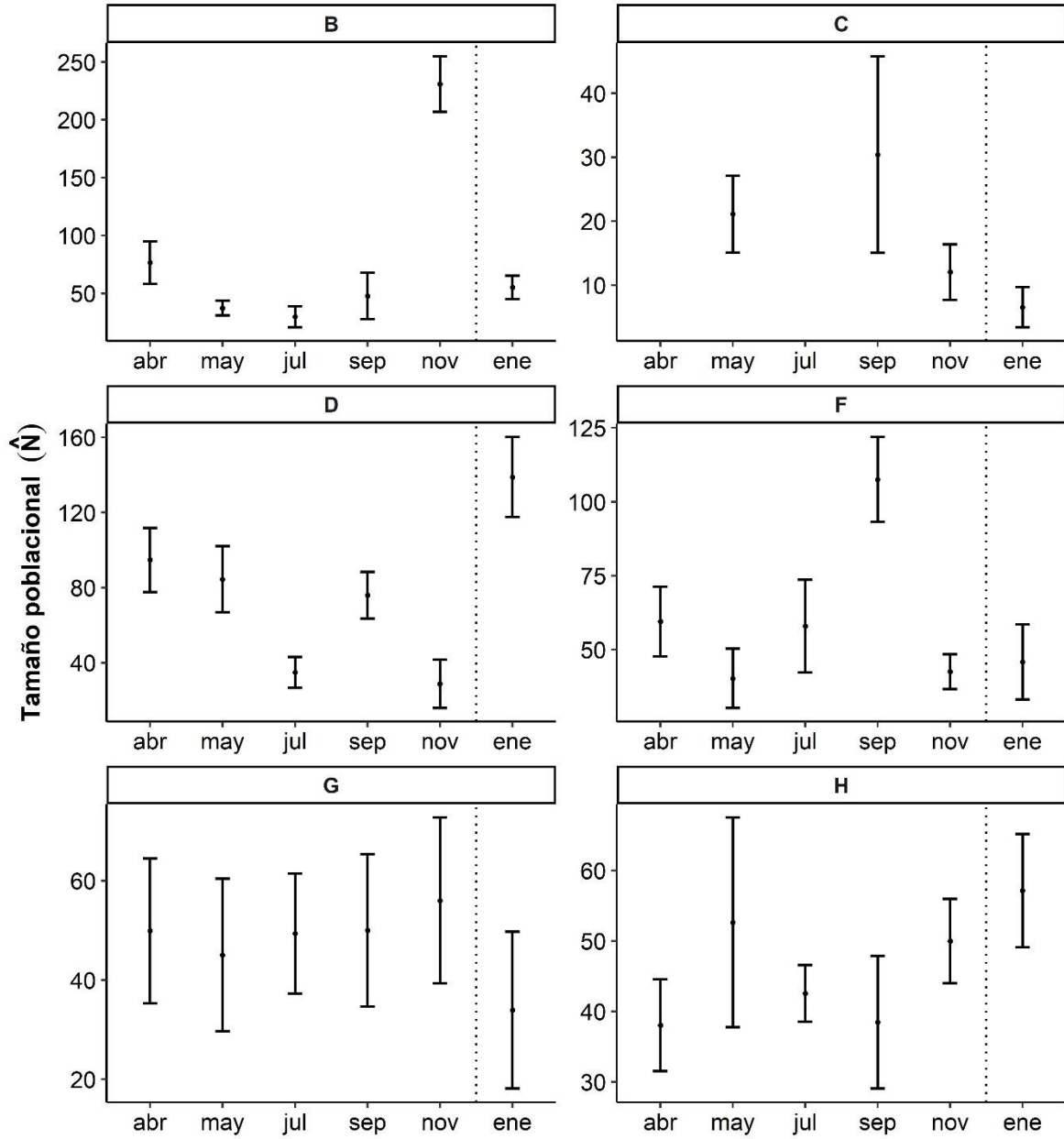


Figura 7. Estimaciones del tamaño poblacional local de *Desmodus rotundus* en seis de las cuevas muestreadas. Las barras de error representan los intervalos de confianza al 95%. La línea punteada separa los muestreos del 2019 y 2020. Los tamaños poblacionales de las cuevas A y E no fueron estimados adecuadamente.

8. Discusión

8.1. Desempeño poblacional del vampiro común a escalas regional y local

Este estudio indica que el desempeño poblacional regional del vampiro común en una zona tropical ganadera con múltiples opciones de refugio es afectado por el microclima del refugio. De manera parcial, se cumplieron la hipótesis y las predicciones donde sólo las variables de microclima del refugio (temperatura promedio y humedad relativa promedio) impactan en la supervivencia del vampiro común. Sin embargo, la predicción de emigración temporal no se cumplió en ninguno de los factores microclimáticos evaluados. Las temperaturas altas y los bajos niveles de humedad de los refugios disminuyen las probabilidades de emigrar de la población. Los resultados de selección de modelos a escala regional sugieren posibles efectos aditivos o de interacción entre la humedad relativa y la temperatura sobre el desempeño poblacional de *D. rotundus*. Sin embargo, la información de las historias de captura no es suficiente para construir modelos aditivos o de interacciones entre las variables de microclima o de transición entre cuevas a escala local para explorar los resultados de modelos más complejos sobre la supervivencia y la migración del vampiro común.

De acuerdo con el número de capturas, se encontró una proporción de sexos sesgadas hacia los machos. Esta situación ha sido reportada en Argentina, donde con una extensa recopilación de información sobre capturas y recapturas a lo largo de varias décadas detectaron que existe un sesgo hacia los machos recién nacidos, juveniles y adultos (Delpietro et al., 2017). Sin embargo, no hay un consenso sobre esta situación y una posible explicación es la supervivencia diferencial entre sexos y edades, debido a los extensos periodos de gestación y cuidado parental de las madres de *D. rotundus* (Greenhall et al., 1983).

La supervivencia bimestral y anual del vampiro común a escala regional es relativamente baja en comparación con otras especies, particularmente de

murciélagos insectívoros de climas templados (Chauvenet et al., 2014; Frick et al., 2010; Hoyle et al., 2001). Por ejemplo, los individuos adultos de las especies *Myotis myotis* y *Myotis blythii* tienen una probabilidad de supervivencia anual promedio de 0.84 y 0.80, respectivamente (Arlettaz et al., 2017). Sin embargo, existen pocos estudios sobre especies tropicales (Monadjem et al., 2015; Santos-Moreno & Hernández-Aguilar, 2021), y ninguno sobre especies hematófagas que permitan una comparación con la supervivencia del vampiro común observada en este trabajo. Aunque los murciélagos en general son descritos como especies longevas con alta probabilidad de supervivencia (Racey & Entwistle, 2000), el vampiro común enfrenta diferentes retos asociados a su dieta hematófaga (poco energética) que pueden impactar en su supervivencia. Algunos de estos factores pueden ser su dificultad para detectar a las presas (poco éxito de forrajeo) y su baja tolerancia a la inanición pueden influir en la supervivencia del vampiro común (McNab, 1973; Mendoza-Sáenz et al., 2021). La estimación de supervivencia anual de este trabajo debe ser tomada con precaución debido a la falta de un periodo más extenso de muestreo que permita contrastar con otros años. Uno de los pocos trabajos identificados en la revisión de literatura, se la supervivencia de *D. rotundus* con un periodo de muestreo similar (\approx un año), reportan una supervivencia diaria de 0.99 (Trajano, 1996), pero no la supervivencia anual para contrastarla con los resultados de esta investigación. Recientemente, se ha reportado la supervivencia anual del *D. rotundus* ($S=0.81$, $IC=0.69, 0.94$) para una colonia ubicada en una mina en San Luis Potosí (Torres-Mejía, 2021). La supervivencia anual de la colonia de vampiros en San Luis Potosí es más alta a la reportada en nuestra zona de estudio ($S=0.18\pm 0.05$, $IC= 0.07, 0.28$), a pesar de que esa colonia se encontraba en un refugio con condiciones microclimáticas poco favorables, con temperatura promedio de 18°C y humedad relativa de 74.5%.

En este trabajo se encontró que la alta humedad relativa tiene un efecto positivo en la supervivencia de *D. rotundus*, mientras que las altas temperaturas tienen un efecto negativo. La baja supervivencia estimada en la época más cálida y seca del año podría ser el resultado de las peculiaridades fisiológicas del murciélago

vampiro común. Se sabe que los individuos de esta especie presentan una alta tasa de evapotranspiración durante los periodos de ayuno, además de que los costos energéticos por la termorregulación se incrementan en sitios con temperaturas muy altas o muy bajas (McNab, 1973). Por ello, la selección de refugios adecuados podría ser crucial para la supervivencia de esta especie (Ávila-Flores & Medellín, 2004; Thomas & Speakman, 2005). Por ejemplo, en un trabajo realizado en la misma área de estudio, se encontró que, durante la época de secas, *D. rotundus* emplea cuevas con temperaturas más frescas ($\bar{x} = 24.5^{\circ}\text{C}$) que aquellas registradas en refugios potenciales no utilizados ($\bar{x} = 26.2^{\circ}\text{C}$) (López-Velázquez, 2018). El resultado del análisis de la supervivencia regional sugiere que, en regiones tropicales, las condiciones microclimáticas de los refugios en zonas ganaderas con alta disponibilidad de refugios son más importantes para la supervivencia que otros factores como la disponibilidad del ganado. Sin embargo, se requiere la evaluación de poblaciones de vampiro común con disponibilidad y condiciones microclimáticas de refugios similares y densidades de ganado diferentes, para identificar el efecto de la disponibilidad de presas sobre la supervivencia.

La migración y desplazamientos de los murciélagos entre refugios son procesos ecológicos importantes asociados a las condiciones climáticas, el microclima del refugio y la abundancia de alimento (Altringham, 2011). Sin embargo, debido a que la conducta migratoria tiene costos potencialmente altos (gasto energético, conflictos territoriales, riesgo de depredación e incertidumbre sobre la distribución de los recursos) (Alcock, 2013), los beneficios de abandonar un refugio deben ser suficientemente altos con el fin de incrementar la adecuación. En el caso de la emigración temporal (γ), la predicción del aumento en las probabilidades de emigración en condiciones microclimáticas desfavorables no se cumplió. Esto puede ocurrir debido a que la probabilidad de emigrar de los vampiros disminuye como una respuesta a la baja supervivencia ocasionada por condiciones microclimáticas desfavorables. La mortalidad ocasionada por el microclima en la población pudo disminuir la probabilidad de emigración debido a que disminuye la cantidad de individuos que se pueden detectar. Otra posible explicación es que los

individuos de la población hayan emigrado hacia otros refugios cercanos que no fueron incluidos en el estudio.

En la región de Poaná, la supervivencia del vampiro común a escala local está determinada por la identidad de la cueva, es decir, por atributos específicos de cada cueva no evaluados en este trabajo como la distancia desde la entrada de la cueva al sitio de percha o la altura del sitio de percha. Los modelos multiestado construidos requieren más información que la registrada en este proyecto, debido a que la cantidad de cuevas evaluadas incrementa considerablemente la cantidad de parámetros que generan estimaciones imprecisas. El factor cuevas engloba todas las características relacionadas a cada cueva, lo cual permite distinguir las cuevas más adecuadas para la supervivencia de los vampiros. Sin embargo, no se detectaron diferencias evidentes entre la supervivencia de las cuevas. A pesar de ello, previo a los análisis se descartó una de las ocho cuevas evaluadas debido a su bajo número de capturas (cueva A) durante todas las sesiones primarias de captura, mientras que para la cueva E los parámetros evaluados en las siete sesiones primarias de captura no fueron estimados correctamente, sugiriendo que estas cuevas no presentan las condiciones adecuadas para *D. rotundus*.

De acuerdo con los modelos multiestado, la probabilidad de emigración a escala local (Ψ) es afectada por la distancia entre las cuevas. El vampiro común es una especie que presenta alta fidelidad a los refugios con desplazamientos ocasionales entre refugios cercanos (Delpietro et al., 2017; Trajano, 1996). En concordancia con estudios previos, los resultados indican que los desplazamientos tienen mayor probabilidad de llevarse a cabo entre cuevas cercanas. La mayor frecuencia de los desplazamientos de emigración registrados ocurrió entre las cuevas F, G y H, que se ubican al sur del área estudio a una distancia máxima de 2.8 km. En general, los resultados sugieren que *D. rotundus* exhibe fidelidad a un conjunto de refugios cercanos, como ha sido reportado para esta especie ocupando huecos de árboles cercanos en una zona ganadera de Costa Rica (Wilkinson, 1985).

La presencia de múltiples refugios permanentes en la región, incluyendo algunos con microclima adecuado, así como la presencia de múltiples presas, pueden impactar en el tamaño poblacional observado en la región. Se ha propuesto que los refugios son el factor limitante para las poblaciones de vampiro (Moya et al., 2015). El tamaño poblacional regional del vampiro común estimado mediante inferencia multimodelo en este trabajo (383 individuos) es mayor al reportado en Costa Rica (100-150 individuos) para un rancho de tamaño similar (≈ 1300 ha), con disponibilidad de 1200 cabezas de ganado y en donde emplean árboles como refugios (Turner, 1975). A escala local, el tamaño poblacional de las cuevas B y D tiende a disminuir en los meses calientes (mayo y julio) a valores de hasta 37 y 34 individuos respectivamente. Sin embargo, en las cuevas con microclima relativamente estable a través del año, el tamaño poblacional de esas cuevas no presenta diferencias evidentes y parecen tener un mejor desempeño. Los parámetros a nivel regional y local pueden estar subestimados debido a que sólo se evaluaron ocho cuevas.

Las probabilidades de captura (p) del vampiro común a escala regional son más altas que las probabilidades de recaptura (c) sugiriendo un posible efecto de aversión a las redes de niebla (Anexo 4). A pesar de que se emplearon el mismo tipo redes y las misma ubicación en la entrada de cada cueva, no se detectaron diferencias evidentes entre las sesiones de captura para p y c , pero se observó una disminución en el número de capturas en las sesiones secundarias de muestreo. Esta situación es similar a la reportada por Trajano (1996), quien presentó una disminución en el número de capturas en sus sesiones de muestreo debido a la evasión de las redes. Algunos trabajos sugieren el cambio de ubicación de las redes, en lugar de mantenerlas por días consecutivos en un sitio, pero se ha observado que mantener un muestreo de 2 a 3 días consecutivos genera buenos resultados en el número de capturas (Marques et al., 2013). Alternativamente, la marcada reducción en la probabilidad de recaptura en las segunda y tercera sesiones secundarias podría ser sólo reflejo del mayor éxito de casos de captura del primer día. En el caso de *D. rotundus*, el método de captura de tres días

consecutivos cubriendo las entradas de las cuevas a ras de suelo permitió tener un número de capturas mayor a los reportados en otros trabajos (Trajano, 1996; Turner, 1975). Por tanto, se recomienda invertir un mayor esfuerzo de muestreo en la primera noche de captura.

8.2. Implicaciones en el manejo de las poblaciones de *D. rotundus*

El control letal del vampiro con anticoagulantes orales (conocido como “vampiricida”) es el método estándar empleado desde la década de 1970 para el control de la rabia paralítica bovina (Linhart et al., 1972). Sin embargo, el uso de este método para controlar la rabia ha sido cuestionado en los últimos años (Streicker et al., 2012), por lo que se requiere de una evaluación apropiada para entender sus consecuencias sobre las poblaciones de vampiro y el efecto en la dinámica del virus de la rabia. Una serie de propuestas para abordar de manera integral la problemática de la rabia contempla el entendimiento demográfico de las poblaciones de vampiro (Benavides et al., 2020). Los resultados de este proyecto proveen elementos que pueden explicar las causas de la baja eficacia de este método.

La aplicación de anticoagulantes orales se realiza generalmente mediante la captura de vampiros en los ranchos donde se han reportado brotes (Lord, 1988). La eficacia de los anticoagulantes orales para el control de las poblaciones de vampiro y la rabia paralítica bovina puede disminuir debido a la migración del vampiro común y la presencia de múltiples colonias en las zonas donde se aplica el control (Blackwood et al., 2013). Los resultados obtenidos sobre la alta emigración temporal en periodos bimestrales y alta migración entre colonias cercanas proporcionan respaldo parcial a los resultados de Blackwood y colaboradores (2013). Sin embargo, se requiere abordar el desempeño de la población estructurada por edades y sexos para identificar a los individuos con más probabilidades de migrar. Se sugiere replantear la continuidad de los métodos letales y explorar el uso de nuevas propuestas para el control de la rabia. Dentro de

las alternativas para el control de la rabia, se propone la vacunación del vampiro común mediante mecanismos de propagación similar al método de dispersión del vampiricida, así como nuevas estrategias de confinamiento nocturno del ganado (Aguilar-Setién et al., 2002; Aguilar-Sétien et al., 1998; Bakker et al., 2019; Benavides et al., 2020).

9. Conclusión

Los refugios representan un recurso importante para los murciélagos, especialmente en las zonas ganaderas que representan un ambiente adverso para los vampiros. Las características microclimáticas de los refugios en la región y las distancias cortas entre refugios tienen efectos importantes sobre la supervivencia y la migración del vampiro común. Aunque no se detectaron efectos de la disponibilidad de presas (densidad del ganado y manejo del ganado) se recomienda emplear la densidad de ganado a una escala mayor (p. ej. 1-3 km a la redonda) en lugar de emplear la densidad cercana a los refugios.

La baja supervivencia del vampiro común sugiere que las zonas ganaderas representan un ambiente complicado para las poblaciones de esta especie. A pesar de que las zonas ganaderas proporcionan un recurso abundante, los retos como el desplazamiento a las zonas de forrajeo y el movimiento del ganado hacia zonas abiertas (lo que afecta la probabilidad de detección de las presas), pueden dificultar el éxito de forrajeo. Además, otros factores como la poca tolerancia a temperaturas muy calientes o muy frías en los refugios, la baja tolerancia a la inanición, los extensos periodos de gestación y cuidado parental pueden impactar en la supervivencia del vampiro común. Estos últimos factores deben ser evaluados para comprender de manera integral como se ve afectada la dinámica poblacional del vampiro común en zonas ganaderas.

10. Referencias

- Aguilar-Sétien, A., Brochier, B., Tordo, N., De Paz, O., Desmettre, P., Péharpré, D., & Pastoret, P. P. (1998). Experimental rabies infection and oral vaccination in vampire bats (*Desmodus rotundus*). *Vaccine*, *16*(11), 1122–1126. [https://doi.org/10.1016/S0264-410X\(98\)80108-4](https://doi.org/10.1016/S0264-410X(98)80108-4)
- Aguilar-Setién, A., Campos, Y. L., Cruz, E. T., Kretschmer, R., Brochier, B., & Pastoret, P.-P. (2002). Vaccination of vampire bats using recombinant vaccinia-rabies virus. *Journal of Wildlife Diseases*, *38*(3), 539–544. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-38.3.539>
- Alcock, J. (2013). *Animal Behavior: An evolutionary approach* (10a ed.). Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Altringham, J. D. (2011). *Bats: From evolution to conservation* (2nd Ed.).
- Anderson, A., Shwiff, S., Gebhardt, K., Ramírez, A. J., Shwiff, S., Kohler, D., & Lecuona, L. (2014). Economic evaluation of vampire bat (*Desmodus rotundus*) rabies prevention in Mexico. *Transboundary and Emerging Diseases*, *61*(2), 140–146. <https://doi.org/10.1111/tbed.12007>
- Arlettaz, R., Christe, P., & Schaub, M. (2017). Food availability as a major driver in the evolution of life-history strategies of sibling species. *Ecology and Evolution*, *7*(12), 4163–4172. <https://doi.org/10.1002/ece3.2909>
- Armstrong, D. P., Davidson, R. S., Perrott, J. K., Roygard, J., & Buchanan, L. (2005). Density-dependent population growth in a reintroduced population of North Island saddlebacks. *Journal of Animal Ecology*, *74*(1), 160–170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00908.x>
- Ávila-Flores, R., Bolaina-Badal, A. L., Gallegos-Ruiz, A., & Sánchez-Gómez, W. S. (2019). Use of linear features by the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in a tropical cattle-ranching landscape. *Therya*, *10*(3), 229–234. <https://doi.org/10.12933/therya-19-890>
- Ávila-Flores, R., & Medellín, R. A. (2004). Ecological, Taxonomic, and Physiological Correlates of Cave Use By Mexican Bats. *Journal of Mammalogy*, *85*(4), 675–687. <https://doi.org/10.1644/bos-127>

- Bakker, K. M., Rocke, T. E., Osorio, J. E., Abbott, R. C., Tello, C., Carrera, J. E., Valderrama, W., Shiva, C., Falcon, N., & Streicker, D. G. (2019). Fluorescent biomarkers demonstrate prospects for spreadable vaccines to control disease transmission in wild bats. *Nature Ecology and Evolution*, 3(12), 1697–1704. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1032-x>
- Benavides, J. A., Valderrama, W., Recuenco, S., Uieda, W., Suzán, G., Avila-Flores, R., Velasco-Villa, A., Almeida, M., de Andrade, F. A. G., Molina-Flores, B., Vigilato, M. A. N., Pompei, J. C. A., Tizzani, P., Carrera, J. E., Ibanez, D., & Streicker, D. G. (2020). Defining New Pathways to Manage the Ongoing Emergence of Bat Rabies in Latin America. *Viruses*, 12(9), 1–13. <https://doi.org/10.3390/v12091002>
- Bielby, J., Donnelly, C. A., Pope, L. C., Burke, T., & Woodroffe, R. (2014). Badger responses to small-scale culling may compromise targeted control of bovine tuberculosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(25), 9193–9198. <https://doi.org/10.1073/pnas.1401503111>
- Blackwood, J. C., Streicker, D. G., Altizer, S., & Rohani, P. (2013). Resolving the roles of immunity, pathogenesis, and immigration for rabies persistence in vampire bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(51), 20837–20842. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308817110>
- Bobrowiec, P. E. D., Lemes, M. R., & Gribel, R. (2015). Prey preference of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*, Chiroptera) using molecular analysis. *Journal of Mammalogy*, 96(1), 54–63. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyu002>
- Boudjemadi, K., Lecomte, J., & Clobert, J. (1999). Influence of connectivity on demography and dispersal in two contrasting habitats: An experimental approach. *Journal of Animal Ecology*, 68(6), 1207–1224. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00363.x>
- Brunet-Rossinni, A. K., & Wilkinson, G. S. (2009). Methods for age estimation and the study of senescence in bats. En T. H. Kunz & S. Parsons (Eds.), *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (p. 901). The Johns Hopkins University Press.

- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference* (Second ed.). Springer-Verlag.
- Carter, G. G., & Wilkinson, G. S. (2013). Food sharing in vampire bats: Reciprocal help predicts donations more than relatedness or harassment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1753), 1–6. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2573>
- Chamberlain, D. E., Fuller, R. J., Bunce, R. G. H., Duckworth, J. C., & Shrubbs, M. (2000). Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. *Journal of Applied Ecology*, 37(5), 771–788. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00548.x>
- Chase, J. M., Blowes, S. A., Knight, T. M., Gerstner, K., & May, F. (2020). Ecosystem decay exacerbates biodiversity loss with habitat loss. *Nature*, 584(7820), 238–243. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-2531-2>
- Chauvenet, A. L. M., Hutson, A. M., Smith, G. C., & Aegerter, J. N. (2014). Demographic variation in the U.K. serotine bat: Filling gaps in knowledge for management. *Ecology and Evolution*, 4(19), 3820–3829. <https://doi.org/10.1002/ece3.1174>
- Che'Amat, A., Armenteros, J. A., González-Barrio, D., Lima, J. F., Díez-Delgado, I., Barasona, J. A., Romero, B., Lyashchenko, K. P., Ortiz, J. A., & Gortázar, C. (2016). Is targeted removal a suitable means for tuberculosis control in wild boar? *Preventive Veterinary Medicine*, 135, 132–135. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2016.11.002>
- Cooch, E., & White, G. (Eds.). (2019). *Program MARK: A Gentle Introduction* (19th ed.). <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- Crespo, R. F., Linhart, S. B., Burns, R. J., & Mitchell, G. C. (1972). Foraging Behavior of the Common Vampire Bat Related to Moonlight. *Journal of Mammalogy*, 53(2), 366–368. <https://doi.org/10.2307/1379175>
- Delpietro, H. A. (1989). Case reports on defensive behaviour in equine and bovine subjects in response to vocalization of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). *Applied Animal Behaviour Science*, 22(3–4), 377–380. [https://doi.org/10.1016/0168-1591\(89\)90032-4](https://doi.org/10.1016/0168-1591(89)90032-4)

- Delpietro, H. A., Marchevsky, N., & Simonetti, E. (1992). Relative population densities and predation of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in natural and cattle-raising areas in north-east Argentina. *Preventive Veterinary Medicine*, 14(1), 13–20. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0167-5877\(92\)90080-Y](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0167-5877(92)90080-Y)
- Delpietro, H. A., Russo, R. G., Carter, G. G., Lord, R. D., & Delpietro, G. L. (2017). Reproductive seasonality, sex ratio and philopatry in Argentina's common vampire bats. *Royal Society Open Science*, 4(4), 1–14.
- Donnelly, C. A., Woodroffe, R., Cox, D. R., Bourne, F. J., Cheeseman, C. L., Clifton-Hadley, R. S., Wei, G., Gettinby, G., Gilks, P., Jenkins, H., Johnston, W. T., Le Fevre, A. M., McInerney, J. P., & Morrison, W. I. (2006). Positive and negative effects of widespread badger culling on tuberculosis in cattle. *Nature*, 439(7078), 843–846. <https://doi.org/10.1038/nature04454>
- Finch, D., Schofield, H., & Mathews, F. (2020). Habitat Associations of Bats in an Agricultural Landscape: Linear Features Versus Open Habitats. En *Animals* (Vol. 10, Número 10, p. 1856). <https://doi.org/10.3390/ani10101856>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Frick, W. F., Reynolds, D. S., & Kunz, T. H. (2010). Influence of climate and reproductive timing on demography of little brown myotis *Myotis lucifugus*. *Journal of Animal Ecology*, 79(1), 128–136. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01615.x>
- Gonçalves, F., Fischer, E., & Dirzo, R. (2017). Forest conversion to cattle ranching differentially affects taxonomic and functional groups of Neotropical bats. *Biological Conservation*, 210, 343–348. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.021>
- Greenhall, A. M., Joermann, G., Schmidt, U., & Seidel, M. R. (1983). *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*, 202(202), 1–6.

- Greenhall, A. M., Schmidt, U., & Lopez-Forment, W. (1971). Attacking Behavior of the Vampire Bat, *Desmodus rotundus*, Under Field Conditions in Mexico. *Biotropica*, 3(2), 136. <https://doi.org/10.2307/2989817>
- Hernández-Pérez, E. L., Castillo-Vela, G., García-Marmolejo, G., Sanvicente López, M., & Reyna-Hurtado, R. (2019). Wild pig (*Sus scrofa*) as prey of the Common Vampire Bat (*Desmodus rotundus*). *Therya*, 10(2), 195–199.
- Heydon, M. J., & Reynolds, J. C. (2000). Demography of rural foxes (*Vulpes vulpes*) in relation to cull intensity in three contrasting regions of Britain. *Journal of Zoology*, 251(2), 265–276. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2000.tb00609.x>
- Hoyle, S. D., Pople, A. R., & Toop, G. J. (2001). Mark-recapture may reveal more about ecology than about population trends: Demography of a threatened ghost bat (*Macroderma gigas*) population. *Austral Ecology*, 26(1), 80–92. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2001.01092.x>
- INEGI. (2010). *Compendio de información geográfica municipal, Tacotalpa, Tabasco, 2010*. INEGI.
- Jenkins, H. E., Woodroffe, R., & Donnelly, C. A. (2008). The effects of annual widespread badger culls on cattle tuberculosis following the cessation of culling. *International Journal of Infectious Diseases*, 12(5), 457–465. <https://doi.org/10.1016/j.ijid.2008.04.001>
- Jenkins, H. E., Woodroffe, R., Donnelly, C. A., Cox, D. R., Johnston, W. T., Bourne, F. J., Cheeseman, C. L., Clifton-Hadley, R. S., Gettinby, G., Gilks, P., Hewinson, R. G., Mcinerney, J. P., & Morrison, W. I. (2007). Effects of culling on spatial associations of *Mycobacterium bovis* infections in badgers and cattle. *Journal of Applied Ecology*, 44(5), 897–908. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01372.x>
- Johnson, N., Aréchiga-Ceballos, N., & Aguilar-Setien, A. (2014). Vampire Bat Rabies: Ecology, Epidemiology and Control. *Viruses*, 6(5), 1911–1928. <https://doi.org/10.3390/v6051911>
- Joly, D. O., Samuel, M. D., Langenberg, J. A., Blanchong, J. A., Batha, C. A., Rolley, R. E., Keane, D. P., & Ribic, C. A. (2013). Spatial Epidemiology of Chronic

- Wasting Disease in Wisconsin White-Tailed Deer. *Journal of Wildlife Diseases*, 42(3), 578–588. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-42.3.578>
- Kendall, W. (2019). The robust design. En E. Cooch & G. White (Eds.), *Program Mark: A Gentle Introduction* (19th ed., p. 1201).
- Kendall, W. L., Nichols, J. D., & Hines, J. E. (1997). Estimating temporary emigration using capture-recapture data with Pollock's robust design. *Ecology*, 78(2), 563–578. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0563:ETEUCR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0563:ETEUCR]2.0.CO;2)
- Kunz, T. H. (1982). Roosting Ecology of Bats. En T. H. Kunz (Ed.), *Ecology of Bats* (pp. 1–55). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-3421-7_1
- Laake, J. L. (2013). *RMark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK*.
- Lachish, S., Jones, M., & McCallum, H. (2007). The impact of disease on the survival and population growth rate of the Tasmanian devil. *Journal of Animal Ecology*, 76(5), 926–936. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01272.x>
- Lazenby, B. T., Mooney, N. J., & Dickman, C. R. (2014). Effects of low-level culling of feral cats in open populations: A case study from the forests of southern Tasmania. *Wildlife Research*, 41(5), 407–420. <https://doi.org/10.1071/WR14030>
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J., & Anderson, D. R. (1992). Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs*, 62(1), 67–118. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/2937171>
- Lewis, S. E. (1995). Roost fidelity of bats: A review. *Journal of Mammalogy*, 76(2), 481–496. <https://doi.org/10.2307/1382357>
- Linhart, S. B., Flores Crespo, R., & Mitchell, G. C. (1972). *Control of vampire bats by topical application of an anticoagulant, chlorophacinone*. 6(2), 31–38.
- López-Roig, M., & Serra-Cobo, J. (2014). Impact of human disturbance, density, and environmental conditions on the survival probabilities of pipistrelle bat (*Pipistrellus pipistrellus*). *Population Ecology*, 56(3), 471–480. <https://doi.org/10.1007/s10144-014-0437-2>
- López-Velázquez, A. (2018). *Selección de refugio por el murciélago vampiro común*

- Desmodus rotundus en un paisaje agropecuario de Tacotalpa, Tabasco.* Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Lord, R. D. (1988). Control of vampire bats. En A. M. Greenhall & U. Schmidt (Eds.), *Natural history of vampire bats* (pp. 215–226). CRC Press, Inc.
- Marques, J. T., Ramos Pereira, M. J., Marques, T. A., Santos, C. D., Santana, J., Beja, P., & Palmeirim, J. M. (2013). Optimizing Sampling Design to Deal with Mist-Net Avoidance in Amazonian Birds and Bats. *PLoS ONE*, 8(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074505>
- McNab, B. K. (1973). Energetics and the Distribution of Vampires. *Journal of Mammalogy*, 54(1), 131–144. <https://doi.org/10.2307/1378876>
- Medellín, R. A., Arita, H. T., & Sánchez, Ó. H. (2008). *Identificación de los Murciélagos de México* (Segunda). Instituto de Ecología, UNAM.
- Mendoza-Sáenz, V. H., Navarrete-Gutiérrez, D. A., Jiménez-Ferrer, G., Kraker-Castañeda, C., & Saldaña-Vázquez, R. A. (2021). Abundance of the common vampire bat and feeding prevalence on cattle along a gradient of landscape disturbance in southeastern Mexico. *Mammal Research*, 66, 481–495. <https://doi.org/10.1007/s13364-021-00572-9>
- Mialhe, P. (2014). Preferential prey selection by *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810, Chiroptera, Phyllostomidae) feeding on domestic herbivores in the municipality of São Pedro - SP. *Brazilian Journal of Biology*, 74(3), 579–584. <https://doi.org/10.1590/bjb.2014.0086>
- Monadjem, A., McCleery, R. A., & Collier, B. (2015). Patterns of survival and roost switching in an African insectivorous bat. *Journal of Zoology*, 296(1), 15–22. <https://doi.org/10.1111/jzo.12210>
- Moya, M. I., Pacheco, L. F., & Aguirre, L. F. (2015). Relación de los ataques de *Desmodus rotundus* con el manejo del ganado caprino y algunas características del hábitat en la prepuna de Bolivia. *Mastozoología Neotropical*, 22(1), 73–84.
- SAGARPA, Diario Oficial de la Federación (2011).
- O'Shea, T. J., Ellison, L. E., & Stanley, T. R. (2004). Survival estimation in bats: historical overview, critical appraisal, and suggestions for new approaches. En

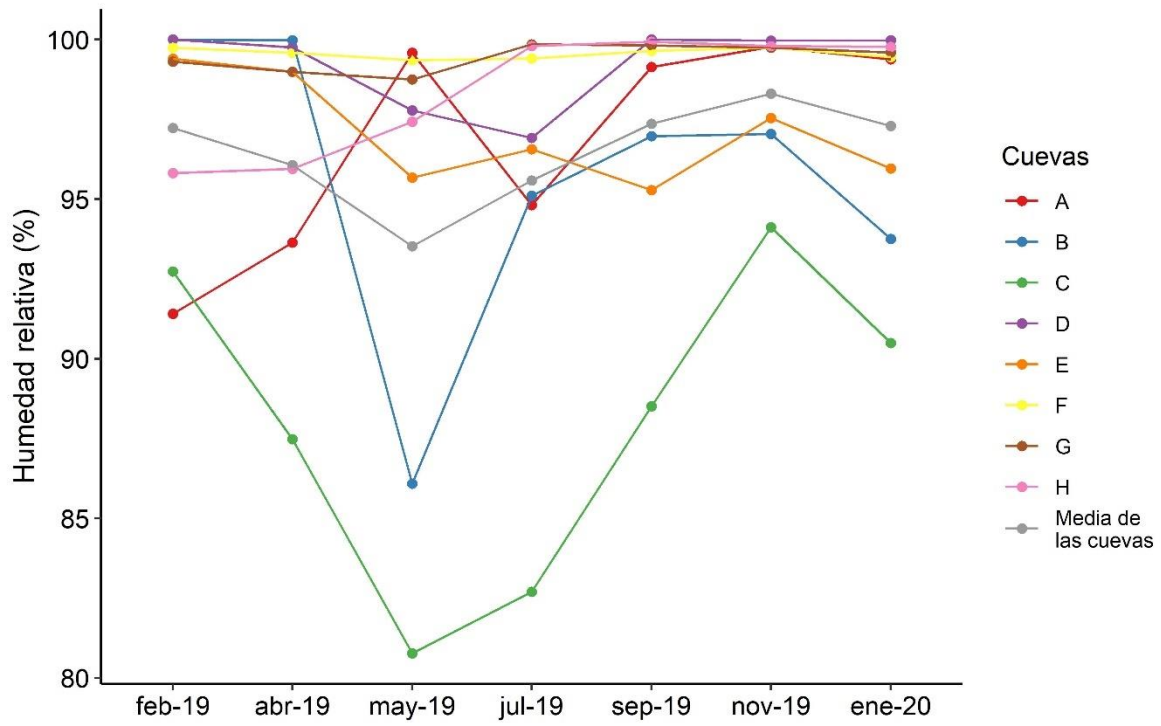
- W. L. Thompson (Ed.), *Sampling Rare or Elusive Species* (pp. 297–336). Island Press.
- R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing.
- Racey, P. A., & Entwistle, A. C. (2000). Life-history and Reproductive Strategies of Bats. En E. G. Crichton & P. H. B. T. Krutzsch (Eds.), *Reproductive Biology of Bats* (pp. 363–414). Academic Press.
[https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-012195670-7/50010-2](https://doi.org/10.1016/B978-012195670-7/50010-2)
- Rocha, F., & Dias, R. A. (2020). The common vampire bat *Desmodus rotundus* (Chiroptera: Phyllostomidae) and the transmission of the rabies virus to livestock: A contact network approach and recommendations for surveillance and control. *Preventive Veterinary Medicine*, 174, 104809.
[https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2019.104809](https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2019.104809)
- Rushton, S. P., Shirley, M. D. F., MacDonald, D. W., & Reynolds, J. C. (2006). Effects of Culling Fox Populations at the Landscape Scale: A Spatially Explicit Population Modeling Approach. *Journal of Wildlife Management*, 70(4), 1102–1110. [https://doi.org/10.2193/0022-541x\(2006\)70\[1102:eocfpa\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2193/0022-541x(2006)70[1102:eocfpa]2.0.co;2)
- Sánchez-Cordero, V., Botello, F., Magaña-Cota, G., & Iglesias, J. (2011). Vampire bats, *Desmodus rotundus*, feeding on white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*. *Mammalia*, 75(1), 91–92.
[https://doi.org/https://doi.org/10.1515/mamm.2010.065](https://doi.org/10.1515/mamm.2010.065)
- Sánchez-Gómez, W. S. (2016). *Efecto de la ubicación y edad del ganado bovino sobre la incidencia de ataques por Desmodus rotundus en Tacotalpa, Tabasco*. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco.
- Santos-Moreno, A., & Hernández-Aguilar, I. (2021). Estimation of bat colony size even with low recapture rates: An example based on the cormack-jolly-seber model in Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 69(1), 231–244.
<https://doi.org/10.15517/RBT.V69I1.38777>
- SENASICA. (2020). *Indicadores de la Campaña Nacional para la prevención y control de la rabia en bovinos y especies ganaderas 2019*. <https://www.gob.mx/senasica/documentos/indicadores-de-la-campana->

nacional-para-la-prevencion-y-control-de-la-rabia-en-bovinos-y-especies-ganaderas-2019

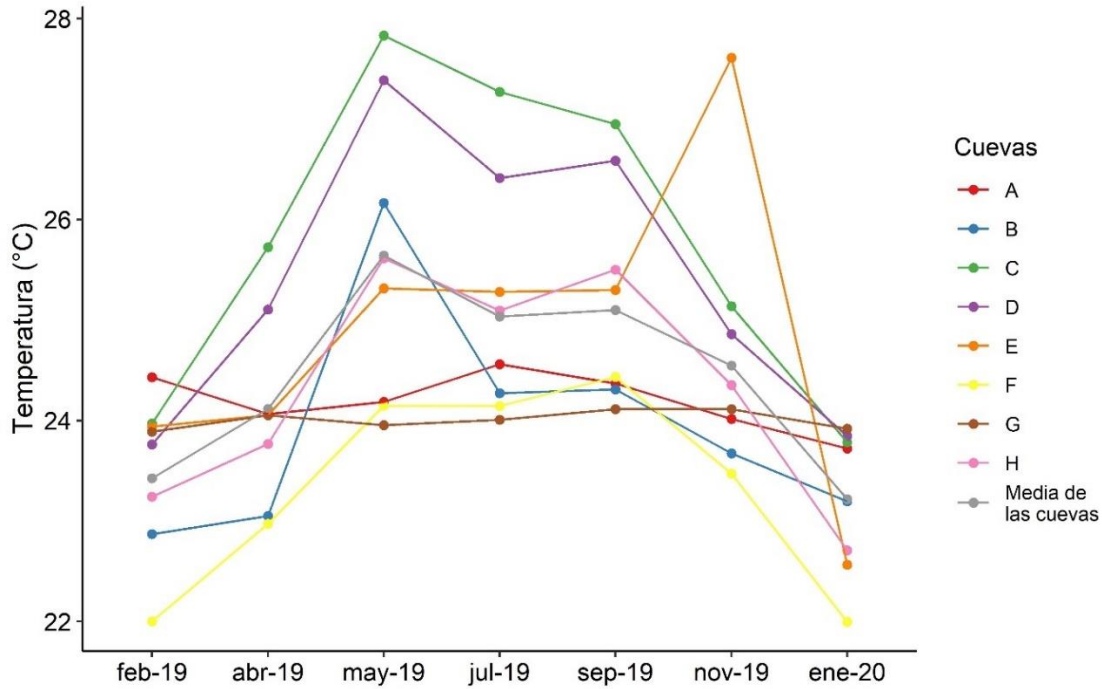
- Sinclair, A., Fryxell, J. M., & Caughley, G. (2006). *Wildlife Ecology, Conservation, and Management*.
- Streicker, D. G., Recuenco, S., Valderrama, W., Gomez Benavides, J., Vargas, I., Pacheco, V., Condori Condori, R. E., Montgomery, J., Rupprecht, C. E., Rohani, P., & Altizer, S. (2012). Ecological and anthropogenic drivers of rabies exposure in vampire bats: implications for transmission and control. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1742), 3384–3392.
- Thomas, D. W., & Speakman, J. R. (2005). Physiological ecology. En A. Zubaid, G. F. McCracken, & T. H. Kunz (Eds.), *Functional and Evolutionary Ecology of Bats*. Oxford University Press.
- Thompson, R. D., Mitchell, G. C., & Burns, R. J. (1972). Vampire bat control by systemic treatment of livestock with an anticoagulant. *Science*, 177(4051), 806–808. <https://doi.org/10.1126/science.177.4051.806>
- Torres-Mejía, X. A. (2021). *Análisis poblacional del Desmodus rotundus y sus implicaciones en el control de la rabia*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Trajano, E. (1996). Movements of Cave Bats in Southeastern Brazil, with Emphasis on the Population Ecology of the Common Vampire Bat, *Desmodus rotundus* (Chiroptera). *Biotropica*, 28(1), 121–129. <https://doi.org/10.2307/2388777>
- Turner, D. C. (1975). *The vampire bat: A field study in behavior and ecology*. The Johns Hopkins University Press.
- White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program mark: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46, S120–S139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- Wilkinson, G. S. (1985). The social organization of the common vampire bat - I. Pattern and cause of association. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 17(2), 111–121. <https://doi.org/10.1007/BF00299243>
- Wilkinson, G. S. (1986). Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal Behavior*, 34, 1880–1889.

- Wimsatt, W. A. (1962). Responses of Captive Common Vampires to Cold and Warm Environments. *Journal of Mammalogy*, 43(2), 185–191. <https://doi.org/10.2307/1377089>
- Winder, V. L., Mcnew, L. B., Pitman, J. C., & Sandercock, B. K. (2018). Effects of rangeland management on survival of female greater prairie-chickens. *Journal of Wildlife Management*, 82(1), 113–122. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21331>
- World Health Organization. (2013). *WHO Expert Consultation on Rabies: second report*. World Health Organization.
- Zarza, H., Martínez-Meyer, E., Suzán, G., & Ceballos, G. (2017). Geographic distribution of *Desmodus rotundus* in Mexico under current and future climate change scenarios: Implications for bovine paralytic rabies infection. *Veterinaria México OA*, 4(3). <https://doi.org/10.21753/vmoa.4.3.390>
- Zúñiga-Vega, J. J., Hernández-Rosas, A. L., Molina-Moctezuma, A., Pérez-Mendoza, H. A., Rodríguez-Reyes, F. R., Bravo-Espinosa, Y. M., & Espinosa-Pérez, H. (2012). Population Abundance and Sex Ratio of the Viviparous Freshwater Fish *Poeciliopsis baenschii* (Poeciliidae) Throughout its Range in Western Mexico. *Western North American Naturalist*, 72(3), 357–368. <https://doi.org/10.3398/064.072.0310>

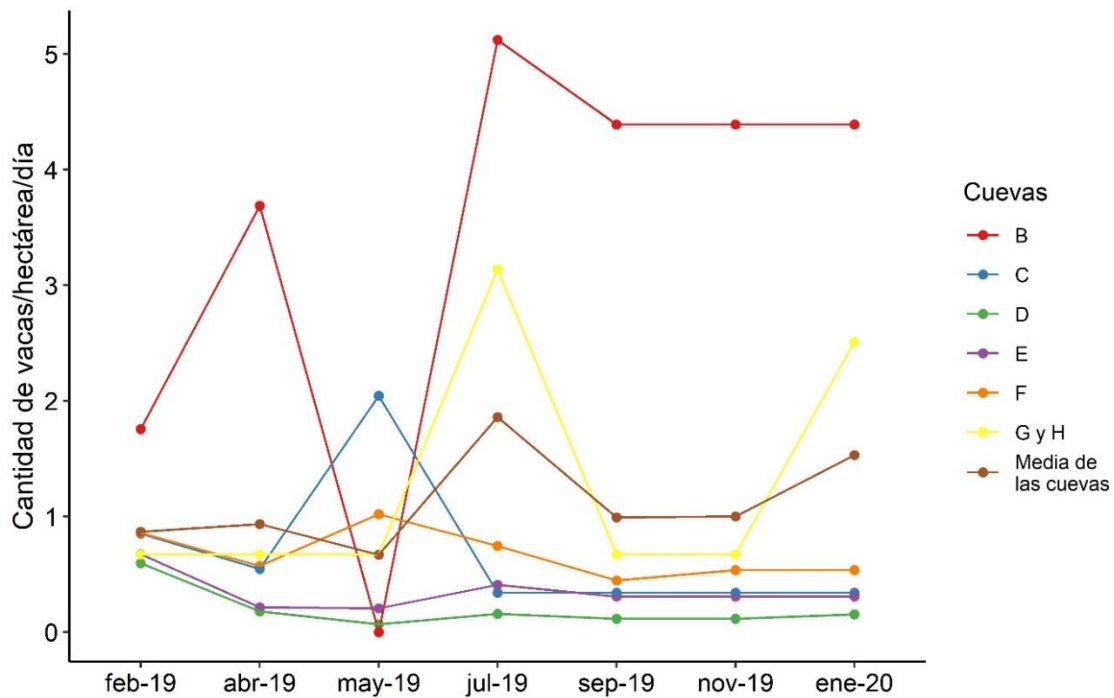
11. Anexos



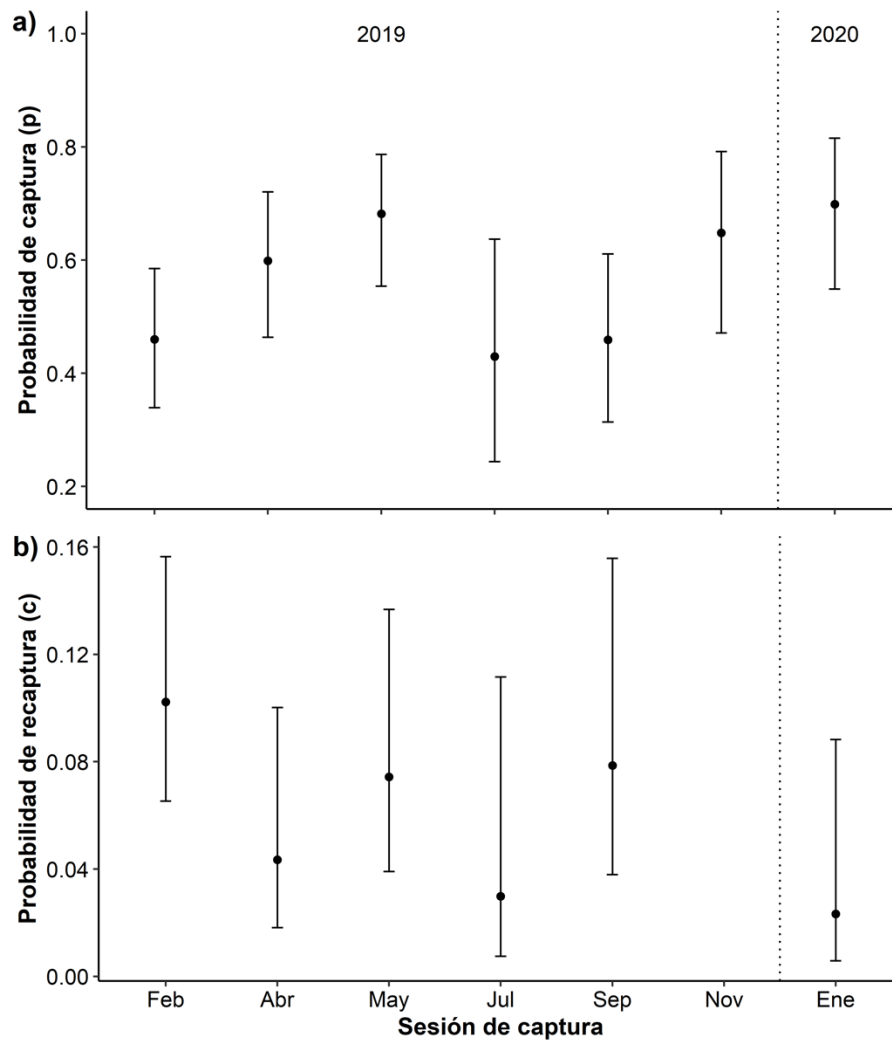
Anexo 1. Valores promedio de humedad relativa de la cuevas monitoreadas durante el año de muestreo.



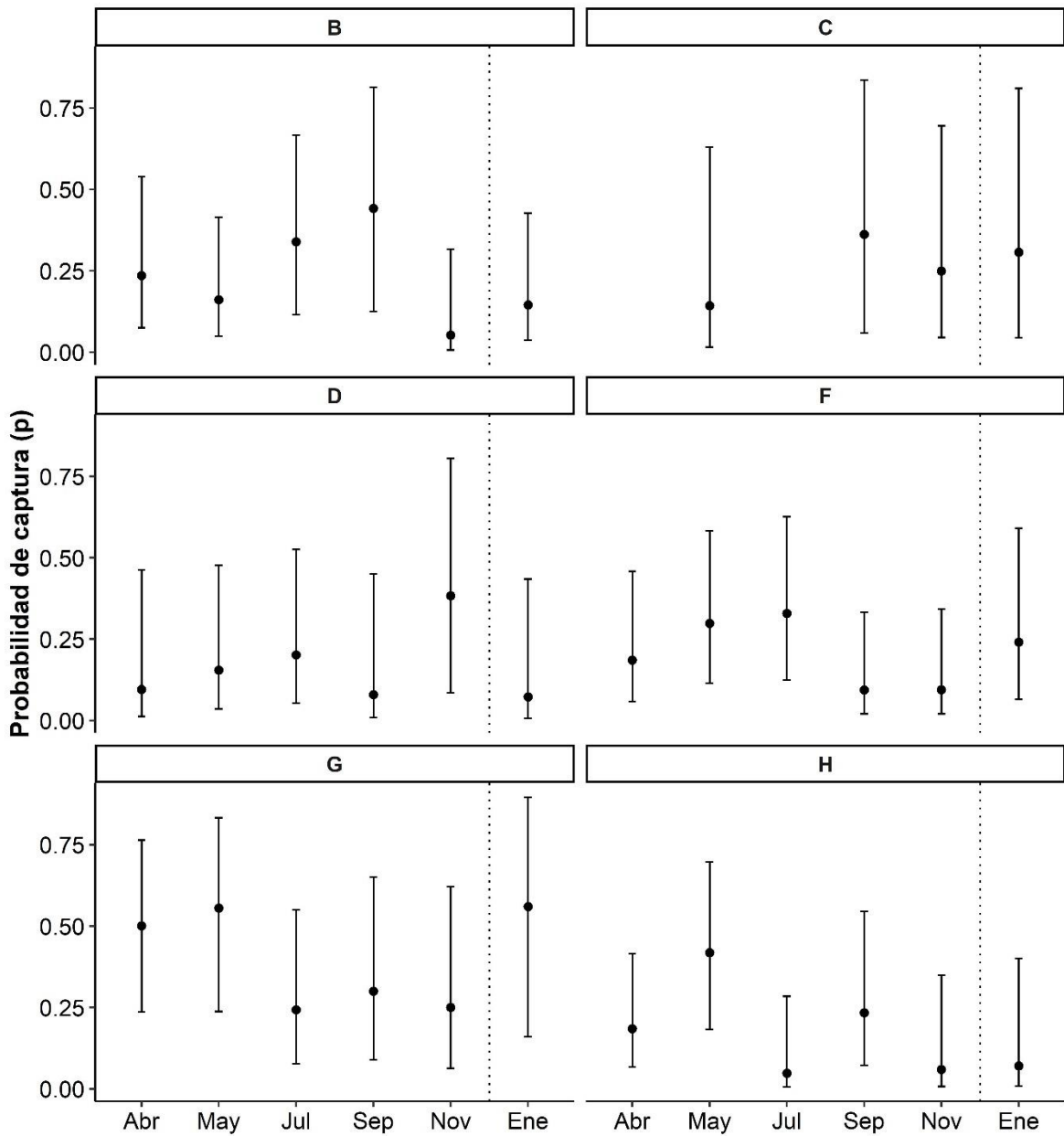
Anexo 2. Temperatura promedio de las cuevas evaluadas en la región durante el año de muestreo.



Anexo 3. Densidad de ganado considerando la rotación del ganado entre potreros. No se reportaron las estimaciones de la cueva A debido al bajo número de capturas de vampiro en esa cueva.



Anexo 4. Promedios ponderados de las probabilidades de captura y recaptura del vampiro común en un zona ganadera. La probabilidad de recaptura de la del mes de noviembre no fue incluida debido que no se estimó adecuadamente. Las barras representan el intervalo de confianza al 95%. La línea punteada separa las sesiones de captura del 2019 y 2020.



Anexo 5. Probabilidades de recaptura de *D. rotundus* a escala local. Las barras de error representan los intervalos de confianza al 95%. La línea punteada separa los muestreos del 2019 (izquierda) y 2020 (derecha). Los valores de las cuevas A, C (Abril, Julio) y E no fueron estimados adecuadamente.