



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DOCTORADO EN CIENCIAS DE LA PRODUCCIÓN Y DE LA SALUD ANIMAL
FACULTAD DE MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

ANÁLISIS POBLACIONAL DEL *Desmodus rotundus* Y SUS IMPLICACIONES EN EL CONTROL
DE LA RABIA

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS DE LA PRODUCCION Y DE LA SALUD ANIMAL

PRESENTA:

XIMENA ALACIEL TORRES MEJÍA

TUTOR:

JUAN JOSÉ PÉREZ RIVERO CRUZ Y CELIS
FMZ-UNAM

COMITE TUTOR:

ÁLVARO AGUILAR SETIÉN
CENTRO MÉDICO, IMSS
JOSÉ JUAN MARTÍNEZ MAYA
FMZ-UNAM

CIUDAD DE MÉXICO, SEPTIEMBRE 2021.



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 la persona que me cambio la vida por completo, que me llena de alegría y elogios, a la persona más maravillosa que he conocido jamás. Querida Victoria Abril, espero seguir correspondiendo a todo lo bonito que has traído a mi vida.

A mis padres Martha y Enrique, gracias por todo su apoyo y cuidado desde que nací.

A mis hermanos Romina y Pepe, que siempre están pendiente de nosotras. Así como a mi sobrino Darío, que se esfuerza para llegar lejos en la vida.

A mi querido esposo Tobias, que con mucho cariño me ha apoyado. Este parte de los frutos que cosecharemos juntos.

A todos mis amigos, especialmente a Camila y Primo.

A mi compañera inolvidable, Muriel. Algún día nos volveremos a encontrar.

AGRADECIMIENTOS

A mi comité tutorial Juan José, José Juan y Álvaro, muchas gracias por toda su atención, enseñanza y paciencia.

A los colaboradores de esta investigación Luis Olvera, Álvaro Barragán y estoy eternamente agradecida por su apoyo.

A Haven López por su apoyo y guía en la comprensión matemática.

A la Universidad de Zúrich que me recibió en una estancia, especialmente al Dr. Benedikt Schmidt por su visión y apoyo en el desarrollo de esta tesis.

A esta Universidad, especialmente al posgrado en Ciencias de la Salud y al CONACYT por otorgarme la beca que me permitió realizar mis estudios.

RESUMEN

Desmodus rotundus es transmisor de enfermedades al ganado y a humanos como la rabia. Mediante modelos de captura-recaptura y una matriz de proyección a 10 años de dos colonias (EF=sin control, ER=control letal) se analizó la dinámica poblacional del *D. rotundus* y las implicaciones para su control. Así mismo, mediante un modelo de dispersión del *D. rotundus* basado en refugios conocidos y variables medioambientales (2014 al 2016), se describió la interacción entre la población humana y del murciélago hematófago en conjunto con la ubicación y caracterización de refugios (por tipo, condición, distancia y alcance de las colonias con población humana). El estudio desarrolló en San Luis Potosí, donde se identificaron 180 refugios, el 80% artificiales y el 57% habitados. A partir de un buffer de 5 km desde cada refugio, se encontraron 976 comunidades rurales y 15 ciudades. La distancia media de los refugios al primer asentamiento humano fue de 518.65 ± 11.33 m. El riesgo potencial de transmisión de enfermedades es alto dada la interacción constante entre humanos-ganado-vampiros, dada la cercanía con las colonias (<1km) y el aumento continuo en la distribución de refugios. A partir de los modelos de captura y recaptura en el refugio EF se concluyó que i) el movimiento entre refugios es alto y afecta la probabilidad de recaptura, ii) el crecimiento poblacional es lento y constante ($\lambda = 1.11$) con sensibilidad y elasticidad mayor en adultos; iii) la supervivencia de juveniles impacta en el crecimiento de la población. En el refugio ER, iv) los adultos parecen más afectados que los juveniles por el tratamiento, v) es constante la llegada de reclutas al refugio en cada sesión de captura. La vacunación contra la rabia podría ser una medida con mayor alcance que el control poblacional regular vampiros, cuando lo que se desea es prevenir la transmisión de rabia. La reducción poblacional promueve el movimiento, desorganiza la estructura social, la logística y costo son elevados, además tiene impacto ecológico potencial. Ante la necesidad de reducir la población, es posible que sea menos frecuente el despliegue y tener buenos resultados a nivel local, especialmente para reducir el contacto con humanos y pérdidas económicas en la ganadería. Es necesario continuar estudiando la asociación entre la urbanización y el surgimiento de zoonosis, a través del entendimiento de la ecología y las interacciones entre animales silvestres-ganado-humanos, para fortalecer la vigilancia y control a zonas vulnerables.

PALABRAS CLAVE

Murciélago vampiro, rabia, dinámica poblacional, coexistencia, captura-recaptura, SIG.

ABSTRACT

Desmodus rotundus (*D. rotundus*) is a vector-borne of diseases to livestock and humans such as rabies. Using capture-recapture (CR) models and a 10-year projection matrix of two colonies (EF=no control, ER= letal control), the population dynamics of *D. rotundus* and the implications for its control were analyzed. Likewise, by a dispersal model of *D. rotundus* based on known roosts and environmental variables (2014 to 2016), the interaction between the human population and the vampire bat was described together with the location and characterization of roosts (by type, condition, distance and scope of colonies with human population). The study was developed in San Luis Potosí, where 180 roosts were identified, 80% are artificial and 57% are abandoned. A buffer of 5 km was done from each roost, 976 rural communities and 15 cities were found within the buffer. The mean distance from the roosts to the closest human settlement was 518.65 ± 11.33 m. The potential risk of disease transmission is high given the constant interaction between humans-cattle-vampires, given the proximity to the colonies (<1km) and the distribution increase of roosts. From the CR models in EF roost was concluded that i) the movement between roosts is high and affects the probability of recapture, ii) population growth is slow and constant ($\lambda = 1.11$) with greater sensitivity and elasticity in adults; iii) juvenile survival impacts population growth. In the ER roost, iv) the adults seem more affected than the juveniles by the treatment, v) the arrival of recruits to the roost is constant in each capture session. When the aim is to prevent rabies transmission in cattle the vaccination could has a better result than the regular vampire population control. Culling promotes movement, disorganizes the social structure, logistics and costs are high, and it also has a potential ecological impact. Given the need to reduce the population due the bite-risk, it is possible that the deployment should be less frequent and have good results at the local level, especially in reducing contact with humans and economic losses in livestock. It is necessary to continue studying the association between urbanization and the emergence of zoonoses, through understanding the ecology and interactions between wild animals-livestock-humans, to strengthen surveillance and control of vulnerable areas.

KEY WORDS

Vampire bat, rabies, population dynamic, coexistence, capture-recapture, SIG

CONTENIDO

1.	INTRODUCCIÓN	1
1.1	OBJETIVOS GENERALES Y ESPECÍFICOS	3
1.2	ALCANCE Y LÍMITES	4
2.	MARCO TEÓRICO	6
2.1	MURCIÉLAGOS.....	6
2.2	DESMODUS ROTUNDUS.....	8
2.3	PROBLEMÁTICA DEL <i>D. ROTUNDUS</i>	10
2.4	ANÁLISIS POBLACIONAL	16
2.4.1	Modelo Cormak-Jolly-Seber (CJS)	17
2.4.2	Modelo multiestado (MM).....	19
2.4.3	Modelo Jolly- Seber	21
2.4.4	Crecimiento poblacional denso-independiente.....	23
2.4.4.1	Tasa de crecimiento finito λ	25
2.4.4.2	Sensibilidad y elasticidad.....	25
2.5	EPIDEMIOLOGÍA ESPACIAL Y SIG.....	26
3.	MATERIAL Y MÉTODOS	28
3.1	SITIOS DE ESTUDIO Y MUESTREO CAPTURA -RECAPTURA (CR)	28
i.	Dinámica poblacional dos refugios habitados por <i>D. rotundus</i>	28
ii.	Ubicación espacio- temporal de refugios.....	29
3.2	MODELOS CAPTURA-RECAPTURA (CR) DEL REFUGIO ER Y COMPARACIÓN DE LOS REFUGIOS DE <i>D. ROTUNDUS</i>	29
3.3	DEMOGRAFÍA DEL REFUGIO ER	30
3.4	CARACTERIZACIÓN DE REFUGIOS: IDONEIDAD DEL HÁBITAT PARA LA PRESENCIA DE <i>D. ROTUNDUS</i> . 30	
i.	Modelo de predicción de dispersión de <i>D. rotundus</i> en el estado de SLP.....	30
ii.	Análisis del contacto potencial o coexistencia entre <i>D. rotundus</i> y asentamientos o localidades humanas.....	33
4.	RESULTADOS	34
4.1	SITIOS DE ESTUDIO Y MUESTREO CAPTURA-RECAPTURA	34
i.	Dinámica poblacional dos refugios habitados por <i>D. rotundus</i>	34
ii.	Ubicación espacio- temporal de refugios	36
4.1	MODELOS CR Y COMPARACIÓN DE LOS REFUGIOS DE <i>D. ROTUNDUS</i>	36
4.1.1	MODELO CJS DEL REFUGIO ER	39
4.1.2	MODELO MULTIESTADO DEL REFUGIO ER	39
4.1.3	MODELO JS DEL REFUGIO ER	41
4.2	DEMOGRAFÍA DEL REFUGIO ER	41
4.3	CARACTERIZACIÓN DE REFUGIOS DE <i>D. ROTUNDUS</i>	46
4.3.1	Modelo de predicción de dispersión de <i>D. rotundus</i> en el estado de SLP.....	46
4.3.2	Análisis del contacto potencial o coexistencia entre <i>D. rotundus</i> y asentamientos o localidades humanas.....	49

5.	DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN	51
6.	IMPLICACIONES PARA EL CONTROL DE LA RABIA.....	57
7.	REFERENCIAS	60
8.	ANEXOS	79
	ANEXO 1. ARTÍCULO ACEPTADO PARA PUBLICACIÓN.	79
	ANEXO 2. REGISTROS DE MUESTREO CAPTURA-RECAPTURA.	101
	ANEXO 3. MATRIZ DE PROYECCIÓN.....	105

LISTA DE CUADROS

CUADRO 1. Variables ambientales consideradas para el modelo de dispersión en el estado de San Luis Potosí.....	32
CUADRO 2. Características medioambientales de los refugios.....	34
CUADRO 3. Estadística del modelo lineal de capturas.....	38
CUADRO 4. Crecimiento poblacional del <i>D. rotundus</i> a 10 años.....	44
CUADRO 5. Porcentaje de contribución de las variables del modelo de MAXENT.....	48

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Ubicación de los refugios. Ambos localizados en el estado de San Luis Potosí.....	35
FIGURA 2. Localización geográfica de los refugios vacíos y ocupados por <i>Desmodus rotundus</i> de 2014 a 2016 por el Comité De Fomento Y Protección Pecuaria Del Estado De San Luis Potosí (CEFPPSLP).....	37
FIGURA 3. Composición de la edad por sesión de captura A) RefugioER B) Refugio EF.....	38
FIGURA 4. Parámetros Φ y p del modelo cjs para el refugio ER.....	40
FIGURA 5. Parámetros Φ , p , Ψ IO, y Ψ OI del modelo multiestado para el refugio ER.....	40
FIGURA 6. Tamaño de la colonia por sexo a lo largo del estudio por el modelo JS para el refugio ER	42
FIGURA 7. Machos reclutas por sesión de captura en el refugio ER.....	43
FIGURA 8. Hembras reclutas por sesión de captura en el refugio ER.....	43
FIGURA 9. Ciclo de vida para <i>D. rotundus</i>	44
FIGURA 10. Población proyectada a 10 años por etapa de la colonia ER.....	45
FIGURA 11. Crecimiento anual a 10 años de la colonia ER.....	45
FIGURA 12. El modelo de predicción con MAXENT® para la presencia de <i>D. rotundus</i>	47
FIGURA 13. Localidades rurales y urbanas dentro de un radio de 5km a partir de los refugios habitados en San Luis Potosí durante 2014-2016.....	50

1. INTRODUCCIÓN

Los murciélagos son mamíferos nocturnos del orden *Chiroptera* y representan alrededor del 20% de toda la diversidad de mamíferos (Simmons, 2005a). Se les reconoce como reservorios de virus potencialmente zoonóticos asociados a diferentes agentes infecciosos como los de la familia *Filoviridae* (*Ebolavirus*, *Marburgvirus*), los coronavirus (incluyendo el coronavirus del síndrome respiratorio agudo severo o SARS) (Calisher *et al.*, 2006; Plowright *et al.*, 2015) la rabia y otros *Lyssavirus*, un linaje de Influenza A y a varios de la familia *Paramyxoviridae* como el *Hendra (VHe)* y el *Nipah (VNi)* (Hayman *et al.*, 2013).

En América y específicamente en México, existen tres especies de murciélagos hematófagos, es decir, que se alimentan exclusivamente de sangre por lo que son conocidos como murciélagos vampiro: *Desmosdus rotundus (D. rotundus)*, *Dyphilla ecaudata* y *Diaemus youngi*, los cuales son potencialmente transmisores de la rabia (Greenhall, 1971; Arias *et al.*, 2019). Considerando que *Diphilla ecaudata* y *Diaemus youngi*, tienen una distribución más restringida y se alimentan únicamente de aves, por lo que son considerados menos importantes en la transmisión de la rabia comparados con el *D. rotundus* el cual, es el único que se alimenta de sangre de mamíferos, tiene una distribución mucho más amplia e incluso puede coexistir con otras especies de murciélagos (Sanchez-Hernandez, *et al.*, 2002, Lopez-Vidal, 2004; Ribeiro *et al.*; 2018), representando un serio problema de salud pública y veterinaria al ser transmisor del virus de la rabia (Dantas *et al.*, 2005; Romero *et al.*, 2006; Ribeiro *et al.*; 2018).

El impacto que ocasiona *D. rotundus* por alimentarse de la sangre de mamíferos domésticos y de importancia económica es significativo, se estiman pérdidas directas de \$300 millones anuales al ocasionar la muerte de ganado o la disminución en la producción de carne, leche, la calidad de las pieles e incluso por la

presentación de infecciones secundarias en las heridas (Dantas, *et al.*, 2005; Romero *et al.*, 2006; Sánchez *et al.*, 2019).

El manejo oficial para el control de la rabia transmitida por murciélagos vampiros, incluye la vacunación pre-exposición del ganado, la vacunación post-exposición de los humanos mordidos por vampiros (y menos común la vacunación pre-exposición en humanos) y el control poblacional de los vampiros (Benavides *et al.*, 2020; Recuenco, 2020). El método permitido para su reducción se basa en capturar vampiros cuando estos salen de sus refugios para alimentarse o en la unidad de producción, y untarles una pomada anticoagulante “vampiricida” para que mediante el acicalamiento otros 20 individuos (aproximadamente) mueran (Linharth *et al.*, 1972; Benavides *et al.*, 2020; Goncalves *et al.*, 2021). Este método de control poblacional no considera la estructura o la dinámica poblacional del vampiro, no obstante, ha mostrado tener inconvenientes en cuanto a su logística, es costoso y los casos de rabia parálitica bovina no han disminuido desde su despliegue en los años 60's, incluso los focos han llegado a aumentar (Anderson *et al.*, 2012; Streicker *et al.*, 2012; Benavides *et al.*, 2020; SENASICA, 2021). Además, otras especies de quirópteros importantes para los ecosistemas pueden verse afectados (Vargas y Quiñones, 1992, Benavides *et al.*, 2020).

La abundancia local del *D. rotundus* se ha favorecido por la introducción e incremento de la ganadería, así mismo su distribución geográfica, provocando mayor interacción con la población humana (Goncalves *et al.*, 2021). Se considera que la mayoría de las enfermedades infecciosas están limitadas espacialmente por la presencia del transmisor, cuya abundancia, distribución y supervivencia están influenciadas por las condiciones ambientales, la presencia y cantidad de fuentes de alimentación (Zaidi *et al.*, 2017). Los Sistemas de Información Geográfica (SIG) representan actualmente una herramienta de la epidemiología que idéntica áreas donde los factores ambientales se relacionan con la presentación de enfermedades y a su vez con la distribución de especies potencialmente transmisoras (Escobar *et al.*, 2015; Portilla y Selvaraj, 2020). A través de modelos espaciales, como los de

"Nicho Ecológico", se pueden predecir las áreas de mayor riesgo de transmisión de enfermedades infecciosas, incluso predicciones sobre la influencia del cambio climático en la distribución, lo que permite establecer prioridades para su atención (West *et al.*, 2016; Rosseau *et al.*, 2017; Portilla y Selvaraj, 2020).

La dinámica poblacional de los murciélagos hematófagos es difícil de estudiar principalmente porque son una especie bajo control, lo cual conlleva a procedimientos sanitarios regulados, y por qué además estos murciélagos comparten el refugio con otras especies consideradas de gran valor biológico las cuales se pueden ver perturbadas o lesionadas (Papadout *et al.*, 2012; Schaub *et al.*, 2007).

Pese a que es un problema de salud pública y animal bastante conocido, los estudios sobre la dinámica poblacional de *D. rotundus* son escasos, por lo que resulta relevante el análisis de su población a través del tiempo (supervivencia, reproducción, inmigración, emigración) con modelos de captura-recaptura y proyecciones de crecimiento (Henderson, 2003; Kéry y Schaub, 2011), para justificar el estatus de control como especie nociva y los cambios que surgen en la colonia a partir de la reducción de su población mediante el uso del "vampricida". Así mismo, el estudio de su distribución espacial para predecir áreas de riesgo, y caracterizar refugios resaltando la cercana relación con la población humana puede contribuir a priorizar áreas por su vulnerabilidad.

1.1 Objetivos generales y específicos

- i. Analizar la dinámica poblacional de una colonia sin control letal por año para conocer las necesidades de control sobre *D. rotundus* según su crecimiento

mediante modelos estocásticos multivariados y una proyección de matriz de Leslie.

- ii. Describir los cambios en una colonia bajo control letal durante un año y los efectos posibles por la reducción poblacional del *D. rotundus* por medio de un modelo lineal y comparándolo con la colonia en condiciones naturales.
- iii. Caracterizar los refugios conocidos y su hábitat en cuanto al tipo de refugio, y condiciones climáticas en el estado de San Luis Potosí (SLP) del 2014 al 2016, para conocer la situación de las colonias.
- iv. Describir la coexistencia entre colonias de *D. rotundus* y población humana por medio del uso de SIG (Diva Gis®), para evidenciar el riesgo sanitario latente a la población humana como resultado de la relación interespecie.
- v. Mediante el desarrollo de un modelo MaxEnt®, analizar la potencial distribución de colonias de *D. rotundus* en los 3 años de estudio, basado en los refugios conocidos y diferentes variables medioambientales. Lo que permitirá dirigir áreas vulnerables de población humana para las estrategias de prevención contra la rabia.

1.2 Alcance y límites

La elección de estudiar los refugios en el estado de SLP, se debió a que sistemáticamente este estado se encuentra entre los más afectados por focos de rabia parálitica bovina.

Para el estudio de la dinámica, se eligieron dos refugios que fueron los que el comité de fomento y protección pecuaria nos permitió, mientras no se presentaran focos. Aunado a esto, los refugios cuentan con una sola entrada, lo que permitió una mayor accesibilidad y manejo en las capturas. Se dividieron estos dos refugios, de tal forma que uno permaneció sin control letal y otro fue sujeto a control letal según la campaña. La aplicabilidad de los modelos utilizados para el análisis de la dinámica poblacional fue dirigida a un refugio (sin control), por lo que, los resultados obtenidos

no se pueden extrapolar a la población, no obstante, la información que brinda es importante para incrementar los estudios y esfuerzos dirigidos en el control y prevención de la rabia transmitida por murciélagos hematófagos. El método de cada modelo no hace distinción por sexo, y sería importante estudiar la supervivencia con sus diferentes variantes, etapas, cambios de uso de suelo y climáticos, así mismo aumentar el periodo de estudio.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Murciélagos

Los murciélagos son mamíferos nocturnos que han conseguido la habilidad de volar, pertenecen al orden *Chiroptera* que significa mano-ala según las raíces griegas *Kheirós* y *ptéron*. Son la segunda orden más rica de especies de mamíferos (>1000 especies) y representan alrededor del 20% de toda la diversidad de mamíferos (Simmons, 2005a; Aguilar y Aréchiga, 2011). Son el grupo de mamíferos más diverso en cuanto hábitos alimenticios; su dieta incluye insectos, otros artrópodos como escorpiones, arañas, ciempiés, frutas, néctar, pequeños vertebrados (como peces, ranas, lagartos, pájaros y pequeños mamíferos) e incluso sangre (Kunz y Fenton, 2003; Oliveira de, 2020). La diversidad también se releja en morfología, ecología. Comportamientos sociales y diferentes atributos asociados con la historia de vida de los murciélagos (Oliveira de, 2020).

Los murciélagos poseen dos características para su éxito: tiene un sistema sofisticado de ecolocalización y pueden volar, estos rasgos promueven la movilidad y a la exploración de nichos nocturnos que están desocupados por otros mamíferos (Oliveira de, 2020).

Están clasificados en 21 familias y va en aumentos puesto que se describen más especies cada año (Fenton y Simmons 2014; Amador *et al.*, 2018). Tradicionalmente, la orden *Chiroptera* se han dividido en dos grupos subórdenes: *Megachiroptera* y *Microchiroptera*. *Megachiroptera* (mega murciélagos) solamente contiene a los zorros voladores y murciélagos frugívoros de la familia *Pteropodidae*, generalmente de gran cuerpo, especies que no se ecolocalizan; mientras que *Microchiroptera* (micromurciélagos) contiene el resto de las familias de murciélagos de tamaño pequeño y laringo ecolocalizadores (Koopman, 1994; Simmons, 1998; Aguilar y Aréchiga, 2011; Foley *et al.*, 2015). Seis familias de micro murciélagos

están estrechamente relacionadas con los zorros voladores y murciélagos frugívoros (Pteropodidae) que otras familias, por lo que Megachiroptera y Microchiroptera son grupos artificiales (Oliveira de, 2020). Los murciélagos ahora se clasifican según su evidencia en los subórdenes Yinpterochiroptera (que contiene las familias Craseonycteridae, Hipposideridae, Megadermatidae, Pteropodidae, Rhinolophidae, Rhinonycteridae y Rhinopomatidae) y Yangochiroptera (que contiene Cistugidae, Emballonuridae, Furipteridae, Miniopteridae, Molossidae, Mormoopidae, Mystacinidae, Myzopodidae, Natalidae, Noctilionidae, Nycteridae, Phyllostomidae, Thyropterydae y Vespertilionidae) (Foley et al., 2015).

Los murciélagos son reconocidos como reservorios de virus potencialmente zoonóticos y en años recientes la atención se ha incrementado. Han sido asociados a diferentes agentes infecciosos como los de la familia *Filoviridae* (*Ebolavirus*, *Marburgvirus*), los coronavirus (incluyendo el coronavirus del síndrome respiratorio agudo severo o SARS) (Calisher et al., 2006; Plowright et al., 2015) y potencialmente la pandemia en curso COVID-19, debido a que se han detectado sepas virales estrechamente relacionadas con el SARS-CoV-2 en murciélagos (Letko et al., 2020), la rabia y otros *Lyssavirus*, un linaje de Influenza A y a varios de la familia *Paramyxoviridae* (*Hendra (VHe)* y *de Nipah (VNi)*) (Hayman et al., 2003). Estas enfermedades emergentes tienen potencial para causar epidemias, originadas por las interacciones entre murciélagos, el agente infeccioso y el hospedador (Calisher et al., 2006). En ocasiones existe un hospedador intermedio como lo son animales de compañía, silvestres o ganado (Hayman et al., 2003), estos entran en contacto e infectan a los humanos incluso amplificando el virus (Calisher et al., 2006). En el neotrópico (selva húmeda tropical y subtropical), la rabia es la enfermedad viral proveniente de los murciélagos que más afecta y también la más estudiada (Hayman et al., 2003, de Oliveira, 2020).

Es evidente que las interacciones que ocurren entre la vida silvestre, ganado y humanos no son aún bien comprendidas, es probable que ocurran en diferentes

escalas de tiempo, espacio y en cierta organización ecológica, donde los reservorios cambian su distribución principalmente por el cambio de uso del suelo (agricultura, urbanización, recreación) o cambios climáticos (Plowright *et al.*, 2015; Becker *et al.*, 2018). Los cambios en el ambiente, principalmente los ocasionados por la temperatura, precipitación pluvial y humedad, así como la altura sobre el nivel del mar y los datos por sus interacciones, influyen la frecuencia y duración del contacto entre humanos y murciélagos, lo que puede favorecer la transmisión de patógenos a los primeros, la cual incluso parece ir en aumento (Hayman *et al.*, 2003; Joffrin *et al.*, 2018; Barcenás *et al.*, 2015). Virus como los de hepatitis C, parainfluenza, distemper canino, entre otros, que son comunes en animales y humanos tuvieron su origen en murciélagos (Quan *et al.*, 2013).

2.2 *Desmodus rotundus*

El vampiro común *D. rotundus* pertenece a la familia *Phyllostomatidae*, subfamilia *Desmodinae* (Simmons, 2005b). Esta subfamilia comprende tres géneros: *Desmodus*, *Dyphylla* y *Diaemus* (Velasco *et al.*, 2017; de Oliveira, 2020). El *D. rotundus* es conocido con el nombre de "murciélago vampiro común," debido a la herida que deja en sus víctimas al ser mordidos con sus dientes incisivos (Francischetti *et al.*, 2013).

Prefieren vivir y refugiarse en regiones con temperaturas cálidas que varían entre 20 y 27°C, con pocas o nulas corrientes de viento y una humedad relativa óptima de 70 a 100% y una mínima de 45%, no obstante, pueden salir de sus refugios para alimentarse aun cuando las condiciones de frío o calor sean extremas (Romero *et al.*, 2006; Zarza *et al.*, 2017). Ocupa diferentes ecosistemas que incluyen selvas tropicales, desiertos costeros, matorrales xerófilos y regiones montañosas de hasta 3600 m (Lee *et al.*, 2012). Se protegen tanto en refugios naturales como en

artificiales, pudiéndose encontrar en minas, túneles, (Linhart *et al.*, 1974; Mialhe, 2013;). Los vampiros también son conocidos por compartir los refugios con otras especies de murciélagos llegando a usar diferentes refugios de forma temporal y algunos casi de manera permanente (Mialhe, 2013). La conexión entre refugios puede llegar a extenderse entre 3 y 6 km² en promedio, brindándoles algunas ventajas adaptativas (Romero *et al.*, 2006).

En cuanto a su estructura poblacional normalmente, las colonias son pequeñas de entre 10 a 50 individuos (Romero *et al.*, 2006; Hermanson and Carter, 2020), sin embargo, puede haber grupos de 100 o más que contienen subgrupos de 8 a 20 hembras con juveniles (Wilkinson, 1988a; Mialhe, 2013; Hermanson y Carter, 2020). Hay informes de ciertas colonias donde se encuentran machos y hembras separados dentro del mismo refugio, aunque es más común encontrar grupos de diferentes sexos y edades (Mialhe, 2013), en donde la estructura social es compleja. Una sola colonia puede ocupar diferentes refugios diurnos. En estas colonias, los vampiros interactúan con actividades de acicalamiento individual y social, el cual depende de la edad y sexo (Wilkinson, 1988b), se auxilian en el cuidado de las crías así mismo es usual el altruismo de alimento entre los miembros de la colonia (DeNault y McFarlane, 1995) especialmente entre parientes cercanos, pero también pueden donar alimento a los que no lo son, lo que podría expandir su red altruista (Carter y Wilkinson, 2015).

Los murciélagos vampiros pueden volar hasta 10 km para buscar comida (Medina et al., 2007) para minimizar la competencia con sus congéneres, esta distancia está determinada por el número de individuos en el refugio (Kunz y Fenton, 2003; Rocha et al., 2019). Con el fin de minimizar la pérdida de energía durante la búsqueda de alimento, pueden utilizar refugios nocturnos para una digestión completa, protección contra depredadores e interacciones sociales (Kunz y Fenton, 2003).

Los murciélagos vampiro hembras alcanzan la madurez sexual durante en el primer año (285 días), y en cambio en los machos esto ocurre entre los 12 a 14 meses

cuando tienen los testículos escrotados (Romero *et al.*, 2006). El *D. rotundus* es considerado como poliéstrico continuo, lo que significa que cada hembra podría llegar a tener de una a dos crías. Generalmente tienen una cría por parto, teniendo sincronía en la temporada de nacimientos (abril-mayo y octubre-noviembre), pero no están limitados a estaciones del año en particular (Greenhall *et al.*, 1983; Delpietro y Russo, 2002; Hermanson y Carter, 2020). La gestación se ha estimado de 165-220 días, tienen un intervalo entre partos de 10 meses. Las hembras dan a luz a una cría color rosa, estas pueden volar hasta los 5 o 6 meses de edad y permanecen con la madre hasta por 10 meses, tiempo en el que se les prepara para el destete y se les enseña a buscar comida (Wilkinson, 1988). Una hembra en condiciones óptimas podría tener 20 crías durante su vida reproductiva (Greenhall *et al.*, 1983).

2.3 Problemática del *D. rotundus*

D. rotundus es considerado el principal transmisor de rabia en humanos (Velasco-Villa *et al.*, 2017) y de rabia parálitica bovina (RPB) en el ganado, desde México hasta Sudamérica (Blackwood *et al.*, 2013; Condori *et al.*, 2013). El impacto económico a causa de los murciélagos vampiros es difícil de cuantificar, debido a que debilitan al ganado por a la pérdida de sangre, conducen a infecciones secundarias (bacterianas y parasitarias), reducen la producción de leche (en aproximadamente 260 litros por año) y de carne (en 40 kg/año), la depreciación del cuero además de conducir a la muerte si el ganado desarrolla RPB (Kverno *et al.*, 1976; Scheffer *et al.*, 2014; Hayes y Piaggio, 2018). Algunas estimaciones se acercan a los \$300 millones de dólares anuales, puesto que se incluyen gastos de vigilancia, campañas, logística de vacunación y capturas (Sánchez *et al.*, 2020).

La rabia es una enfermedad infecciosa fatal que causa encefalitis en los mamíferos incluyendo a los humanos (Kobayashi *et al.*, 2006), se encuentra entre las diez mayores infecciones causando aproximadamente 55,000 muertes por año (Oliveira *et al.*, 2012). Es una enfermedad zoonótica que existe en todo el mundo, la cual, es causada por el virus de la rabia (RABV, por sus siglas en inglés) (Blackwood *et al.*, 2013), es un virus RNA de sentido negativo, pertenece al orden de los Mononegavirales, familia *Rhabdoviridae*, genero *Lyssavirus* (Mckoll *et al.*, 2000; Fauquet *et al.*, 2005; Scheffer *et al.*, 2014). La diversidad genética de los virus de la rabia (RABV's) depende de la especie del hospedero y de la distribución geográfica. Varios RABV's han sido aislados de numerosas especies de animales, incluyendo perros, zorros, gatos, bovinos, murciélagos hematófagos, insectívoros y frugívoros (Mochizuki *et al.*, 2011).

La vacunación en los perros disminuyó drásticamente los casos e incluso el control de la población canina mediante la esterilización en países industrializados demostró que se puede eliminar la rabia transmitida por cánidos (Aréchiga *at al.*, 2014) sin embargo el *D. rotundus* ha emergido como el principal transmisor de RABV (Condori *et al.*, 2013), incluyendo a los humanos. Ha sido reportada mayormente en la región de las amazonas de Brasil y Perú, así mismo la rabia parálitica bovina (Mochizuki *et al.*, 2011), no obstante, hay casos desde México hasta América del sur (Condori *et al.*, 2013; Blackwood *et al.*, 2013; Oliveira *et al.*, 2012). Este murciélago vampiro fue reconocido como un reservorio de la rabia en 1911, sugiriendo entonces que *D. rotundus* pudo haber sido la fuente de infección, aunque el aislamiento del virus se logró hasta en 1916 (Almeida *et al.*, 2005). No fue hasta la década de 1930 cuando se reportó el primer caso de rabia humana transmitida por vampiros en la isla de Trinidad. Desde entonces, la depredación por los vampiros y los casos debidos a su transmisión han continuado documentándose en toda América Latina, y muy a pesar de las medidas de control los casos han aumentado en muchos países durante la última década (Moran *et al.*, 2015).

Los cambios en la abundancia de murciélagos hematófagos pueden afectar la velocidad de transmisión de la rabia bovina debido a los siguientes factores (Braga *et al.*, 2014):

- El crecimiento de la industria ganadera proporcionando una fuente de alimento prácticamente ilimitada, lo que ha coadyuvado al crecimiento demográfico y a la tasa de expansión, invasión humana en áreas boscosas, agotamiento presas naturales (Blackwood *et al.*, 2013).
- Modificaciones ambientales que pueden causar cambios en el movimiento de los murciélagos y la disponibilidad de refugios tanto naturales como artificiales (Braga *et al.*, 2014); sin lugar a duda esta especie se ha favorecido por las actividades de los grupos humanos (Romero *et al.*, 2006), con lo cual, se ha aumentado las posibilidades de contacto con esta especie (Scheffer *et al.*, 2014). No obstante, también se confirma el riesgo de infección entre los seres humanos y los animales domésticos cuando están en contacto con murciélagos muertos o vivos de cualquier especie, o incluso con la orina o las heces (Scheffer *et al.*, 2007).

Esta infección rábica es completamente prevenible, sin embargo, es un desafío para los sistemas de salud (Oliveira *et al.*, 2012). En México las estrategias de control incluyen: promoción a la salud, campañas de capacitación y publicidad, vacunación en humanos (pre y post exposición) y ganado, y la reducción de las poblaciones de murciélagos mediante control letal (Streicker *et al.*, 2012; Kobayashi *et al.*, 2008, Benavides *et al.*, 2020; Recuenco, 2020). Respecto a la vacunación, la cobertura en la población humana es deficiente en las comunidades geográficamente aisladas donde los brotes son más generalizados y, aunque la vacunación del ganado antes de la exposición es eficaz y con buenos beneficios, no está lo suficientemente adoptada para evitar pérdidas importantes debido a los costos relativamente altos para los productores (Meltzer, *et al.*, 1998, Griffiths *et al.*, 2020), además el reto en la logística sigue siendo una limitante para el éxito de esta estrategia (Streicker *et*

al, 2012, Anderson *et al.*, 2014). Alternativamente, la vacunación de reservorios es un método probado de control de la rabia en reservorios terrestres. Los programas de vacunación antirrábica a gran escala que utilizan vacunas orales distribuidas en cebos controlaron o erradicaron con éxito la rabia en gran parte de Europa y América del Norte (Slate *et al.*, 2009). A pesar del éxito de estas campañas de vacunación, intentos similares se han hecho en los murciélagos, sin embargo, aún existen varios desafíos por resolver. El principal, es encontrar un método de administración de vacunas que logre una cobertura a nivel de población suficientemente alta en poblaciones remotas y a menudo inaccesibles de murciélagos en vida silvestre para alterar la dinámica de transmisión viral (Griffiths *et al.*, 2020).

Todas las actividades de control en México están reguladas por dos Normas Oficiales Mexicanas: NOM-011-SSA-1993 “Para la prevención y control de la Rabia” y la NOM-067-ZOO-2007 “Campaña Nacional para la prevención y control de la rabia en bovinos y especies ganaderas” (NOM-011-SSA-1993; NOM-067-ZOO-2007; (OIE, 2021). Las campañas nacionales recomiendan la captura y el uso de anticoagulantes (venenos) ingeridos por vía oral “vampiricida” (warfarina y difenadiona) que se aplican tópicamente y se propagan entre los murciélagos o a pie de corral en el ganado para que se ingiera al momento de alimentarse (Arellano, 1988; Benavides *et al.*, 2020; OIE, 2019).

Los intentos de controlar las poblaciones de murciélagos vampiros y la transmisión RABV's han estado en vigor desde 1960 (Blackwood *et al.*, 2013). El conocimiento que se tenía de la ecología, biología y etología de *D. rotundus* permitió el desarrollo de métodos para su control poblacional, con el fin de romper la cadena de transmisión de la rabia reduciendo el riesgo de ataques en zonas endémicas (Delpietro y Russo, 1996; Arellano, 1988). Estos pueden ser clasificados como de restricción y selectivos. Los métodos selectivos, además de impedir el acceso a las presas, controlan únicamente a esta especie, pues otras deben ser preservadas, incluso las otras dos hematófagas. Los métodos de restricción evitan las agresiones,

actuando como barreras de protección entre los animales y los murciélagos hematófagos (Arellano, 1988, Scheffer *et al.*, 2014).

Después varias décadas de implementar la reducción de la población de murciélagos hematófagos y de otras estrategias de control, la circulación viral no se ha eliminado y como evidencia están los cientos de casos de rabia en el ganado y el incremento de los casos en humanos, en zonas donde la reducción de murciélagos hematófagos es una actividad regular (Streicker *et al.*, 2012, Blackwood *et al.*, 2013, Pérez-Rivero *et al.*, 2014, Benavides *et al.*, 2020). En México, esta enfermedad se presenta de forma endémica en 25 estados desde el Pacífico por el sur de Sonora hasta Chiapas y del Golfo de México al sur de Tamaulipas hasta la Península de Yucatán (Zarza *et al.*, 2017; SENASICA, 2021). El Servicio Nacional de Sanidad Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA) reportó de manera oficial en el último año hubo 239 focos acumulados de rabia parálitica bovina, en un comparativo esta cifra ha fluctuado del 2014-2019 entre 208- 302 focos. El estado de SLP prevalece en como uno de los estados con una alta tasa de focos de rabia año tras año (SENASICA, 2021) pesar de las medidas de prevención y control establecidas, inclusive ampliando su cobertura geográfica. Hasta el 2017 el estado de Nuevo León se consideró libre de RPB, sin embargo, en 2018 se notificaron tres casos, lo que demuestra un incremento en la dispersión del vector (Moran, *et al.*, 2015; SENASICA, 2021). Basados en lo anterior, el tratamiento letal en conjunto con las otras medidas actuales parece ser insuficientes para el control de la rabia. En cuanto a los casos de rabia en humanos, se reportaron 7 entre 2008 y 2010, (Pérez-Rivero *et al.*, 2014), durante el 2018 se notificó un caso en el estado de Guerrero (Xiaoyue *et al.*, 2020). Se considera que por cada caso de rabia que sucede, otros diez no son notificados (Scheffer *et al.*, 2014).

Las prácticas de control letal actuales no eliminan el virus de la rabia debido al papel que juega la inmigración entre colonias de murciélagos. Muy a pesar de los programas dirigidos a colonias específicas, ya que sólo limitan de manera local los efectos colaterales de murciélagos a humanos o animales domésticos, pero más

adelante se verán afectados por la persistencia viral regional y por la alta conectividad entre las colonias de murciélagos. Por otra parte, el control letal aumenta el movimiento de las colonias, debido a la liberación de espacio o dispersión por la perturbación (Aguilar *et al.*, 2005; Johnson *et al.*, 2014; Benavides *et al.*, 2020). Esta estrategia, elimina únicamente individuos adultos posiblemente con inmunidad, los sobrevivientes son crías y juveniles sin memoria inmunológica, es a partir de estas subpoblaciones surgirán los próximos brotes rábicos, así mismo, desorganiza la estructura demográfica de las colonias, promoviendo su dispersión a otras áreas e incrementando así, la posibilidad de contacto entre quirópteros y posiblemente, facilitando la diseminación del virus en la naturaleza (Scheffer *et al.*, 2014). El sacrificio de vampiros ayuda en la reducción del riesgo de mordedura en la población humana y en el ganado sólo a nivel local por lo que es poco probable que impacte su distribución geográfica a gran escala (Benavides *et al.*, 2020; Griffiths *et al.*, 2020).

Potencialmente el vampiricida puede ser ingerido por otras especies de murciélagos o por contaminación de refugios compartidos. Además, existen otros métodos no autorizados para el control de la población de murciélagos que incluyen la captura y sacrificio utilizando redes o trampas, así como la destrucción parcial o total, sellado o quema de refugios. Estas actividades han causado una mortalidad generalizada entre murciélagos vampiros y otras especies, así como la reducción de ecosistemas (Pérez-Rivero *et al.*, 2014; Benavides *et al.*, 2020).

El entendimiento ha sido limitado y se vuelve necesario tener distintos enfoques de las interacciones murciélago hematófago-patógeno-humanos. El conocimiento de la ecología del hospedero es esencial para la relación con la población humana en la transmisión de enfermedades y su dinámica. Es importante que las predicciones sean confiables para mejorar el conocimiento de los elementos que empujan la dinámica de la infección de manera espacio temporal (Hayman *et al.*, 2013; Joffrin *et al.*, 2018), para lograr prevenir enfermedades como la rabia en humanos, así

como también en el ganado, se requiere el entendimiento de la dispersión de estos reservorios, ya que son reconocidos como los principales transmisores de rabia y otras enfermedades emergentes (Streicker y Allgeier, 2016) y probablemente el desarrollo y la aplicación de nuevas tecnologías para el control de la población (Rupprecht *et al.*, 2006).

2.4 Análisis poblacional

Las tres variables claves usadas para describir poblaciones, metapoblaciones, comunidades y metacomunidades, son abundancia, ocurrencia (distribución) y riqueza de especies (Henderson, 2003; Kéry y Schaub, 2011). Desde una perspectiva del modelaje, las tres representan variantes de una población que puede ser descrita por su tamaño y los parámetros que gobiernan los estados de estas variables: supervivencia/extinción, fecundidad, colonización y dispersión (inmigración y emigración) (Kéry y Schaub, 2011; Badii *et al.*, 2012).

El centro de análisis es la estimación de los parámetros demográficos (supervivencia, reproducción, inmigración, emigración) y la exploración de la relación entre la variación de estos parámetros y la tasa de crecimiento de la población (Henderson, 2003). Este enfoque requiere que la fuerza del impacto de un parámetro demográfico particular sobre la tasa de crecimiento de la población se evalúe con un análisis de sensibilidad. El último paso es identificar los factores ambientales y de densidad que afectan a los parámetros demográficos que son más relevantes para la variación de la tasa de crecimiento de la población (Schaub *et al.*, 2007).

La dinámica poblacional de los murciélagos hematófagos es difícil de estudiar principalmente porque son una especie bajo control, lo cual conlleva a

procedimientos sanitarios regulados y por qué además estos murciélagos comparten el refugio con otras especies consideradas de gran valor biológico las cuales se pueden ver perturbadas o lesionadas (Papadout *et al.*, 2012; Schaub *et al.*, 2007).

2.4.1 Modelo Cormack-Jolly-Seber (CJS)

La supervivencia es un proceso demográfico clave para la dinámica de las poblaciones. La supervivencia se estima a partir de datos de captura-recaptura: los individuos se marcan y se liberan en la población de estudio y luego se les hace un seguimiento a lo largo del tiempo para reencontrarlos. Esto se puede repetir y muchas veces. La duración del tiempo de intervalos entre cada repetición de captura ocasiones depende de la investigación, así como de la historia de vida y la dinámica de población de la especie. La captura debe ser instantánea o sobre un periodo corto de tiempo (Kéry y Schaub, 2011; Schaub y Royle, 2013).

Dado que la detección no es perfecta, los datos de captura-recaptura resultantes se analizan típicamente en el modelo CJS (Cormack, 1965; Jolly, 1965), que permite la estimación separadas de las probabilidades de supervivencia y recaptura. Sin embargo, si los individuos emigran de la población de estudio, estos parámetros pueden estar sesgados y el sesgo depende del tipo de emigración. Si la inmigración es temporal y aleatoria, sólo las probabilidades de recaptura están sesgadas, mientras que la emigración temporal no aleatoria sesgara ambos parámetros. Finalmente, sí la emigración es permanente, la probabilidad de supervivencia estimada tiene un sesgo bajo, ya que la mortalidad y la emigración no se pueden distinguir con los modelos CJS (Gilroy *et al.*, 2012, Ergon y Garnder, 2014). El parámetro estimado se denomina probabilidad de supervivencia aparente, qué es

el producto de las probabilidades de supervivencia real y de la fidelidad del área de estudio (Lebreton *et al.*, 1992; Kéry y Schaub, 2011, Schaub y Royle, 2013). En consecuencia, la supervivencia aparente es menor que la verdadera, a menos que la fidelidad del área de estudio sea igual a uno. La subestimación de la supervivencia real a partir de los datos de captura-recaptura es una limitación importante del método (Schaub y Royle, 2013).

En principio, la estimación de supervivencia es muy sencilla: solo se deben contar el número de individuos vivos en un momento dado t (C_t) y realizar un seguimiento de cuántos de ellos mueren ($D_{\Delta t}$) durante el período Δt para el que deseamos estimar la supervivencia. A veces, puede ser más fácil contar el número de C_t que todavía están vivos en $t + \Delta t$, es decir, el número que sobrevivió al período Δt ($L_{\Delta t}$). Entonces la probabilidad de supervivencia S_t sería (Kéry y Schaub, 2011):

$$s_t = \frac{C_t - D_{\Delta t}}{C_t} = \frac{L_{\Delta t}}{C_t}$$

Cuando un individuo no es visto, no se puede saber si está muerto o aún vivo. A partir del número de individuos registrados en t (C_t), típicamente se detecta solo una fracción de los que aún están vivos en el tiempo $t + \Delta t$, que es $p * L_{\Delta t}$: p es la probabilidad de recaptura, que debe ser estimado para obtener estimaciones de supervivencia no sesgadas. La estimación de p es posible si se amplía el estudio de recaptura a al menos un paso de tiempo adicional ($t + 2\Delta t$) (Cormack, 1965; Kéry y Schaub, 2011; Pradel, 1996). El modelo CJS puede ser ajustado usando ya sea probabilidad multinomial o estado- espacio (Gilroy *et al.*, 2012, Ergon y Garnder, 2014).

Los supuestos del modelo CJS son los siguientes (Munguía-Steyer, 2010):

- i. Cada animal marcado en el tiempo (i) tiene la misma probabilidad de ser capturado (p_i).

- ii. Cada animal marcado en la población en el tiempo (i) tiene la misma probabilidad de sobrevivir al tiempo (i+1)
- iii. Las marcas no se caen o se borran, son detectables
- iv. El proceso de colecta de la información durante las visitas es instantáneo, relativo al intervalo de tiempo transcurrido entre el tiempo (i) y el tiempo (i+1).

2.4.2 Modelo multiestado (MM)

Los modelos multiestado proveen un modelo flexible de aproximación que es muy usado en la ecología de poblaciones y puede ser estructurada como captura-recaptura o modelos multieventos. El término multiestado se refiere a la codificación de detecciones como estado dinámico categórico que potencialmente cambia (Murray y Sandercock, 2020). El hecho de que puede haber más de un estado individual (es decir, más de una ubicación, condición o estado) es lo que se llama modelos de estados múltiples (White y Burnham, 1999).

Un modelo CJS es un modelo de un solo estado porque en la historia de encuentro se codifica como 1 =detectado, 0= no encontrado. En un modelo multiestado con dos estados (r), las detecciones se codifican como A = estado A versus B =estado B , y 0= no encontrado. Muchos tipos de los modelos de supervivencia incluyendo CJS, trasientes, diseño robusto, recuperación y tiempo-evento pueden ser estructurados como un modelo multiestado (Murray y Sandercock, 2020).

Para este modelo es necesario considerar un tercer parámetro (además de ϕ y p): un parámetro de "movimiento" (ψ , ψ_i). La definición formal de este parámetro puede cambiar, pero ψ representa la probabilidad de moverse entre estados en los cuales

el individuo marcado puede potencialmente encontrarse, condicionado a estar vivo y en ese estado (White y Burnham, 1999).

Las estimaciones de la supervivencia aparente del modelo CJS (ϕ) pueden ser descompuestas a estimación estado-específico de la supervivencia aparente y cambio de estados ($\phi = \phi^r \psi^r$). Un modelo multiestado con dos estados tendrá un mínimo de 6 parámetros; estado-específico de supervivencia aparente (ϕ^A y ϕ^B), probabilidad de encuentro (p^A y p^B), así como también la probabilidad de transición de A - B (ψ^{A-B}) o de B - A (ψ^{B-A}). El número total de parámetros incrementa rápidamente con la adición de más estados (Murray y Sandercock, 2020).

La probabilidad de transición (de vivo a muerto o de una isla a otra) representa lo que se conoce como primer orden del proceso Markov. Este proceso se define como uno en el que la probabilidad de realizar una transición dada entre la ocasión (i) y ($i+1$) depende sólo del estado en el momento (i). Bajo esta suposición, se pueden definir los parámetros para unir la definición de probabilidad del encuentro de un individuo marcado dado el estado en dada ocasión (White y Burnham, 1999).

Φ_i^{rs} = la probabilidad que un animal vivo en estado r en el tiempo i este vivo y en estado s al tiempo $i + 1$
 p_i^s = la probabilidad de que un animal marcado vivo en estado s al tiempo i sea recapturado al tiempo i

Φ refleja la unión de dos probabilidades, supervivencia y la de transición (White y Burnham, 1999):

Las suposiciones básicas del modelo multiestado son:

- i. La supervivencia aparente no depende del estado previo.
- ii. Todos los individuos hacen transición al final del intervalo.
- iii. Los individuos no emigran temporalmente a estados donde no pueden ser detectados

- iv. Los observadores pueden asignar correctamente a los individuos a los estados.

Los diferentes supuestos tienen una modificación flexible en los modelos multiestado, que ve al modelo de transición como una función de estados previamente ocupada, subdivide eventos durante las transiciones, incluyendo la emigración temporal como un estado no observable, o toma en cuenta la incertidumbre en la asignación de un estado (Murray y Sandercock, 2020). Cuando la transición a un estado/sitio es no observable, la probabilidad de detección se fija en cero y, y por esta razón a menudo se les denomina sitios /estados “fantasmas”. Sin embargo, los modelos multiestado tienen una limitación importante: asumen que el estado o el sitio en el que se observa a un individuo es siempre cierto (Cubaynes *et al.*, 2021).

Los estados dinámicos categóricos han sido usados para investigar 4 informaciones básicas: ubicación, clases de edad o estado, y fuentes de encuentro (Murray y Sandercock, 2020).

2.4.3 Modelo Jolly- Seber

Los datos de captura y recaptura de una población abierta contienen más información demográfica que la supervivencia, en la cual se enfoca el modelo CJS (Kéry y Schaub, 2011). Datos sobre el reclutamiento y el tamaño de la población, pueden ser calculados por el modelo Jolly-Seber (JS) (Jolly, 1965; Arnason, 1973, Dorazio, 2020). La estimación con el modelo JS no condiciona la primera captura, incluso modela los eventos a priori para incluir la primera captura. Existen diferentes formas de parametrización del modelo JS, que difieren básicamente en la manera de -cómo el reclutamiento es modelado- pueden incluir la parametrización de Jolly

(1965) y Seber (1964), la aproximación a la superpoblación, la parametrización de la formulación tiempo-inverso y finalmente la formulación como un modelo restringido de dinámica ocupacional. Todas las parametrizaciones del modelo JS están relacionadas y deben resultar en las mismas estimaciones de los parámetros del tamaño de la población y reclutamiento (Kéry y Schaub, 2011, Dorazio, 2020).

El modelo JS provee un marco conceptual para la estimación de la abundancia poblacional pérdidas de la población (mortalidad y emigraciones) y adiciones a la población (nacimientos e inmigraciones) durante un intervalo de tiempo $T > 1$ periodos discretos de muestreo (Dorazio, 2020), por lo tanto, es usado para poblaciones abiertas cuando el parámetro de interés es el número total N de individuos en la población que alguna vez estuvieron vivos durante todas las sesiones de captura (es decir, en estudios donde estimar cambios en la población es de menor interés) (Kéry y Schaub, 2011, Dorazio, 2020). Las recapturas proveen información acerca de la tasa de supervivencia y de recaptura. La captura de los individuos no marcados provee información del nacimiento y abundancia (Cowen y Schwarz, 2006; Kéry y Schaub, 2011).

Todas las suposiciones para el modelo CJS también se aplican al modelo JS. (Badii *et al.*, 2012). Los supuestos que se agregan al modelo JS son los siguientes (Munguía-Steyer, 2010):

- v. La probabilidad de individuo ser capturado es igual entre los individuos marcados y no marcados.
- vi. La probabilidad de sobrevivir es igual entre los individuos marcados y los no marcados
- vii. El área del estudio es constante.

2.4.4 Crecimiento poblacional denso-independiente

La demografía es el estudio de las poblaciones con especial atención a la edad o la estructura de etapas (Caswell, 2019; Giamo y Traulsen, 2021). La estructura de la edad es el número o la abundancia relativa de individuos de diferentes edades o clases de edades. La estructura de etapas es el número o la abundancia relativa de individuos de diferentes etapas. Las etapas son básicamente categorías útiles de individuos como tamaños de clases etapas de la historia de vida (huevo, larva y adulto). Las etapas son particularmente importantes cuando (i) la edad es difícil de determinar y/o (ii) cuando la etapa es mejor predictora de la tasa demográfica (nacimientos, muertes, supervivencia) (Cáceres y Cáceres, 2010; Caswell, 2019). La demografía es, en parte, el estudio de como las tasas demográficas varían dentro de las edades o etapas, y en las consecuencias de esas diferencias (Caswell, 2019).

Comúnmente, la demografía basada tanto en la edad como en las etapas toman ventaja del álgebra de matrices para simplificar y sintetizar la edad, y etapa específicas (Cáceres y Cáceres, 2010). Cuando usamos la demografía basada en la edad, estas matrices son referidas o llamadas matrices de Leslie. L. P. Lefkovich generalizó este acercamiento para permitir demografía más compleja. Usar matrices para representar la demografía de poblaciones permite el uso de enormes cantidades de herramientas de álgebra lineal para entender y predecir el crecimiento en poblaciones estructuradas, especialmente en el esfuerzo por controlar poblaciones de animales (Caswell, 2019; Giamo y Traulsen, 2021). El concepto de denso-independencia se puede definir como el vacío de una relación estadística entre la densidad de una población y la tasa de crecimiento per cápita. El poder detectar una relación significativa depende, de algunos factores en el poder estadístico de relacionar variables continuas: el número de observaciones, y el rango de la variable predictora (Henry y Stevens, 2009).

Para proyectar la población se usa la siguiente formula:

$$N_t = \lambda^t N_0$$

Donde t es el número de unidad temporal, N_0 es el tamaño de la población al comienzo del estudio, λ es la tasa de incremento per cápita en un intervalo de tiempo específico y N_t es el tamaño de la población precedido después de t unidades de tiempo. *Lambda* (λ) es la tasa de incremento finito, cuando este es geométrico (Henry y Stevens, 2009; Caswell, 2019).

Para tener una proyección confiable es necesario hacer uso del conocimiento de la especie para representar las etapas o su ciclo de vida. Mediante una gráfica del ciclo de vida se puede resumir las etapas que pueden ser observados en un único punto repetido en el tiempo. También puede incluir las probabilidades de que un individuo realice la transición de una etapa a otra en un lapso, así como las fecundidades (Henry y Stevens, 2009). Las diferentes etapas pueden contribuir de manera muy diferente al crecimiento, y diferentes etapas pueden ser mejores para enfocar los esfuerzos de control. Dicho modelo demográfico consiste en una matriz de proyección de población, la cual representa el gráfico del ciclo de vida (Nichols, 1992; Henry y Stevens, 2009). La matriz de proyección de la población es una simple organización de colección de la contribución per cápita de cada etapa j a la siguiente etapa i en un intervalo de tiempo específico (usualmente un año). Estas contribuciones o transiciones consisten en (1) probabilidades de que un individuo en una etapa j pase a la siguiente etapa i en un año y (2) las fecundidades per cápita en las etapas reproductivas (Henry y Stevens, 2009).

Cada elemento de la matriz de proyección está relacionado con su columna y su fila (Anexo 3). Las fecundidades no son probabilidades, pero son la contribución per cápita de cada etapa adulta a la etapa de crías. La matriz de proyección permite multiplicar los elementos de la transición por sus abundancias en cada clase de

etapa para predecir o proyectar la abundancia de todas las clases de edades en el siguiente año (Caswell, 2019).

2.4.4.1 Tasa de crecimiento finito λ

La tasa de crecimiento finito anual asintótico es un eigenvalor de la matriz de proyección. Los eigenvalores se representan con la letra griega λ y provee solución a la siguiente ecuación (Caswell, 2019):

$$Aw = \lambda w$$

El eigenvalor en valor dominante de cualquier matriz, λ_1 , es el eigenvalor con el valor absoluto más grande y es frecuentemente un número complejo. En la proyección de matrices λ_1 siempre es un número positivo y real, que se usa en el eigenanálisis para dar respuestas como magia (Henry y Stevens, 2009; Caswell, 2019; Giamo y Traulsen, 2021).

2.4.4.2 Sensibilidad y elasticidad

La sensibilidad y la elasticidad hablan sobre la importancia relativa de cada transición (es decir, cada elemento de la matriz o del ciclo de vida) en la determinación de λ (Caswell, 2019). Se logra combinando información sobre la estructura del escenario estable y los valores reproductivos, los cuales contribuyen en su propia manera a la importancia de cada etapa en la determinación de λ . La distribución de etapas estables proporciona la abundancia relativa de individuos en

cada etapa. El valor reproductivo proporciona la contribución al crecimiento poblacional futuro de los individuos en cada etapa. La sensibilidad y la elasticidad combinan estos para decirnos la importancia relativa de cada transición en la determinación de λ (Henry y Stevens, 2009).

Una vez calculadas las sensibilidades y elasticidades, se puede ver qué está controlando la tasa de crecimiento de una etapa (o edad) de población estructurada (Giamo y Traulsen, 2021). Esto es particularmente importante en el manejo de especies invasoras (o en peligro) donde se busca tener el máximo impacto para la cantidad mínima de esfuerzo y recursos (Nichols, 1992).

2.5 Epidemiología espacial y SIG

Se considera que la mayoría de las enfermedades infecciosas están limitadas espacialmente por la presencia del transmisor, cuya abundancia y supervivencia son influenciadas por las condiciones ambientales y la presencia de fuentes de alimentación (Zaidi *et al.*, 2017). Una herramienta que facilita el estudio de la distribución de reservorios y estas variables es mediante el uso de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) (Escobar *et al.*, 2015; Portilla y Selvaraj, 2020).

A través de modelos espaciales, como los de "Nicho Ecológico", se pueden predecir las áreas de mayor riesgo de transmisión de enfermedades infecciosas, lo que permite establecer prioridades para su atención (Portilla y Selvaraj, 2020; Rosseau *et al.*, 2017; West *et al.*, 2016) mediante programas como MaxEnt® o DivaGis®. El modelo de máxima entropía (MaxEnt®) es uno de los métodos más usados para estudiar la distribución de diferentes especies, prediciendo la idoneidad relativa del hábitat con funciones derivadas a partir de variables ambientales, evitando que el modelo sobreajuste los datos (West *et al.*, 2016; Lee *et al.*, 2012). Al igual que

MaxEnt®, DivaGis® respalda el análisis de bases de datos de exploración o de ocurrencia para identificar patrones ecológicos y geográficos en la distribución de especies silvestres (Sunil *et al.*, 2008). De este modo, se ha permitido incluso la predicción de la influencia del cambio climático en la distribución de las especies y enfermedades, la mayoría de los modelos correlacionan la ocurrencia actual de la especie o enfermedad con las variables climáticas o a través del conocimiento de la historia natural de la enfermedad y la estimación de la respuesta fisiológica de la especie al cambio climático estimando su posible redistribución para futuros escenarios climáticos (Portilla y Selvaraj, 2020).

Debido al cambio climático y los patrones de urbanización y que el *D. rotundus* es una especie con potencial para transmitir enfermedades como la rabia al humano y al ganado, las actividades de vigilancia epidemiológica y el control de este transmisor cobran relevancia.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

3.1 Sitios de estudio y muestreo captura -recaptura (CR)

- i. Dinámica poblacional de dos refugios habitados por *D. rotundus*. Dos refugios fueron estudiados en Guadalcázar, SLP, México. El primero está ubicado en la localidad “El Fraile” (EF), localizado en 23°16’20.6”N, 100°15’3.06”W, 1460 msnm. El segundo está en la localidad del “Realejo” (ER) en las coordenadas geográficas 22°39’19”N, 100°24’23.7”W, 1830 msnm. EF está considerado un refugio bajo control letal debido a la aplicación de vampiricida al momento de la sesión de captura. Esta aplicación la realizó personal oficial del Comité de Fomento y Protección Pecuaria del Estado de SLP (CEFPPSLP) como parte de la estrategia de control poblacional en murciélagos vampiros propuesto por la NOM-067-ZOO-2007 Campaña Nacional para la prevención y control de rabia en bovinos y especies ganaderas” desde el 2010.

Se realizaron 6 sesiones de captura-recaptura de individuos durante 2015-2016, en ambos refugios EF y ER. Las sesiones fueron separadas por un periodo de 60 días. Los vampiros fueron capturados antes del anochecer (17 hrs) usando redes de niebla colocados a la entrada del refugio. Se tomaron datos de las siguientes variables: sexo (hembra o macho), edad (cría, juvenil, adulto) y el estado reproductivo (hembras: preñada, inactiva o lactante; machos: testículos escrotados o abdominales) (anexo 2). Los murciélagos fueron marcados con un collar y liberados a la mañana siguiente en el sitio de captura. En el refugio EF, antes de ser liberados, se les aplicó vampiricida a los individuos en la región ventral y dorsal por personal de CEFPPSLP.

- ii. Ubicación espacio- temporal de refugios. Se llevó a cabo en el estado de SLP, localizado entre los 98°19'33.6 LW, 102°17'45.6 LW y los 21°9'36.72" LN a 24°29'29.4 LN. El clima que predomina es el seco y semiseco presente en el 71% del estado, la temperatura media anual de 21°C, siendo la temperatura mínima promedio es de 8.4°C en el mes de enero y la máxima promedio es alrededor de 32°C en el mes de mayo. Las lluvias se presentan durante el verano en los meses de junio a septiembre, la precipitación media del estado es alrededor de 950 mm anuales (INEGI, 2020).

3.2 Modelos captura-recaptura (CR) del refugio ER y comparación de los refugios de *D. rotundus*

Se utilizaron modelos CR para estimar diferentes parámetros usando datos del refugio ER (los individuos del refugio EF no fueron recapturados). Se desarrolló un modelo simple CJS (Kery y Schaub, 2011) para estimar la sobrevivencia aparente (Φ) y la probabilidad de recaptura (p) así como la desviación con la siguiente parametrización: probabilidad multinomial, paquete de datos (1 año, sesiones, n) con 3 Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) con 50,000 iteraciones, tasa de adelgazamiento de 10, longitud de quemado 10,000 iteraciones. En la estimación de Φ es imposible distinguir entre las pérdidas debido a muertes o a emigración permanente (Pledger *et al.*, 2003). Un modelo multiestado fue usado para estimar el impacto de la emigración temporal en Φ . La transición se fijó en cero para diferenciar entre los sexos para los movimientos y migración (Schaub *et al.*, 2004). Se usó la siguiente parametrización: 3 MCMC con 50,000 iteraciones, tasa de adelgazamiento de 10, longitud de quemado 10,000 iteraciones.

Además, se ajustó un modelo sexo-específico JS para obtener el tamaño de la colonia y proporción de reclutas, así como también para estimar la abundancia de

machos y hembras en el refugio, con la siguiente parametrización: 3 con 250,000 iteraciones, tasa de adelgazamiento de 50, longitud de quemado 50,000 iteraciones (Kéry y Schaub, 2011).

Para determinar el impacto del control letal con vampiricida entre las colonias se comparó la composición de dos etapas (juvenil, adulto) en los refugios EF y ER durante las seis sesiones de captura mediante el ajuste de un modelo lineal.

3.3 Demografía del refugio ER

Una matriz de proyección se construyó sobre los datos del refugio ER. Un *eigenanálisis* se desarrolló en una matriz de 3 x 3 representando el ciclo de vida: cría, juveniles y adultos (Juárez, 2012). El análisis se desarrolló usando la librería “primer” en R (Stevens, 2009). El anexo 3 contiene información científica que se usó en la construcción de la matriz que representó el ciclo de vida.

3.4 Caracterización de refugios: idoneidad del hábitat para la presencia de *D. rotundus*.

- i. Modelo de predicción de dispersión de *D. rotundus* en el estado de SLP. Se realizó mediante los registros de ubicación de refugios notificados y visitados durante los años 2014-2016, obtenidos por el Comité de Fomento y Protección Pecuaria del Estado de SLP (CEFPPSLP). Obteniendo su longitud, latitud y altitud, además del municipio, el motivo de la acción, el número de vampiros capturados y tratados.

Con los registros de ubicación de refugios mencionados anteriormente, para el modelo de dispersión se utilizaron 24 variables ambientales (VA) (cuadro 2), 19

de ellas se descargaron de la base de datos Worldclim en resolución espacial de 1km² (Hesami *et al.*, 2019; Hijmans *et al.*, 2005). Además de otras 5 variables de clima (García, 2004) obtenidas del Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI) uso de suelo (INEGI, 2007), suelos (INEGI, 2008) geología (INEGI, 2015) y altitud (INEGI, 2017) (Cuadro 1). Todas fueron convertidas a formato raster con una resolución espacial igual de las capas climáticas. Con un total de 181 datos ordenados en una base y exportada a un archivo delimitado por comas (CSV), para su posterior incorporación al software MaxEnt®.

Al tener solo datos de presencia, MaxEnt(R) creó puntos de pseudoausencia y dividió la base en dos grupos de forma aleatoria: datos para entrenamiento, que es el modelo espacial y donde se consideró el 80% de los registros de ubicación de los refugios, y datos de validación (test) del modelo, que considera el 20 % restante y mide la capacidad predictiva. El modelo de salida fue de tipo logístico con probabilidades de presencia previstas entre el rango binario (Phillips *et al.*, 2006). El resultado del modelo expresa entonces, el valor de la idoneidad del hábitat para la presencia de *D. rotundus* como una función de las variables ambientales, a través de una prueba estadística de validación denominado área bajo la curva (AUC por sus siglas en inglés) que indica la sensibilidad, entendida como la probabilidad de obtener un resultado de presencia cuando la especie está presente, y mientras más cercano esté al valor a 1 más confiable es el resultado. Adicionalmente, el software calculó a partir de iteraciones el porcentaje de contribución al modelo de cada una de las variables ambientales usadas para la creación del modelo. Este análisis marca la similitud climática que hay entre los sitios donde están los refugios y donde posiblemente habite la especie.

Cuadro 1. Variables Ambientales consideradas para el modelo de dispersión en el estado de SLP.

Código	Variable ambiental
VA1	Temperatura promedio anual (°C)
VA2	Oscilación diurna de la temperatura (°C)
VA3	Isotermalidad (cociente entre parámetros VA2 y VA7)
VA4	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, %)
VA5	Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)
VA6	Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)
VA7	Oscilación anual de la temperatura (diferencia entre parámetros VA5 y VA6)
VA8	Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C)
VA9	Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C),
VA10	Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)
VA11	Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)
VA12	Precipitación anual (mm)
VA13	Precipitación del periodo más lluvioso (mm)
VA14	Precipitación del periodo más seco (mm)
VA15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, %)
VA16	Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm)
VA17	Precipitación del cuatrimestre más seco (mm)
VA18	Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm)
VA19	Precipitación del cuatrimestre más frío (mm)
VA20	Carta climática (tipos de clima)
VA21	Uso de suelo (tipos)
VA22	Suelos (tipo de edafología)
VA23	Geología (tipo de rocas)
VA24	Altitud (m.s.n.m)

- ii. Análisis del contacto potencial o coexistencia entre *D. rotundus* y asentamientos o localidades humanas. Con las coordenadas de los refugios habitados por *D. rotundus*, la base de datos fue exportada a un archivo de tipo shape (.shp), donde se generó una capa buffer con un radio de 5 km (Rocha *et al.*, 2019), a través del programa Qgis. Adicionalmente, se agregó otra capa .shp con la información de la localización de comunidades rurales, de ellas solo se seleccionaron las que estuvieron dentro del buffer creado y otra con áreas urbanas, seleccionando aquellas que tocaran ese mismo buffer. Se contabilizó el número de asentamientos humanos (localidades rurales y áreas urbanas), así como su población, que potencialmente están dentro del buffer y por lo tanto mantienen interacciones con colonias de *D. rotundus*, además se calculó la distancia media del refugio a la vivienda más cercana.

4. RESULTADOS

4.1 Sitios de estudio y muestreo captura-recaptura

i. Dinámica poblacional dos refugios habitados por *D. rotundus*.

Ambos refugios están localizados en el municipio de Guadalcázar, SPL (Figura 1a) y sus características medioambientales se reportan en el Cuadro 2. Ambos refugios son artificiales (minas abandonadas) contando con una sola entrada (Figuras 1b, 1c). Alejadas por 70.5 km; al norte EF está en un valle desértico mientras que ER está en la sierra de Guadalcázar. Los climas predominantes son diferentes. Las características del suelo y la humedad relativa dentro de los refugios son similares. Tanto la temperatura promedio como la altitud son mayores en EF. Ambos refugios están localizados muy cerca de asentamientos humanos (<1 km).

Cuadro 2. Características medioambientales de los refugios.

	EF	ER
Ecológicos		
Uso de suelo **	Rosetofilas desértica	Microfilas desérticas
Suelo**	Litosol	Litosol
Altitud (msnm) ****	2500	2060
Temperatura promedio dentro (°C)	29 ±2.84	18± 4.32
Humedad relativa promedio dentro	77 ±8.7	74.5 ±8.83
Clima*	BS0hw(x')	C(w1)
Social		
Poblacion humana ***	131	171

Climates according Köppen- Geiger classification. *García,2004; **INEGI, 2007; ***INEGI,2010; ****INEGI, 2017.

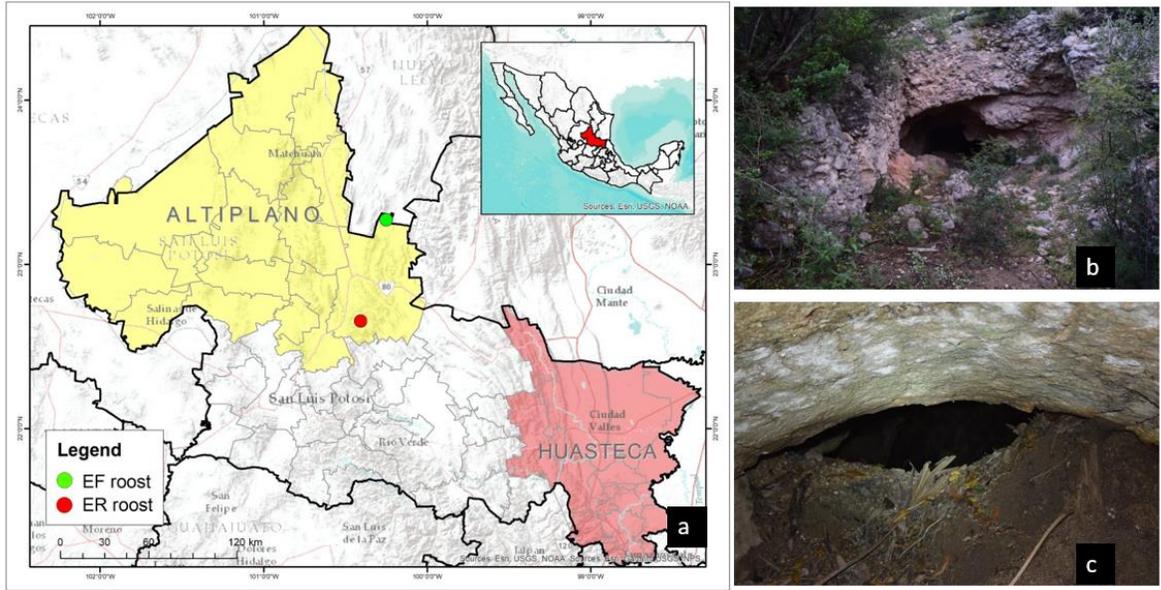


Figura 1. Ubicación de los refugios. Ambos localizados en el estado de SLP.

ii. Ubicación espacio- temporal de refugios

Del año 2014 al 2016 se identificó un total de 180 refugios, de los cuales 67 fueron identificados durante 2014, 46 en 2015 y 67 en 2016. El 80% de los refugios eran artificiales, de estos resaltan 3 casas abandonadas, 1 escuela, 1 bodega, una estación de autobús y un puente. El 20% restante son refugios naturales como cuevas. La distribución de refugios tanto naturales como artificiales es mayor hacia la zona de la Huasteca en el suroriente del estado en diversos municipios. Con relación a la ocupación que guardaban los refugios según la presencia de *D. rotundus* del total identificado, en 102 refugios (56.7%) se lograron capturar entre 6-18 individuos, el resto se encontraron vacíos a pesar de que fueron visitados en promedio dos veces en ese año (Figura 2).

4.1 Modelos CR y comparación de los refugios de *D. rotundus*

Un total de 64 y 89 individuos fueron capturados en los refugios EF y ER respectivamente. No se registraron recapturas en el refugio EF, mientras que en el refugio ER 20 individuos (2.25%) fue recapturados al menos una vez a lo largo del periodo de estudio.

Ambos adultos y juveniles se encontraron en todas las sesiones de captura en el refugio ER. La proporción de adultos siempre fue mayor excepto en la quinta sesión. No se observa una clara tendencia cuando se ajusta el modelo lineal (Cuadro 3 y Figura 3a). Por el otro lado, se encontró una clara reducción en el número de capturas de adultos en el refugio EF (Figura 3b, $m=-3.71$, $p=0.029$, $R^2=0.73$) hasta que no se registraron capturas en la última sesión. La tendencia en el número de

juveniles no cambia estadísticamente (Cuadro 3) aunque en la tercera sesión no hay registros.

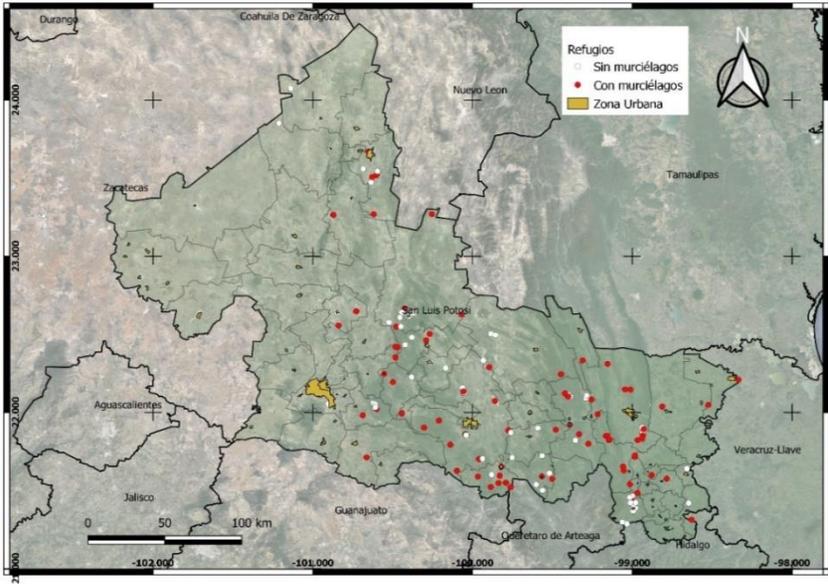


Figura 2. Localización geográfica de los refugios vacíos y ocupados por *Desmodus rotundus* de 2014 a 2016 por Comité de Fomento y Protección Pecuaria del Estado de SLP (CEFPPSLP).

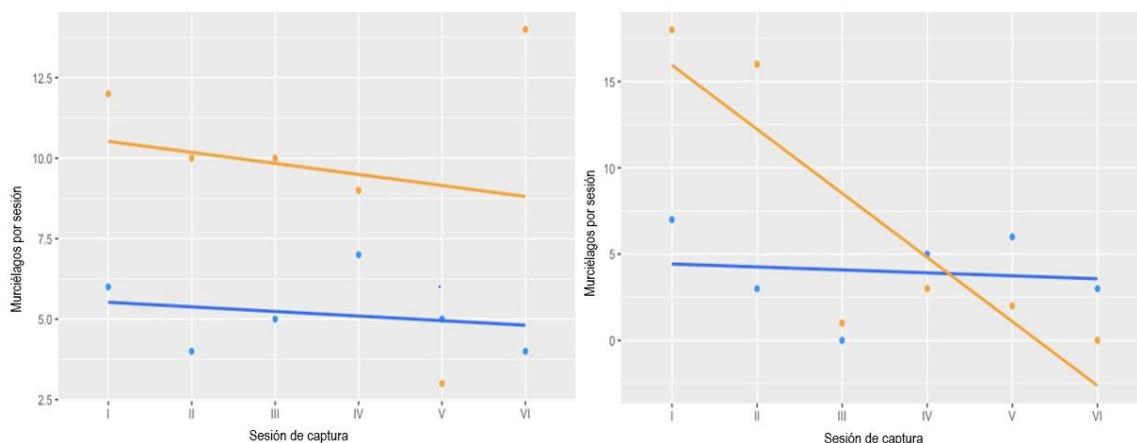


Figura 3. Composición de la edad por sesión de captura. a) Refugio ER. b) refugio EF. Adultos en naranja y juveniles en azul. Las líneas representan el mejor modelo de ajuste lineal.

Cuadro 3. Estadística del modelo lineal de capturas.

Parámetros	ER				EF			
	Adultos	p	Juveniles	p	Adultos	p	Juveniles	p
b	10.867	0.047	5.667	0.008	19.667	0.0104	4.6	0.153
m	-0.343	0.744	-0.143	0.633	-3.714	0.0285	-0.171	0.811
R^2	0.03		0.052		0.738		0.016	
Proporción	0.62		0.38		0.64		0.34	

4.1.1 Modelo CJS del refugio ER

Los parámetros del modelo CJS para el refugio ER mostraron una sobrevivencia media (ϕ) 81.2% (IC95%: 0.687-0.935) y una probabilidad de recaptura media de (p) media 41% (IC95%: 0.270-0.560) como se muestra en la Figura 4. El valor de p es bajo, esto puede ser afectado por diversas causas, como un gran número de trasientes o movimientos de individuos a otros refugios. Por esta razón, es importante analizar los resultados del modelo multiestado.

4.1.2 Modelo Multiestado del refugio ER

Bajo el supuesto que existe un refugio el cual desconocemos y al cual se están moviendo y que el movimiento no es diferente entre el sexo del individuo, los resultados de este modelo para emigración temporal muestran $\phi=82.1\%$, $p=62\%$, desviación=125.65, $\psi IO=33.1\%$ y $\psi OI=60.4$. El modelo sugiere que la emigración es aleatoria ($\psi OI= 1-\psi IO$), en este caso la p y la emigración temporal están estadísticamente confundidas. Esto explica por qué la recaptura es baja en el primero modelo. La Figura 5 muestra los resultados del modelo multiestado.

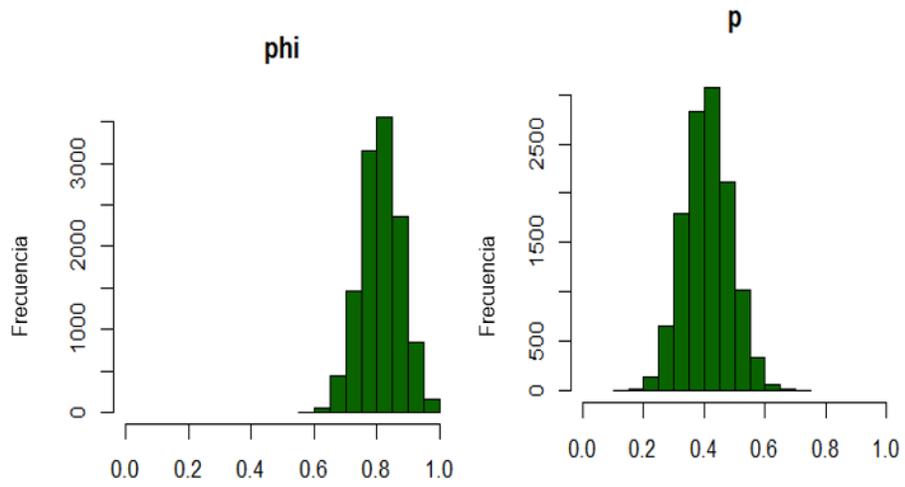


Figura 4. Parámetros ϕ y p del modelo CJS para el refugio ER.

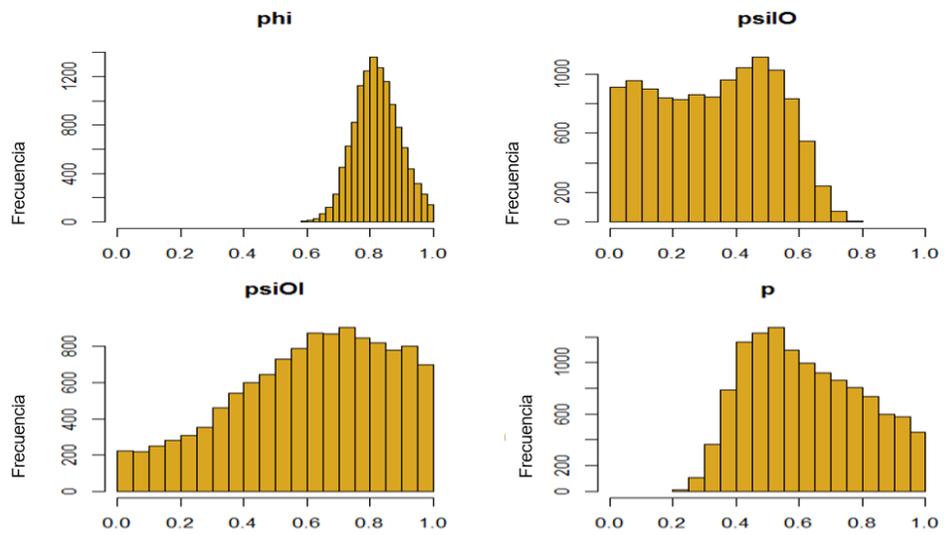


Figura 5. Parámetros ϕ , p , ψ IO, y ψ OI del modelo multiestado para el refugio ER.

4.1.3 Modelo JS del refugio ER

La estimación específica por sexo del tamaño de la colonia fue una media de N hembras = 54.4, IC95%= 31-121; media de N machos 41.096, IC95%= 29-62 (Figura 6).

Cuando existe emigración permanente y movimiento, se espera que los individuos en la población sean reclutas. El modelo JS calculó la estimación de reclutas específica por sexo. Sobre los machos, media de la desviación = 307.6. Sin embargo, las hembras reclutas van disminuyendo a medida que el estudio llega a la sexta sesión. Por el otro lado, los machos van aumentando. En ambos sexos los intervalos de confianza al 95% son muy abiertos, como se muestra en las Figuras 7 y 8.

4.2 Demografía del refugio ER

El ciclo de vida se conformó por 3 etapas (crías, juveniles y adultos), 5 probabilidades y una fecundidad (F) (Figura 9). En cuanto al crecimiento de la población en el refugio ER este es positivo, es decir, la colonia sí crece y lentamente en 10 años ($\lambda=1.11$) (Figura 11). La población proyectada por etapa sugiere que la etapa de crías es abundante, sin embargo, la población cae en etapa de juvenil. La etapa adulta es más estable en la proyección y mantiene el crecimiento (Figura 10). Por lo tanto, la sensibilidad de las etapas de vida es mayor en los adultos (0.366), al igual que la elasticidad (0.136). Otros parámetros importantes que se obtuvieron fue la distribución de las etapas (0.431), este valor se refiere a la abundancia relativa en cada etapa, donde la etapa adulta tiene más individuos durante el periodo; y el valor reproductivo (1.48), el cual es más alto en adultos porque es la etapa reproductiva (Cuadro 4).

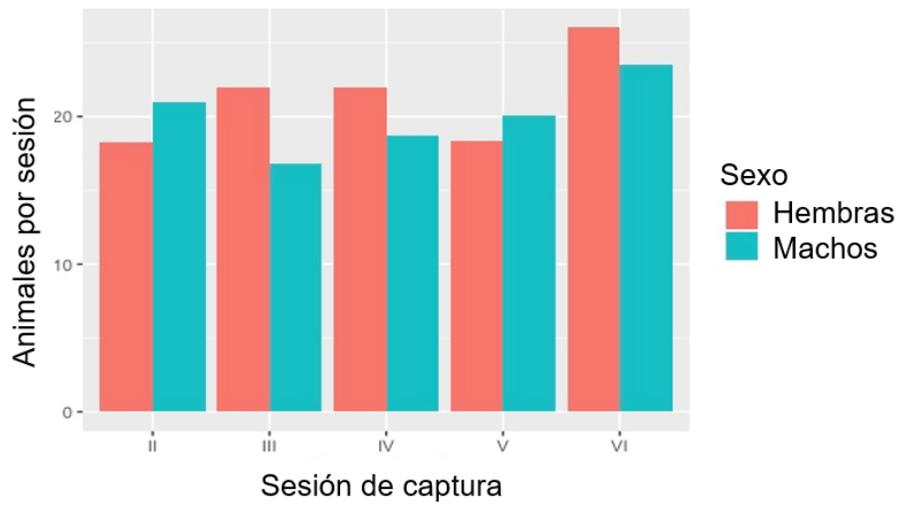


Figura 6. Tamaño de la colonia por sexo a lo largo del estudio calculado por el modelo JS para el refugio ER.

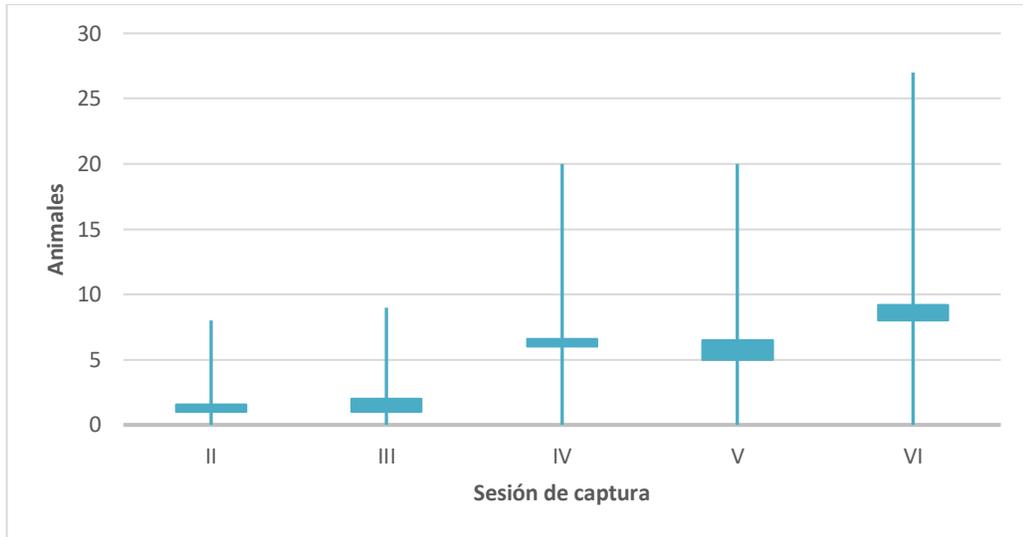


Figura 7. Machos reclutas por sesión de captura en el refugio ER.

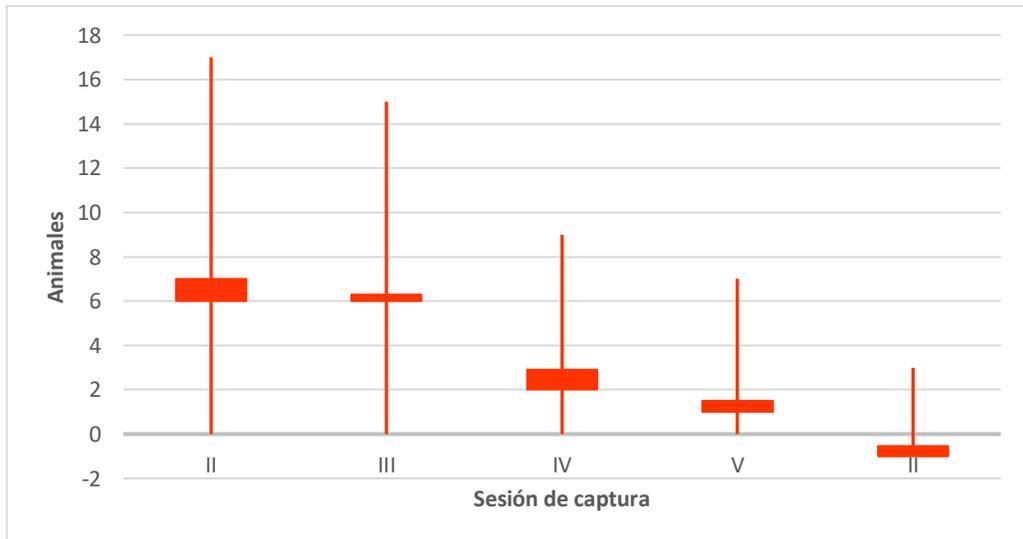


Figura 8. Hembras reclutas por sesión de captura en el refugio ER.

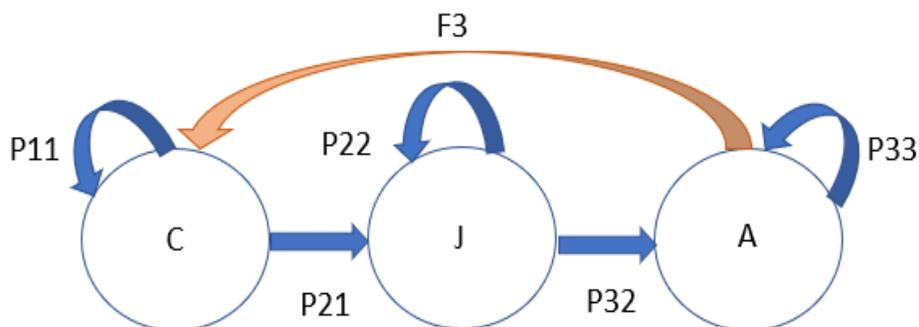


Figura 9. Ciclo de vida para *D. rotundus*.

La transición de la etapa del ciclo de vida está indicada por flechas azules y la reproducción con flecha naranja. Abreviaciones: (C) Cría; (J) Juveniles; (A) Adultos; (F) Fecundidad de adultos que tiene efecto en C; (P) Probabilidad de transición de etapa, P21 es la probabilidad de que una cría se convierta en juvenil, P32 es la probabilidad de que un juvenil se convierta en adulto el siguiente año. F3 es el promedio de la fertilidad para los individuos de la etapa adulta.

Cuadro 4. Crecimiento poblacional del *D. rotundus* a 10 años de la colonia ER.

Parámetros	Crías	Juveniles	Adultos
Lambda	1.11 (valor único)		
Distribución de las etapas	0.312	0.257	0.431
Valor reproductivo	1	1.22	1.48
Sensibilidad	0.247	0.301	0.366
Elasticidad	0.112	0.112	0.136

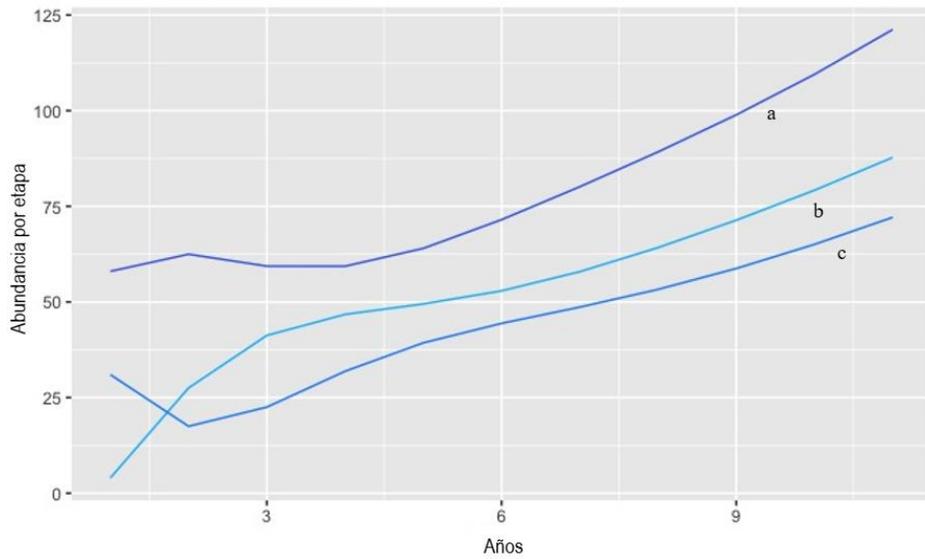


Figura 10. Población proyectada a 10 años por etapa de la colonia ER. (a) abundancia de adultos; (b) abundancia de crías; (c) abundancia de juveniles. Nótese que la escala de abundancia por etapa no es logarítmica.

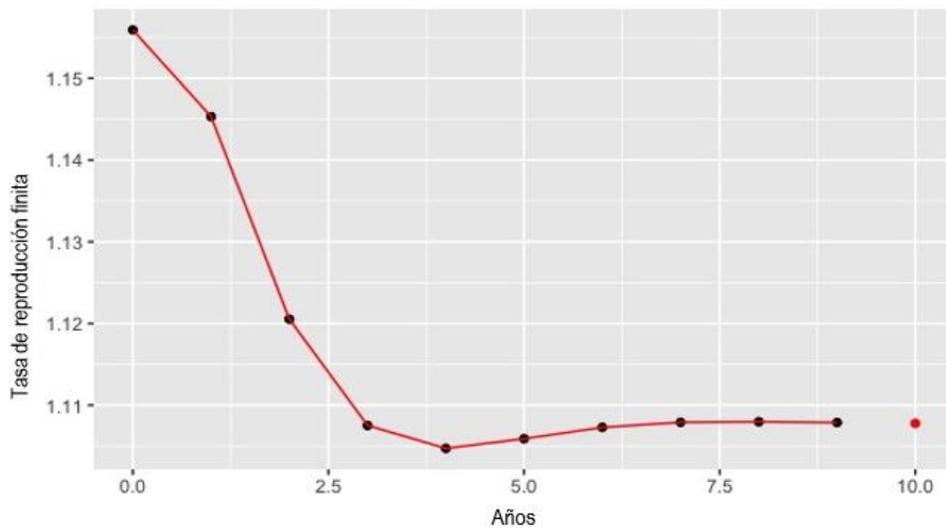


Figura 11. Crecimiento anual a 10 años ($R = N_{t+1}/N_t$) de la colonia ER.

4.3 CARACTERIZACIÓN DE REFUGIOS DE *D. rotundus*

4.3.1 Modelo de predicción de dispersión de *D. rotundus* en el estado de SLP

El modelo de predicción obtenido con MaxEnt® muestra que las condiciones medio ambientales se han modificado de manera moderada desde 2014 hasta 2016, generando más sitios de idoneidad ambiental hacia la región norte del estado para la localización de *D. rotundus*, pero es en la región sudoccidental donde existe una mayor probabilidad de desarrollo de colonias de *D. rotundus*, como se muestra en la Figura 12. Consistentemente, las variables climáticas con mayor efecto en el modelo fueron la oscilación anual de la temperatura, estacionalidad de la temperatura, precipitación del trimestre seco, estacionalidad de la precipitación y para el 2016 la oscilación diurna de la temperatura, como se puede ver en el Cuadro 5. El AUC general del para el modelo fue de 0.992 en el todo el periodo bajo estudio, específicamente para el 2014 (AUC 0.992), 2015 (AUC 0.993), y 2016 (AUC 992). Estos resultados permiten hacer un modelo robusto de predicción en cuanto a la dispersión del *D. rotundus*.

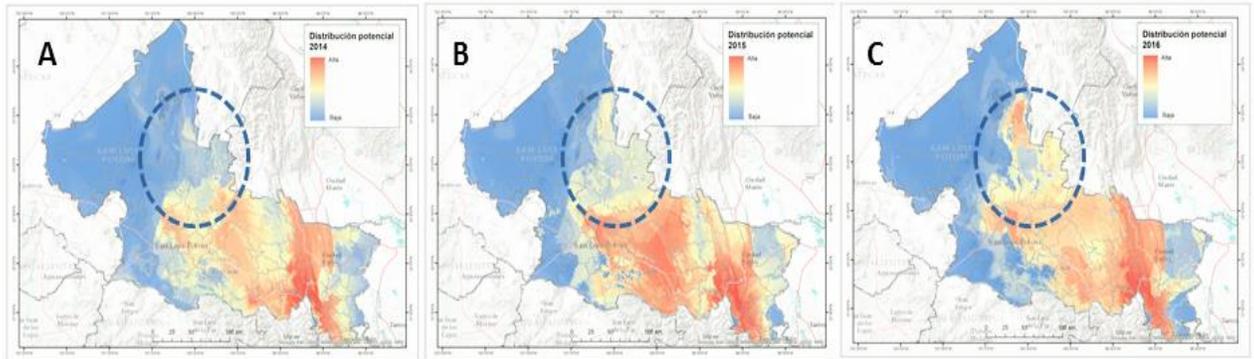


Figura 12. El modelo de predicción con MaxEnt® para la presencia de *Desmodus rotundus*, para 2014 (A),2015 (B),2016 (C). Nótese el incremento de la distribución potencial hacia la región norte (círculo punteado).

Cuadro 5. Porcentaje de contribución de las variables del modelo de MaxEnt®.

Año	Variable	Contribución (%)
2014	Estacionalidad de la temperatura	30
	Precipitación del trimestre más seco	16.1
	Oscilación anual de la temperatura	14.9
	Estacionalidad de la precipitación	14.3
	Oscilación anual de la temperatura	26.8
2015	Precipitación del trimestre más seco	16.7
	Estacionalidad de la precipitación	11.8
	Estacionalidad de la temperatura	11.5
	Oscilación anual de la temperatura	22.8
2016	Estacionalidad de la temperatura	20
	Precipitación del trimestre más seco	14.9
	Oscilación diurna de la temperatura	12.5

4.3.2 Análisis del contacto potencial o coexistencia entre *D. rotundus* y asentamientos o localidades humanas

Se consideró un radio de vuelo promedio del *D. rotundus* de 5 km a partir de la ubicación de cada refugio (Rocha *et al.*, 2019; Delpietro *et al.*, 2017; Rocha y Días, 2020), y se realizaron buffers encontrando dentro de estos un total de 976 comunidades rurales las cuales se encontraban habitadas desde una o hasta 3,124 habitantes, haciendo un total de 124,884 habitantes. De ellas, en 375 (38.4%) tenían 10 o menos habitantes. Así como 15 ciudades con una población estimada en 212,952, lo que representa un total de 337,836 habitantes (Figura 13). Dado que los refugios de *D. rotundus* muestran conexión entre ellos, estos pueden ocupar un área de 3 a 6 km en promedio, dándoles la oportunidad de vuelos cortos para localizar presas (Romero *et al.*, 2006), sin embargo, la distancia mínima que se ha encontrado sobre los movimientos en murciélagos vampiro en Argentina fue de 1.5 km (Delpietro *et al.*, 2017). En cuanto a la distancia media de los refugios hasta el primer asentamiento con población humana fue de 518.65 ± 11.33 m., esta distancia puede ser fácilmente recorrida para la búsqueda de alimento, lo que implica que hay una directa o indirecta interacción a distintos niveles y frecuencia de contacto con humanos, que potencialmente podrían tener exposición al virus de la rabia. La coexistencia entre población humana y colonias *D. rotundus* está ocurriendo dado por su dispersión, concentración de refugios, y la distancia entre refugios a las comunidades humanas.

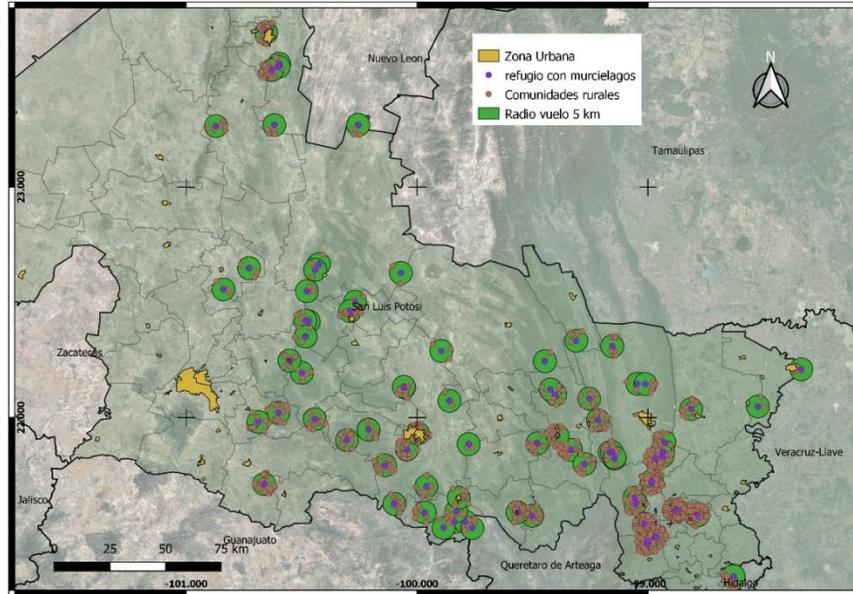


Figura 13. Localidades rurales y urbanas dentro de un radio de 5km a partir de los refugios habitados en SLP durante 2014-2016.

5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

En cuanto a los resultados sobre la supervivencia aparente (ϕ) calculada por los modelos CR (CJS y multiestado), esta fue $>80\%$ y la probabilidad de recaptura (p) $<60\%$. Son mamíferos longevos con una supervivencia más alta o similar a otros mamíferos de su tamaño (Schaub y Vaterlaus-Sclegel, 2001) y menor a los ungulados (Gaillard y Yoccoz 2003). La supervivencia del *D. rotundus* se asemeja a la supervivencia de otros murciélagos a *Chalibolobus tuberculatus* Forster (Prye *et al.*, 2005) y *Eptesicus fuscus* (O'shea *et al.*, 2011) y menor a *Myotis yumanesis* Allen (Frick *et al.*, 2007) y *Rhinolophus ferrumequinum* (Schaub *et al.*, 2007), sin embargo, el análisis poblacional especialmente del murciélago vampiro común es limitada (O'shea *et al.*, 2004). En promedio viven 15 años y algunos llegan a vivir más de 30 (Jones y MacLarnon, 2001; Brunet-Rossinni y Austad, 2004; Benavides *et al.*, 2020). La mayoría de los estudios muestran que la supervivencia desde el nacimiento hasta el primer año de vida es más baja que en los años siguientes (O'shea *et al.*, 2004; Papadatou *et al.*, 2009), información que se confirma en la probabilidad de transición de juvenil a adulto (posición 32 en la matriz de proyección).

La p , sugiere la existencia de una estructura más compleja, debido a que hay una frecuencia alta de movimiento a otros refugios. Muchos individuos se intercambian con otros refugios y algunos vuelan a más de 1km buscando nuevas áreas (Greenhall, 1971; Delpietro *et al.*, 2017) y no necesariamente hay emigración permanente siendo lo más probable que sea aleatoria, como se confirma en los resultados del modelo multiestado. Otro elemento importante es el papel que juega el altruismo entre individuos de la colonia y a los visitantes (Wilkinson, 1986; Carter y Wilkinson, 2015), pues esta actividad incrementa el movimiento temporal y conlleva a la subestimación de p . Por tanto, el modelo multiestado es un mejor predictor de este parámetro que el CJS, al integrar un sitio no observable.

El modelo CJ brinda información sobre la abundancia de individuos en el refugio ER, esta coincide con otros estudios donde se describe su tamaño, este puede ser menor a 50 individuos hasta 100, sin embargo, hay refugios con mayor número de murciélagos (Wilkinson, 1984; Romero et al, 2006; Mialhe, 2013). La proporción es ligeramente mayor en hembras, este valor es diferente a lo reportado por Delpietro et al., 2017, y pudiera deberse al tipo de refugio, puesto que en la mayoría de los refugios se mantiene una proporción 1:1, algunos refugios de apareamiento o maternidad tienen un número mayor de hembras (Romero *et al.*, 2006; O'shea *et al.*, 2011; Mialhe, 2013). El modelo JS aporta más información al considerar a los reclutas en el cálculo de la abundancia, dado que algunos individuos específicamente crías se quedaban en el interior del refugio (inalcanzable) durante las sesiones de captura, en este sentido, el tamaño de la colonia es más grande de lo que se puede capturar en diferentes sesiones (Kery y Schnaub, 2011).

El crecimiento poblacional es similar lento y similar al *Eptesicus fuscus* ($\lambda=1.096$) y al de otros estudios sobre murciélagos, por tanto, se les ha caracterizado como especies con historias de vida continuas (lentas-rápidas) (Bielby *et al.*, 2007; Schorcht *et al.*, 2009). La supervivencia afecta la dinámica poblacional, (O'shea *et al.*, 2004). La elevada longevidad asegura el crecimiento de la población de manera constante y posterior a los 10 años pudiera ser sostenido aumentando su abundancia en el refugio. La etapa adulta es más importante para el crecimiento según el eigenvalor más alto de la matriz de proyección para la elasticidad (0.136) y sensibilidad (0.366) seguido por los juveniles y la fecundidad (O'shea *et al.*, 2011; Juárez, 2012). La supervivencia de juveniles es baja (50%) pero su transición a la etapa adulta les asegura un 81% de llegar al promedio de la esperanza de vida de la especie (Kritanov y Ovodov, 2001; Wilkinson y South, 2002). A pesar de que las crías tienen importancia en el crecimiento como se ve en la Figura 10, la transición a la etapa juvenil es determinante pues la población se ve afectada pues decrece rápidamente. Es posible que debido a los diversos cuidados maternos estas favorezcan su supervivencia (Greenhall, 1983). Otro elemento importante en el

cálculo de la Fecundidad es que al ser una especie poliéstrica continua (Hermanson y Carter, 2020), existe la posibilidad de tener más de una cría al parto, a pesar de que la mayoría de la información científica disponible menciona una baja reproductividad al tener solo una cría por parto (Barclay y Harder 2003; Bernard, 2005; Suzan, 2005; Sampedro *et al.*, 2008; Delpietro *et al.*, 2017), la matriz se modela de tal forma que se tomara en cuenta esta probabilidad mediante información del murciélago *Eptesicus fuscus*, por lo tanto, el cálculo de la etapa de cría se incrementa en la proyección a 10 años (Anexo 3).

Cuando la colonia ha llegado al punto de los 10 años sin control, dicha abundancia de individuos puede verse obligada a localizar nuevos refugios y fuentes de alimento (otras especies o incluso humanos), especialmente si es que las fuentes de alimentación no son suficientes (Carter *et al.*, 2018). Así mismo su población puede impactar negativamente la economía por las pérdidas directas e indirectas, así como de vigilancia, prevención y control, especialmente en zonas alejadas (Streicker *et al.*, 2012; Goncalves *et al.*, 2021).

En el refugio bajo tratamiento con vampiricida la población disminuye de manera notable, sin embargo, en ninguna de las visitas se encontró vacío o abandonado. Los adultos fueron disminuyendo a lo largo de las sesiones de captura, hasta encontrar únicamente juveniles en las últimas sesiones como se ha descrito en otro estudio (Streicker *et al.*, 2012), el sacrificio remueve mayormente a los adultos que son los que tienen actividad social de acicalamiento dentro de la colonia. Al mismo tiempo es posible que los murciélagos logren una comunicación eficiente ante el sacrificio y esto favorezca la dispersión o emigración de adultos a áreas cercanas y menos perturbadas (Wilkinson, 1986; Knörnschild *et al.*, 2012; Braga *et al.*, 2014). El resultado del ajuste al modelo lineal demuestra que no hay una diferencia significativa entre el número de individuos encontrados en el refugio EF comparado con el refugio ER, por lo que no necesariamente se está controlando a la población mediante la aplicación del vampiricida (McDonald, 2016) y se está estimulando su dispersión a áreas con recursos de alimentación (Aguilar *et al.*, 2005; Johnson *et*

al., 2014; Moya *et al.*, 2015) e incluso a asentamientos humanos como lo propone Streicker *et al.*, 2012, sin embargo, en este estudio se asume que el control letal remueve adultos y tanto los juveniles como crías se conservan en el refugio sin verse afectados por las campañas de sacrificio (Sanpedro *et al.*, 2008, Streicker *et al.*, 2012), disminuyendo drásticamente la estructura social y la propagación por la baja inmunidad de los individuos vivos (Streicker *et al.*, 2012). Además, los individuos no removidos podrían responder incrementando su reproducción y/o su supervivencia, dado la compensación o sobre compensación por la reducción de población y disponibilidad de espacio (Hernandez *et al.*, 2013).

Por otra parte, el murciélago *D. rotundus* ha logrado tener una adaptación a nuevos ambientes, y a los cambios generados en el uso de suelo, lo que posiblemente favorece su amplia distribución geográfica en diferentes regiones de América Latina y México (Joffrin *et al.*, 2018; Rocha y Días, 2020). Este estudio confirma que el murciélago hematófago *D. rotundus* se distribuye en amplias zonas de SLP, pero, además, que ha ido buscando nuevos nichos al observarse casos de RPB hacia el norte del estado donde las condiciones climáticas aparentemente no eran propias para la presencia de dichos murciélagos. La presencia de nuevos asentamientos humanos, sobre todo rurales, favorece la creación de refugios artificiales, donde pueden migrar nuevas colonias de estos quirópteros, además, los nuevos asentamientos por lo regular desarrollan actividades ganaderas que a su vez facilitan la fuente de alimentación de estos vectores (Rocha *et al.*, 2019).

Un estudio en México encontró que sin importar las características ambientales la distribución de murciélagos vampiro fue en aumento (Barcenas-Reyes *et al.*, 2019). Al respecto, otro estudio realizado en México usando MaxEnt® determinó a través de condiciones bioclimáticas para el periodo de 2050-2070, que el 30% del paisaje mexicano proporcionará un hábitat idóneo para el *D. rotundus* debido a los cambios en los regímenes climáticos. Esta expansión ocurrirá en el norte y centro de México, donde se encuentra SLP (Zarza *et al.*, 2017). Concordando con lo anterior otro estudio utilizando el modelo de distribución de múltiples especies (SDM), estimó la

distribución potencial de los murciélagos vampiros en América del Norte bajo escenarios climáticos actuales y futuros, encontrando que estos se pueden distribuir en diversos hábitats a lo largo de gran parte del sur, centro y norte de México, inclusive hasta la región sur de Estados Unidos, siendo la única limitante para alcanzar esta latitud es su mala capacidad para termo-regular cuando se exponen a temperaturas inferiores de 10°C (Hayes y Piaggio, 2018).

Considerando estudios realizados en México, *D. rotundus* puede estar en lugares con temperaturas entre 21 y 25°C, altitud por debajo de 2300 msnm y humedad relativa de 45% (Zarza *et al.*, 2017). La idoneidad ambiental ha ido cambiando en los diferentes años de estudio, incrementando el área de dispersión hacia el norte del estado, en la región árida, sin embargo las variables relacionadas con la temperatura como lo son la oscilación anual, la estacionalidad y la oscilación diurna, se han incrementado en 11.5%, de manera adicional las variables de precipitación del trimestre más seco y la estacionalidad de la precipitación también han aumentado en 14.3%, todas ellas se han mantenido como los factores que contribuyen de manera primordial para detectar áreas de dispersión potencial del *D. rotundus* durante el periodo de estudio. En otro estudio realizado con métodos geoestadísticos multivariados donde se evaluó la distribución espacial de los casos de RPB a partir de variables climáticas y frecuencia de enfermedad, encontró que el mayor riesgo para la presencia de casos de RPB se encuentra en la región de la Huasteca del estado de SLP, lo que concuerda con lo encontrado en el presente trabajo (Barcenás-Reyes, *et al.*, 2019).

Durante los tres años estudiados se encontraron refugios de *D. rotundus* abandonados, en donde a pesar de que fueron visitados en más de una ocasión, no se capturo ningún espécimen, el porcentaje de abandono del 58% (34 refugios) en el 2014, lo que es mayor a lo encontrado al este de Sao Paulo, Brasil, donde se identificaron 260 refugios, de los cuales sólo 29 (11.2%) estaban vacíos (Rocha y Días, 2020). El abandono de los refugios puede deberse a factores como la disponibilidad de alimento, la deforestación, pero, sobre todo, a ejecución de

actividades de control letal del vampiro (Streicker y Allgeier, 2012; Rocha y Días, 2020, Olival, 2016). Por lo general, después de algún tiempo, los refugios abandonados pueden ser recolonizados, trayendo consigo nuevos brotes de rabia o de otras enfermedades emergentes o reemergentes (Woodroffe *et al.*, 2006; Blackwood *et al.*, 2013; Streicker y Allgeier, 2012). El cambio de uso de suelo de rural a urbanizado, favorece que los refugios de los *D. rotundus* sean de tipo artificial (Joffrin *et al.*, 2018). En este trabajo algunos murciélagos vampiros fueron capturados en sitios urbanizados, como paradas de autobús, escuelas, casas deshabitadas, lo que concuerda con lo encontrado por (Mialhe, 2013), en San Paulo, donde el 67% de los refugios que usan los murciélagos son artificiales. Esta situación favorece la interacción entre humanos, animales de compañía y murciélagos vampiro, lo que incrementa el riesgo de propagación y persistencia de enfermedades infecciosas (Joffrin *et al.*, 2018; Hassell *et al.*, 2016).

Las 337,836 personas que viven dentro del radio de 5 km de vuelo de los murciélagos encontrados en los refugios harían pensar en un riesgo considerable, sin embargo, son pocos los eventos de agresiones a humanos reportadas por las autoridades de salud, lo anterior hace pensar en una posible convivencia estable entre estas especies. No hay estudios que hagan evidente el grado de interacción por lo cual se considera necesario establecer con mayor precisión las implicaciones de la relación entre estas dos especies. Ya que resultados de un trabajo realizado en el este de Sao Paulo en Brasil, muestra la presencia de un refugio de *D. rotundus* por cada 6 granjas, lo cual relaciona la información con el tamaño del rebaño, pero no de la población humana. Es importante continuar con estudios como el de Rocha, que permitan establecer valores sobre el número potencial de murciélagos vampiros por refugio, la frecuencia de mordidas al ganado en una región y los casos de rabia. Con datos como los anteriores, los investigadores pudieron construir un modelo para facilitar la ubicación de los refugios y con eso poder identificar otras granjas vulnerables, donde se debe reforzar la vigilancia de los ataques de murciélagos

vampiros y otras medidas de control, así mismo que las intervenciones sean más eficientes (Benavides *et al.*, 2020; Rocha y Días, 2020).

Considerando que la presencia de ganado es uno de los principales factores de la presencia y cercanía de *D. rotundus* a comunidades humanas, al mismo tiempo podría ser una protección a los humanos, ya que los vampiros tienen alimento de más fácil acceso con los animales domésticos (Johnson *et al.*, 2014; Bobrowiec *et al.*, 2015). Dado que el 80% de los refugios hayan sido artificiales, hace necesario seguir estudiando el papel de la urbanización en la distribución de *D. rotundus*, así como la presencia de animales silvestres y domésticas como un amortiguador de ataques a seres humanos y alternativas de control de enfermedades potencialmente zoonóticas como la rabia.

El control de la rabia por medio del sacrificio de murciélagos requiere su continuo estudio con modelos ecológicos y espaciales, con diferentes variaciones incluso con alternativas de control para proyectarlo a diferentes años, para tener un mejor manejo de la especie y mejorar las intervenciones a poblaciones vulnerables.

6. IMPLICACIONES

En este estudio, se brinda información sobre la importancia de la etapa adulta, puesto que esta tiene la elasticidad y sensibilidad más alta. En esta etapa recae la supervivencia de la especie, así como su crecimiento y abundancia. El control poblacional dirige sus esfuerzos para reducir, mordeduras, abundancia, y circulación viral (local), basado en la premisa que el mantenimiento del virus de la rabia depende de la densidad del reservorio. El control letal no asegura el control de la distribución, abundancia del reservorio y tampoco la circulación del virus de la rabia en la población de vampiros (Benavides *et al.*, 2020, Goncalves *et al.*, 2021), puesto que no necesariamente elimina a todos los miembros y dada la perturbación

a los refugios, estos pueden migrar a otros refugios disponibles aumentando el movimiento natural entre colonias. Dicho control se centra localmente y podría iniciar próximos brotes en el área por la remoción de individuos adultos con memoria inmunológica (Goncalves *et al.*, 2021). El sacrificio regular de vampiros no es eficaz en tanto que no se requiere con frecuencia. El crecimiento de la población es lento por lo tanto, esta medida con control podría modificarse siendo más planeado y menos reactivo. Dado que su población alcanza niveles altos de abundancia cada 10 años, una propuesta podría ajustarse a esta regularidad, lo cual, sería una alternativa para un programa de manejo adaptativo (Nichols, *et al.*, 2015).

Alternativas para el control sustentable de la especie se ha puesto en marcha tomando en cuenta la dinámica poblacional y la de la rabia en colonias de *D. rotundus*, como la supresión reproductiva. Esta podría reducir gradualmente el tamaño de las poblaciones de vampiros minimizando la perturbación social y el aumento la propagación de rabia, al mismo tiempo que mantiene la estructura de la etapa adulta puede tener inmunidad contra la rabia (exposiciones previas) (Benavides *et al.*, 2020; Goncalves *et al.*, 2021). Antes de la aplicación sería conveniente realizar un estudio de la demografía tomando en cuenta tal reducción a la Fecundidad combinando con modelos CR por clases de edades, para ver el impacto en la supervivencia de adultos o la posible compensación dada la restricción de la reproducción.

La vacunación como una estrategia de prevención del virus de la rabia (más no de ataques de vampiros) es clave evitar problemas de salud animal y especialmente sobre la salud pública, y coadyuvar en una respuesta eficaz contra la rabia (Anderson *et al.*, 2012; Griffiths *et al.*, 2020). Sin embargo, es necesario un cambio en la estrategia de vacunación. Modelos espaciales pueden permitir la priorización de comunidades e incluso métodos matemáticos sofisticados como los logaritmos genéticos lograrían una optimización del despliegue, reduciendo costos y mejorando la logística.

Lo anterior permitirá mejorar las actividades de vigilancia epidemiológica de la rabia y otras enfermedades zoonóticas en la población animal y humana, dado el potencial de estas especies para transmitir enfermedades infecciosas, lo cual puede permitir atender a localidades más vulnerables dada la interacción tan cercana con la especie.

7. REFERENCIAS

- Aguilar, A. S., Aréchiga, C. N. (2011). Los murciélagos ¿héroes o villanos? Ciencia, Abril-Junio: 76-83.
- Aguilar, S. A., Loza, R. E., Salas, R. M., Brisseau, N., Cliquet, F., Pastoret, P. P., Rojas, D.S., Tesoro, E. (2005). Salivary excretion of rabies virus by healthy vampire bats. *Epidemiol. Infect.* 133, 517–522.
- Almeida, M. F., Martorelli, L. F. A., Aires, C. C., Sallum, P. C., Durigon, E. L., Massad, E. (2005). Experimental rabies infection in haematophagous bats *Desmodus rotundus*. *Epidemiol. Infect.* 133, 523-527. doi :10.1017/S095026880400365
- Amador, L. I., Arévalo, L. R. M., Almeida, F. C., Catalano, S. A., Giannini, N. P. (2018). Bat systematics in the light of unconstrained analyses of a comprehensive molecular supermatrix. *Journal of Mammalian Evolution*, 25, 37–70.
- 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 México. *Transbound Emerg Dis.* 61(82):140-6.
- Aréchiga, C. N., Kuranaratna, D., Aguilar, S. A. (2014). Control of Canine Rabies in Developing Countries: Key Features and Animal Welfare Implications. *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.* 33, 311-321.
- Arellano, S. (1988). Biology, Ecology, and Control of Vampire Bat. *Infect Dis* , 10(4): S615-9.
- Arias, C. M. R., Xavier, D. de Arias., Caicedo, C. A., Andrade, E., Abel, I. (2019). Epidemiological scenarios for human rabies exposure notified in Colombia during ten years: A challenge to implement surveillance actions with a differential approach

on vulnerable populations. PLoS ONE 14(12): e0213120.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213120>

Arnason, A. N. (1973). The estimation of population size, migration rates, and survival in a stratified population. *Research in Population Ecology* 15, 1–8.

Badii, M. H. A., Guillen, J., Landeros, E., Cerna, Y., Ochoa, V. (2012). Muestreo por métodos de captura y recaptura. *International Journal of Good Conscience*. 7(1)97-131.

Barcenas-Reyes, I., Loza-Rubio, E., Zendejas- Martinez, H., Luna-Soria, H., Canton- Alarcon, G., Milian Suazo, F. (2015). Comportamiento epidemiológico de la rabia paralitica bovina em la región central de Mexico, 2001-2013. *Rev Panam Salud Publica*. 38(5):396–402.

Barclay, R. M. R., Harder, L. M. (2003). Life histories of bats: life in the slow lane. *Bat Ecology* (ens T. H. Kunz y MB Frenton). University of Chigago Press, Chicago, IL, 209-253pp

Becke, D. J., Czirják, G. Á., Volokhov, D. V., Bentz, A. B., Carrera, J. E., Camus, M. S., Navara, K. J., Chizhikov, V. E., Fenton, M., Brock, Simmons, N. B., Recuenco, S. E., Gilbert, A. T., Altizer, S., Streicker, D. G. (2018). Livestock abundance predicts vampire bat demography, immune profiles and bacterial infection risk. *Phil Trans R Soc B*. 373.

Benavides, J. Á., Valdrrama, W., Recuenco, S., Uieda, G., Suzán, G., Ávila-Flores, R., Velasco-Villa, A., Almeida, M., Andrade, de F. A. G., Molina-Flores, B., Vigilato, M. A. N., Pompai, 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), 1002. <https://doi.org/10.3390/v12091002>

Bernard, E. (2005). Morcegos vampiros. Sangue, raiva e preconceito. *Ciencia Hoje* 36(201):44-49.

Bielby, J., Mace, G. M., Bininda-Emonds, O. R. P., Cardillo, M., Gittleman, J.L., Jones, K. E., Orme, D. C. L., Purvis, A. (2007). The fast-slow continuum in mammalian life-history: an empirical reevaluation. *The American Naturalist*, 169, 748-757.

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. *PLoS ONE* 11(5):20837-20842.

Bobrowiec, P. E. D., Lemes, M. R., Gribel, R. (2015). Prey preference of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*, Chiroptera) using molecular analysis. *J Mammal*; 96(1): 54-63.

Braga, G. B., Hildebrand, G. F. J., Leite, B. M., Sena, de E. F., Dias, R. A. (2014). Predictive qualitative risk model of bovine rabies occurrence in Brazil. *Preventive Veterinary Medicine*. 133, 536–546.

Brochier, B., Kieny, M. P., Costy, F., Coppens, P., Bauduin, B., Lecocq, J. P. B., Languet, B., Chappuis, G., Desmettre, P., Afiademanyo, K., Libois, R., Pastoret, P. P. (1991). Large-scale eradication of rabies using recombinant vaccinia-rabies vaccine. *Nature* 354, 520–522. <https://doi.org/10.1038/354520a0>

Brunet-Rossinni, A. K., Austad, S. N. (2004). Ageing studies on bats: a review. *Biogerontology*, 5, 2011-222.

Cáceres, M. O., Cáceres, S. I. (2010). Random Leslie matrices in population dynamics. *Journal of Mathematical Biology*, 63,519-556.

Calisher, C. H., Childs, J. E., Field, H. E., Holmes, K. V., Schountz, T. (2006) Bats: important reservoir hosts of emerging viruses. *Clin. Microbiol. Rev.* 19:531–545.

Carter, G. G., Forrs, S., Page, R. A., Ratcliffe, J. M. (2018). Younger vampire bats (*Desmodus rotundus*) are more likely than adults to explore novel objects. Plos One 13(5): e0196889. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196889>

Carter, G. G., Wilkinson, G. S. (2015). Social benefits of non-kin food sharing by female vampire bats. Proceedings of the Royal Society B, 282: 20152524. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2524>

Carter, G. G., Wilkinson, G. S., (2015). Social benefits of non-kin food sharing by female vampire bats. Proc. R. Soc. B 282: 20152524. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.2524>

Caswell, H. (2019). Sensivity Analysis: Matrix methods in demograpghy and ecology, Demographic research monographs. Springer Open pp4-10.

Condori, C. R., Streicker, D.G., Cabezas, S. C., Velasco, V. A. (2013). Enzootic and Epizootic Rabies Associated with Vampire Bats, Peru. *Emerging Infectious Diseases*, 19(9):1463-1469.

Cormack, R. M. (1964). Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51, 429– 438.

Cowen, L., Schwarz, C. J. (2006). The Jolly-Seber Model with tag loss. *Biometrics*, 62(3), 699–705. doi:10.1111/j.1541-0420.2006.00523.x

Cubaynes, S., Galas, S., Richaud, M., Sanz, A., Pradel, R., Tavecchia, G., Colchero, F., Roques, S., Shefferson, R., Camarda, C. (2021). Survival Analysis from Demographic methods acorss the tree of life. Oxford University Press, In press.

Dantas, T. F., Valencia C., Andade Filho, G. de V. (2005). First record of *Desmodus rotundus* in urban area from city Olinda, Pernambuco, northeastern Brazil: A case report. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de Sau Paulo* 47(2):107-108.

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. *Roc Soc Open Sci.* 26;4(4):160959.

Delpietro, H. A., Russo, R.G. (1996). Ecological and epidemiologic aspects of the attacks by vampire bats and paralytic rabies in Argentina and analysis of the proposals carried out for their control. *Rev Sci Tec*, 158(3): 971-84.

DeNault, L. K., McFarlane, D. A. (1995). Reciprocal Altruism between Male Vampire Bats *Desmodus rotundus*. *Anim Behav*, 49: 855-56.

de Oliveira, F. V. (2020). Microchiroptera Life History. In: Vonk J., Shackelford T. (eds) *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_1158-1

Dorazio, R. M. (2020). Objective prior distributions for Jolly -Seber models of zero augmented data. *Biometrics*. doi:10.1111/biom.13221

Ergon, T., Gardner, B. (2014). Separating mortality and immigration: modeling space use, dispersal and survival with robust design spatial-capture -capture data. *Methods in Ecology and Evolution*, doi: [10.1111/2041-210X.12133](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12133)

Escobar, L. E., Peterson, A. T., Papeş, M., Favi, M., Yung, V., Restif, O., Huijie-Qiao, H., Medina-Vogel, G. (2015). Ecological approaches in veterinary epidemiology: mapping the risk of bat-borne rabies using vegetation indices and night-time satellite imagery. *Vet Res.* 46(1):92.

Fauquet, C. M., Mayo, M. A., Maniloff, J., Desselberger, U., BallVirus, L. A. (2005). Taxonomy: classification and nomenclature of viruses Eighth report of the International Committee on the Taxonomy of Viruses. *Family Rhabdoviridae*, Academic Press, San Diego. 623-633pp.

Fenton, M. B., Simmons, N. B. (2014). *Bats: A world of science and mystery*. Chicago: The University of Chicago Press. 33pp

Francischetti, I. M., Assumpção, T. C., Ma, D., Li, Y., Vicente, E. C., Uieda, W., Ribeiro, J. M. (2013). The “Vampirome”: Transcriptome and proteome analysis of the principal and accessory submaxillary glands of the vampire bat *Desmodus rotundus*, a vector of human rabies. *J Proteomics*. 82: 288–319.

Frick, W. F., Rauney, W. E., Pierson, E. D. (2007). Potential effects of environmental contamination on *Yuma mytos* demography and population growth. *Ecological Applications*, 17, 1213-1222.

Foley, N. M., Thong, V. D., Soisook, P., Goodman, S. M., Armstrong, K. N., Jacobs, D. S., Puechmaille, S., & Teeling, E. C. (2015). How and why overcome the impediments to resolution: Lessons from rhinolophid and hipposiderid Bats. *Molecular Biology and Evolution*, 32(2), 313–333

Gaillard, J. M., Yoccoz, N. G. (2003). Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology*, 84,3294-3306. <https://doi.org/10.1890/02-0409>

García, E. (2004). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Serie Libros núm. 6. México: Instituto de Geografía, UNAM.

Giamo, S., Tralsen, A. (2021). Applying symmetries of elasticities in matrix population models. *Theor Ecol* <https://doi.org/10.1007/s12080-021-00513-x>

Gilroy, J. J., Virzi, T., Boulton, R. L., Lockwood, J. L. (2012). A new approach to the “apparent survival” problem: estimating true survival rates from mark-recapture studies. *Ecology*, 93, 1509-1616

Goncalves, F., Fischer, E., Dirzo, R. (2017). Forest conversion to cattle ranching differentially affects taxonomic and functional groups of Neotropical bats. *Biol. Conserve.*, 210:343-348. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.04.021>

Goncalves, F., Galetti, M., Streicker, D. G. (2021). Management of vampire bats and rabies: a preaction for rewilding projects in the Neotropics. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(1):37-42. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2020.12.005>

Greenhall, A. M., Joermann, G., Schmidt, V. (1983). *Desmodus rotundus*. *Mammalian Species*, 202:1-6.

Greenhall, A. M. (1971). Lucha contra los murciélagos vampiro. Estudio y proyecto de programa para América Latina. *Boletín de la Oficina Sanitaria Panamericana* 231- 246.

Griffiths, M. E., Bergner, L. M., Broos, A., Meza, D.K., Filipe, A. da Silva., Davison, A., Carlos, Tello., Becker, D. J., Streicker, D. (2020). Epidemiology and biology of a herpesvirus in rabies endemic vampire bat populations. *Nat Commun* **11**, 5951 <https://doi.org/10.1038/s41467-020-19832-4>

Hassell, J. M., Begon, M., Ward, M. J., Fèvre, E. M. (2016). Urbanization and Disease Emergence: Dynamics at the Wildlife–Livestock–Human Interface. *Trends Ecol Evol.* 32(1):55-67.

Hayes, M. A, Piaggio, A. J. (2018). Assessing the potential impacts of a changing climate on the distribution of a rabies virus vector. *PLoS ONE.* 13(2): e0192887.

Hayman, D. T., Bowen, R. A., Cryan, P. M., McCracken, G. F., O'Shea, T.J., Peel, A. J., Gilbert, A., Webb, C. T., Wood, J. L. (2013). Ecology of zoonotic infectious diseases in bats: current knowledge and future directions. *Zoonoses Public Health.* 2013;60(1):2-21.

Henderson, P. A. (2003). *Practical methods in ecology.* Blackwell Publishing 10-101.

Hermanson, J. W., Carter, G. G. (2020). Vampire Bats en Fleming T, Dávalos L, y Mello AR. Phyllostomid Bats. University of Chicago Press, pp 257-272. <https://doi.org/10.7208/9780226696263-015>

Hernández, P. R., Rawlins, R. G., Kessler, M. J., Williams, L. E., Ruiz, M. T. M., González, M. J., Ruiz, L. A. V., Sabat, A. M. (2013). Demographic variability and density-dependent of a free-ranging rhesus macaque population. *Am J Primatol* 75(12):1152-1164. Doi:10.1002/ajp.22177

Hesami, N., Reza Abai, M., Vatandoost, H., Alizadeh, M., Fatemi, M., Ramazanpour, J., Hanafi-Bojd, A. A. (2019). Using Ecological Niche Modeling to Predict the Spatial Distribution of *Anopheles maculipennis* s.l. and *Culex theileri* (Diptera: Culicidae) in Central Iran. *J Arthropod-Borne Dis.*13(2): 165–176.

Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones PG, Jarvis A. (2005). Very High-Resolution Interpolated Climate Surfaces for Global Land Áreas. *Int J Climatol.* 25:1965–1978.

Hutcheon JM, Kirsch JA. (2006). A moveable face: deconstructing the Microchiroptera and a new classification of extant bats. *Acta Chiropterol.* 8:1-10.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2007). Carta edafológica. Escala 1:250,000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. URL: <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825235673>. Consultado 22 febrero 2020.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2008). Unidades climáticas. Escala 1:1,000,000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. URL: <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825267568>. Consultado 22 febrero 2020.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2015). Carta de uso de suelo y vegetación. Escala 1:250,000. Serie V. Instituto Nacional de Estadística y

Geografía. México. URL:
<https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825570385>.
Consultado 22 febrero 2020.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2017). Topográfica. Escala 1:50,000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. URL:
<https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463532200>.
Consultado 22 febrero 2020.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía. Cuéntame, información por entidad. San Luis Potosí.
<http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/slp/territorio/clima.aspx?tema=me&e=24>. Consultado 8 de febrero de 2020.

Joffrin, L., Dietrich, M., Mavingui, P., Lebarbenchon, C. (2018). Bat pathogens hit the road: But which one? *PLoS Pathog.* 14(8):e1007134.

Johnson, N., Aréchiga, C. N., Aguilar, S. A. (2014). Vampire Bat Rabies: Ecology, Epidemiology and Control. *Viruses*, 6, 1911-1928.

Jolly, G. M. (1965). Explicit estimates from capture– recapture data with both death and immigration- stochastic model. *Biometrika* 52, 225–247.

Jones, K. E., MacLarnon, A. (2001). Bat life-histories: testing models of mammalian life history evolution. *Evolutionary Ecology Research*, 3, 465-476

Juárez, C. L. G. (2012). Dinámica poblacional del murciélago vampiro *Desmodus rotundus* (Chiroptera: Phyllostomidae) en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México, Tesis de Maestría en ciencias en biodiversidad y conservación. Instituto de ciencias básicas e ingeniería, Centro de investigaciones biológicas

- Kéry, M., Schaub, M. (2011). Bayesian population analysis using WinBugs – a hierarchical perspective. Academic Press Elsevier, 1030-1035.
- Khritankov, A. M., Ovodov, N. D. (2001). Longevity of Brandt's bats (*Myotis brandii* Eeversman) in Central Siberia. *Plecotus* 4:20-24.
- Knörnschild, M., Jung, K., Nagy, M., Metz, M., Kalko, E. (2012). Bat Echolocation calls facilitate social communication. *Proc R Soc B*, 279, 4827-4835. doi:10.1098/rspb.
- Kobayashi, Y., Ogawa, A., Sato, G., Sato, T., Itou, T., Samara, S. I., Carvalho, A. A. B., Nociti, D. P., Ito, F. H., Sakai, T. (2006). Geographical distribution of vampire bat-related bovine rabies in Brazil. *J. Vet. Med. Sci*, 68, 1097–1100.
- Koopman, K. F. (1994). *Chiroptera: Systematics*, Handbook of Zoology, Vol. 8, Mammalia (Walter de Gruyter, New York, 1994).
- Kunz, T. H., Fenton, M. B. (2003). Eds. *Bat Ecology*. (University of Chicago Press, Chicago). 114pp
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Coblert, 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.
- Lee, D. N., Papeş, M., Van den Bussche, R. A. (2012). Present and potential future distribution of common vampire bats in the Americas and the associated risk to cattle. *PloS one*.7(8): e42466.
- Letko, M., Seifert, S. N., Olival, K. J., Plowright, R. K., Munster, V. J. (2020). Bat-borne virus diversity, spillover and emergence. *Nat. Rev. Microbiol.*, 18:461-471. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0394-z>

Linhart, S. B., Flores, C. R., Mitchell, G. C. (1972). Control of vampire bats by topical application of an anticoagulant, chlorophacinone. *Boletín de la OSP*, VI:2 (31-39). <https://iris.paho.org/bitstream/handle/10665.2/12176/ev6n2p31.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

Linhart, S. B., Flores, C. R., Mitchell, G. C. (1974). Control de Murciélagos Vampiro por medio de un Anticoagulante . En G. C. Mitchell, & R. J. Burns, *Combate Químico de los Murciélagos Vampiros*. Buenos Aires: Centro Regional de Ayuda Técnica. Agencia para el Desarrollo internacional México 21-28pp.

Lopez-Vidal, J. C. (2004). Biología de la *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera, Molossidae) en la cueva “El Salitre”, Metztlán, Hidalgo. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

McColl, K. A., Tordo, N., Aguilar, S. A. (2000). Bat Lyssavirus infections. *Review Science Technology*, 19 ,177-196.

McDonald, J. L., Bailey, T., Delahay, R. J., McDonald, R. A., Smith, G. C., Hodgson, D. J. (2016). Demographic buffering and compensatory recruitment promotes the persistence of disease in a wildlife population. *Ecology Letters* 19:443-449. Doi:10.1111/ele.12578

Meltzer, M. I., Rupprecht, C. E. (1998). A Review of the Economics of the Prevention and Control of Rabies. *Pharmacoeconomics* 14, 365–383 <https://doi.org/10.2165/00019053-199814040-00004>

Mialhe, P. (2013). Characterization of *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810) (Chiroptera, Phyllostomidae) shelters in the Municipality of São Pedro - SP. *Braz. J. Biol.* , 73 (3): 521-526.

Mochizuki, N., Kobayashi, Y., Sato, G., Hirano, S., Itou, T., Ito, F. H., Sakai, T. (2011). Determination and Molecular Analysis of the Complete Genome Sequence

of Two Wild-Type Rabies Viruses Isolated from a Haematophagous Bat and a Frugivorous Bat in Brazil. *Vet. Med. Sci.* 73(6): 759–766.

Moran, D., Juliao, P., Álvarez, D., Lindblade, K. A., Ellison, J. A., Gilbert, A. T., Petersen, B., Rupprecht, C., Recuenco, S. (2015). Knowledge, attitudes and practices regarding rabies and exposure to bats in two rural communities in Guatemala. *BMC Res Notes.* 8:955.

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. ISSN: 0327-9383 <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=457/45739766008>

Munguía-Steyer, R. E. (2010). Tutorial 5: Supervivencia con destino desconocido, Curso: Métodos de captura-recaptura, UNAM.

Murray, D. L., Sandercock, B. K. (2020). Population ecology in practice. Wiley Blackwell, Oxford. 173-176.

Kverno, N. B., Mitchell, G. C. (1976). Vampire Bats and their Effect on Cattle Production in Latin America. *World Animal Review.* 17: 1-7.

Nichols, J. D., Sauer, J. R., Pollock, K. H., Hestbeck, J. B., (1992). Estimating transition probabilities for stage- based population projection matrices using capture-recapture data. *Ecology* 73, 306–312.

Norma Oficial Mexicana “para la prevención y control de la Rabia” (NOM-011-SSA-1993).

O’shea, T. J. M., Ellison, L.E., Stanley, T. R. (2004). Survival estimation in bats: historical overview, critical appraisal, and suggestions for new approaches. *Sampling rare and Elusive Species: Concepts, Designs, and Techniques for estimation Population Parameters* (ed WL Thompson) Island Press, Washington, DC. 297-336.

Organización Mundial de Sanidad Animal (OIE) (2019) Código Sanitario para los animales Terrestres Capitulo 8.14 Infeccion por el virus de la rabia https://www.oie.int/fileadmin/home/esp/health_standards/tahc/current/chapitre_rabies.pdf

Olival, K. J. (2016). To cull, or Not to Cull, Bat is the Question. *EcoHealth*. 13, 6-8.

Oliveira, F. W., Carnieli, J. P., Galera, C. J., Carrieri, M. L., Kotait, I., Iamamoto, K., Novaes, O. R., Brandao, P. 1E. (2012). *Desmodus rotundus* and *Artibeus* spp. bats might present distinct rabies virus lineages. *braz j infect dis.*, 16(6):545–551

O'Shea, T. J., Ellison, L. E., Stanley, T. R. (2011). Adult survival and population growth rate in Colorado big brown bats (*Eptesicus fuscus*), *Journal of Mammalogy*. 92(2):433–443. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-162.1>

Papadatou, E., Butlin, R. K., Pradel, R., Altringham, J. D. (2009). Sex specific roost movements and population dynamics of the vulnerable long-fingered bat, *Myotis capaccinii*. *Biological Conservation*, 142, 280-289. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.10.023>

Pérez-Rivero, J. J., Pérez, M. M., Aguilar, S. A. (2014). Histometric analysis of vampire bat (*Desmodus rotundus*) testicles treated. *Journal of Applied Animal Research*, 42(2): 208-212.

Phillips, S. J, Robert, P., Anderson, R. P., Schapire, R. E. (2006). Maximum Entropy Modeling of Species Geographic Distributions. *Ecol Modell*. 190: 231–259.

Pledger, S., Pollock, K. H Norris, J. L. (2009). Open Capture- Recapture Models with Heterogeneity: I. Jolly- Seber Model. *Biometrics* 6(3):883-890. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2009.01361.x>

Plowright, R. K., Eby, P., Hudson, P. J., Smith, I., Westcott, D., Bryden, W. L., Middleton, D., et al. (2015). Ecological dynamics of emerging bat virus spillover. *Proc Biol Sci.* 282(1798):20142124

Portilla, C.V., Selvaraj, J. J. (2020). Geographic shifts in the bioclimatic suitability for *Aedes aegypti* under climate change scenarios in Colombia. *Heliyon.* 24: 6(1):e03203.

Pradel, R., (1996). Utilization of capture-Mark-recapture for the study of recruitment and population growth rates. *Biometrics.*52:703-709.

Pryde, M. A., O'Donnell, C. F. J., Barker, R., (2005). Factors influencing survival and long-term population viability of New Zealand long-tailed bats (*Chalinolobus tuberculatus*): implications for conservation. *Biological Conservation*, 126, 175-185.

Quan, P., Firth, C., Conte, J. M., Williams, S.H., Zambrana-Torrel, C. M., Simon, J., Anthony, S. J., Ellison, J. A., et al. (2013). Bats are a major natural reservoir for hepaciviruses and pegiviruses. *Proc Natl Acad Sci USA.* 110: 8194–8199.

Recuenco, S. E. (2020). Rabies vaccines, prophylactic, Peru: massive rabies pre-exposure prophylaxis for high-risk populations.

Ribeiro, J., Staudacher, C., Martins, C.M. et al. (2018). Bat rabies surveillance and risk factors for rabies spillover in an urban area of Southern Brazil. *BMC Vet Res* **14**, 173. <https://doi.org/10.1186/s12917-018-1485-1>

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. *Prev Vet Med.*174: 104809.

Rocha, F., Ulloa-Stanojlovic, F. M., Rabaquim, V. C. V., Fadil, P., Pompei, J. C., Brandão, P. E., Dias, R. A. (2019). Relations between topography, feeding sites, and

foraging behavior of the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *J Mammal*;101(1):164-171.

Romero, M. L., Aguilarm S. A., Sánchez, H. C. (2006). Murciélagos benéficos y vampiros, características, importancia, rabia, control y conservación. México: AGT Editor S.A.

Rousseau, R., McGrath, G., McMahon, B. J., Vanwambeke, S. O. (2017). Multi-criteria decision analysis to model *Ixodes ricinus* habitat suitability. *EcoHealth*. 14(3): 591–602.

Rupprecht, C. E., Hanlon, C. A., Slate, D. (2006). Control and Prevention of Rabies in Animals Paradigm Shifts. *Dev Biol*, 125:103-11.

Sánchez-Hernández, C. M., Romero-Almaraz, M. L., Flores-Oviedo, A., García-Estrada, C., Villagrán-Santa, C. M. (2002). *Desmodus rotundus* murinus (Wagner 1840) Vampiro. En: Historia natural de Chamela. Noguera FA, Vega Rivera H, García-Aldrete AN, Quesada Avedaño. (Eds) Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México 568pp

Sánchez M. P., Díaz-Sanchez, O. A., Sanmiguel, R. A., Ramirez, A. A., Escobar, L. (2019). Rabia en las Américas, varios desafíos y «Una Sola Salud: artículo de revisión. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Perú*, 30(4), 1361-1381. <https://dx.doi.org/10.15381/rivep.v30i4.17149>

Sanpedro, M. A. C., Martinez, B. C. M., Mercado, R. A. M., Osorio, O. S. C., Otero, F. Y. C., Santos, (2008). Refugios, período reproductivo y composición social de las poblaciones de *Desmodus rotundus* (Geoffroy, 1810) (Chiroptera: Phyllostomidae), en zonas rurales del departamento de sucre, Colombia. *Caldasia* 30(91):127-134.

Schaub, M., Gimenes, O., Sierro, A., Arletaz, R. (2007). Use of integrated modeling to enhance estimates of population dynamics obtained from limited data.

Conservation biology. 21:945-955. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00743.x>

Schaub, M., Gimenez, O., Schmidt, B.R., Pradel, R. (2004). Estimating Survival and Temporary Emigration in the Multistate Capture- Recapture framework. *Ecology* 85(8):2107-2113. <https://doi.org/10.1890/03-3110>

Schaub, M., Royle, A. (2013). Estimating true instead of apparent survival using spatial Cormack -Jolly- Seber models. *Methods in Ecology and Evolution* <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12134>

Schaub, M., Vaterlaus-Schlegel, C. (2001). Annual and seasonal variation of survival rates in the garden dormouse (*Eliomys quercinus*). *Journal of Zoology*, 255,89-96. DOI: [10.1007/s00442-004-1616-1](https://doi.org/10.1007/s00442-004-1616-1)

Scheffer, K. C., Iamamoto, K., Miyuki, A. K., Mori, E., Estevez, G. A., Achkar, S. M., Oliveira, F. (2014). Murciélagos Hematógafos como Reservorios de la Rabia. *Rev Peru Med Exp Salud Publica*, 31(2):302-9.

Scheffer, K. C., Carrieri, M. L., Albas, A. V., Helaine, C., Kotait, I., Ito, F.H., (2007). Rabies virus in naturally infected bats in the State of São Paulo, Southeastern Brazil. *Revista de Saúde Pública*. 41(3):389-395. <https://dx.doi.org/10.1590/S0034-89102007000300010>

Schorcht, W., Bontadina, F., Schaub, M. (2009). Variation of adult survival drives population dynamics in a migrating forest bat. *Journal of Animal Ecology*, 78:1182-1190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01577.x>

Servicio Nacional de Sanidad Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (2021). Informe Semanal sobre Enfermedades y Plagas de Reporte Obligatorio Inmediato. Semana 51.

https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/524294/SEM_51_2019_WEB.PDF
F.Consultado abril 2021.

Simmons, N. B., Geisler, J. H. (1998). Phylogenetic relationship of Icaronycteris, Archaeonycteris, and foraging strategies in Microchiroptera *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 235:1.

Simmons, N. B. (2005a). Evolution An Eocene Bing Bang for Bats. *Science.* 307:257-58.

Simmons, N. B., (2005b) en *Mammalian Species of the World, A Taxonomic and Geographic Reference*, D. E. Wilson, D. M. Reeder, Eds. (Johns Hopkins University Press, Baltimore), 312–529pp.

Stevens, H. (2009). *A primer of ecology with R.* Springer, 3-56.

Streicker. D. G., Allgeier, J. E. (2016). Foraging choices of vampire bats in diverse landscapes: potential implications for land-use change and disease transmission. *J App Ecol.* 53:1280-1288.

Streicker. D.G., Recuenco, S., Vakderram, W., Gomez- Benavides, J., Vargas, I., Pacheco, V., Condori, C. R., Montgomery, J., Rupprecht, C., Rohani, P., y Altizer, S. (2012). Ecological and anthropogenic drivers of rabies in vampire bats: implications for transmission and control. *Proc R Soc B* 279:3384-3392.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2012.0538>

Sunil, N., Sivaraj, N., Anitha, K., Abraham, B., Kumar, V., Sudhir, E., Vanaja, M., Varaprasad, K. S. (2008). Analysis of diversity and distribution of *Jatropha curcas* L. germplasm using Geographic Information System (DIVA-GIS). *Genet Resour Crop Evol.* 56(1): 115–119.

Suzán, G. (2005). Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G, Oliva G (coordinadores): *Desmodus rotundus* (E. Geogroy, 1810). Comisión Nacional para

el conocimiento y uso de la biodiversidad (CONABIO) y Fondo de Cultura Económica. México. 193-194pp

Vargas y Quiñones, M. (1992). Rabia paralítica bovina y control del vampiro *Desmodus rotundus* murinus, en el estado de Morelos. Revista universidad: ciencia y tecnología. Cuernavaca, Morelos. UAEM 2(2).

Vaughan, T. A., Ryan, J. M., Czaplewski, N. J. (2015). Mammalogy (6th ed.). Burlington: Jones & Bartlett

Velasco- Villa, A., Mauldin, M. R., Shi, M., Escobar, L. E., Gallardo-Romero, N. F., Damon, I., Olson, V. A., Streicker, D. G., Emerson, G. (2017). The history of rabies in the western hemisphere. *Antiviral Res.* 146:221-232.

West, A. M, Kumar, S., Brown, C. S., Stohlgren, T. J., Brombergc, J. (2016). Field validation of an invasive species Maxent model. *Ecol Inform.* 36: 126-134.

White, G. C, Burnham, K. P. (1999). Program Mark, survival estimation from population of marked animals: bird study. Supplement 46, S120-S138

Wilkinson, G. S., South, J. M. (2002). Life history, ecology and longevity in bats. *Anging Cell* 1:124-131.

Wilkinson, G.S. (1984). Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature.* 308,181-184.

Wilkinson, G.S. (1986). Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. *Animal behaviour*, 34:6, 1880-1889. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80274-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80274-3)

Wilkinson, G. S. (1988a). Reciprocal altruism in Bats and other mammals. *Ethology and Sociobiology.* 9(2-4):85-100.

Wilkinson, G. S. (1988b). Social Organization and Behavior. En A. M. Greenhall, & U. Schmidt, *Natural History Of Vampire Bats* Florida, EUA: CRC Press 86-95.

Woodroffe, R., Donnelly, C. A., Jenkins, H. E., Johnston, W. T., Cox, D. R., Bourne, F. J., Cheeseman, C. L., Delahay, R. J., Clifton-Hadley, R. S., Gettinby, G., Gilks, P., Hewinson, R. G., McInerney, J. P., Morrison, W. I. (2006). Culling and cattle controls influence tuberculosis risk for badgers. *Proc Natl Acad Sci USA*. 103:14713–14717.

Xiaoyue, M., Monrie, B. M., Cleaton, J. M., Orciari, L. A., Kirby, J. D., Chipman, R. B., Fehelr-Gardiner, C., Gutierrez, C. V., Petersen, B. W., Olson, V., Wallace, R. M. (2020). Rabies surveillance in the United States during 2018. *Public Health Medicine: Public Health* 256(2):195-208

Zaidi, F., Fatima, S. H., Jan, T., Fatima, M., Ali, A., Khisroon, M. (2017). Environmental risk modeling and potential sand fly vectors of cutaneous leishmaniasis in Chitral district: a leishmanial focal point of mount Tirich Mir, Pakistan. *Trop Med Int Health*. 22(9): 1130–1140.

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. *Vet Mex OA*.4(3).

8. ANEXOS

Anexo 1. Artículo aceptado para publicación.



REVISTA MEXICANA DE CIENCIAS PECUARIAS



Ciudad de México a 28 de octubre de 2020.

Ximena Torres-Mejía, Juan José Pérez-Rivero, Luis Alberto Olvera-Vargas,
Evaristo Álvaro Barragán-Hernández, José Juan Martínez-Maya, Álvaro
Aguilar-Setién

ID: 5670

Estimados autores:

Tengo el agrado de comunicar a ustedes que su trabajo titulado: "La coexistencia de *Desmodus rotundus* con la población humana en San Luis Potosí, México" con ID: 5670 ha sido aceptado como artículo científico por nuestro cuerpo arbitral.

Le sugerimos que estén atentos a nuestros futuros comunicados para informarles sobre los avances del proceso editorial de su trabajo.

ATENTAMENTE

MVZ. Arturo García Fraustro
Editor en Jefe.

INIFAP, CENID Salud Animal e Inocuidad
Km. 15.5 Carretera México-Toluca
Colonia Palo Alto, Ciudad de México, C.P. 05110
garcia.arturo@inifap.gob.mx

La coexistencia de *Desmodus rotundus* con la población humana en San Luis Potosí, México.

Coexistence of *Desmodus rotundus* with human population in San Luis Potosí, Mexico.

RESUMEN

Desmodus rotundus es transmisor de enfermedades zoonóticas y emergentes a los humanos y al ganado, como el caso de la rabia. La mayoría de las enfermedades infecciosas están limitadas espacialmente por la presencia del transmisor, cuya abundancia y supervivencia son influenciadas por las condiciones ambientales y la presencia de fuentes de alimentación. Una herramienta que facilita su estudio es el uso de los Sistemas de Información Geográfica. El objetivo de este estudio fue analizar la interacción de las poblaciones de murciélagos hematófagos y humanos, a través de la elaboración de un modelo probable de dispersión del *D. rotundus* basado en refugios conocidos y diferentes variables medioambientales, además de analizar la relación entre refugios identificados durante tres años y su cercanía con asentamientos humanos, como un proceso de coexistencia. El estudio se llevó a cabo en el estado de San Luis Potosí del año 2014 al 2016. Se identificaron un total de 180 refugios de *D. rotundus* distribuidos hacia la zona de la Huasteca, el 80% de éstos fueron construidos por el hombre y el 57% se encontraron habitados. Se calculó un buffer de 5 km a la redonda a partir de la ubicación de cada refugio, encontrando en su interior un total de 976 comunidades rurales y 15 ciudades, con 337,836 habitantes. La distancia media de los refugios hasta el primer asentamiento humano fue de 518.65 ± 11.33 m. Es necesario continuar estudiando la asociación entre la urbanización y el surgimiento de zoonosis, a través del entendimiento de las interacciones entre animales silvestres-ganadería - humanos.

PALABRAS CLAVE

Murciélago vampiro, zoonosis, población humana, coexistencia, SIG

ABSTRACT

The *Desmodus rotundus* is a transmitter of zoonotic and emerging diseases to humans and livestock, such as rabies. Most infectious diseases are spatially limited by the presence of the vector, whose abundance and survival are influenced by environmental conditions and the presence of food. A tool that facilitates the study of the distribution of transmitters is the use of Geographic Information Systems. The objective of this study was the development of a likely model of MaxEnt dispersion of *D. rotundus*, based on known shelters and different environmental variables, in addition to analyzing the relationship between the located refuges and their proximity to human settlements, as a process of coexistence with the use of Diva Gis. The study was carried out in the state of San Luis Potosí from 2014 to 2016, where a total of 180 shelters of *D. rotundus* were identified distributed towards the Huasteca, from which 80% were constructed by man, finding 57% inhabited. A buffer of 5 km was calculated around the location of each shelter, finding a total of 976 rural communities and 15 cities enclosed in its radius, with a total population of 337,836 inhabitants. The average distance from the shelters to the first settlement with human population was 518.65 ± 11.33 m. It is necessary to continue studying the role of urbanization in the emergence of zoonoses through the understanding of the interaction among the populations of wild animal, livestock, and humans.

KEY WORDS

Vampire bat, zoonoses, human population, coexistence, SIG

INTRODUCCION

Los murciélagos son los mamíferos a los que se les reconoce como reservorios de virus potencialmente zoonóticos. Han sido asociados a diferentes agentes infecciosos como los de la familia *Filoviridae* (*Ebolavirus*, *Marburgvirus*), los coronavirus (incluyendo el coronavirus del síndrome respiratorio agudo severo o SARS)(1, 2) la rabia y otros *Lyssavirus*, un linaje de Influenza A y a varios de la familia *Paramyxoviridae* (*Hendra (VHe)* y *de Nipah (VNi)*) (3). Estas enfermedades emergentes tienen potencial para causar epidemias, originadas por las interacciones entre murciélagos infectados, el agente infeccioso y el hospedador (2). En ocasiones existe un hospedador intermedio como lo son animales de compañía, silvestres o ganado (3), estos entran en contacto e infectan a los humanos incluso amplificando el virus (2). Es evidente que las interacciones que ocurren entre la vida silvestre, ganado y humanos no son aún bien comprendidas, es probable que ocurran en diferentes escalas de tiempo, espacio y en cierta organización ecológica, donde los vectores cambian su distribución principalmente por el cambio de uso suelo (agricultura, urbanización, recreación) o cambios climáticos (1,4). Los cambios en el ambiente, principalmente los ocasionados por la temperatura, precipitación pluvial y humedad, así como la altura sobre el nivel del mar y los dados por las interacciones influyen la frecuencia y duración del contacto entre humanos y murciélagos, lo que puede favorecer la transmisión de patógenos a los primeros, la cual incluso parece ir en aumento (3,5,6). Virus como los de hepatitis C, parainfluenza, distemper canino, entre otros, que son comunes en animales y humanos tuvieron su origen en murciélagos (7).

La rabia es la enfermedad viral proveniente de los murciélagos que más se ha estudiado (3). Existen tres especies de murciélagos hematófagos en América Latina, *Diaemus youngi*, *Diphylla ecaudata* y *Desmodus rotundus* (*D. rotundus*) (8).

D. rotundus pertenece a la familia *Phyllostomatidae* el cual se caracteriza por alimentarse de manera exclusiva de sangre de mamíferos incluso de humanos, se le ha considerado el principal transmisor de rabia en humanos (9) y de rabia paralítica bovina (RPB) en el ganado, desde México hasta Sudamérica (10,11).El impacto económico a causa de los murciélagos

vampiros es difícil de cuantificar, debido a que debilitan al ganado por a la pérdida de sangre, conducen a infecciones secundarias, reducen la producción de leche y carne además de conducir a la muerte si el ganado desarrolla RPB (12). En México, esta enfermedad se presenta de forma endémica en 25 estados desde el Pacífico por el sur de Sonora hasta Chiapas y del Golfo de México al sur de Tamaulipas hasta la Península de Yucatán (13, 14). De los 255 casos de RPB reportados durante 2019, treinta (11.76%) fueron notificados en San Luis Potosí (14), donde a pesar de las medidas de prevención y control establecidas (tratamiento con vampiricida y vacunación), se continúan presentando, inclusive ampliando su cobertura geográfica. Hasta el 2017 el estado de Nuevo León se consideró libre de RPB, sin embargo, en 2018 se notificaron tres casos, lo que demuestra un incremento en la dispersión del vector (14, 15).

Debido a que la transmisión de rabia y otras enfermedades infecciosas, puede tener efectos devastadores en la salud pública e incluso en la conservación de especies silvestres, es claro que el entendimiento ha sido limitado y se vuelve necesario tener distintos enfoques de las interacciones murciélago hematófago-patógeno-humanos. El conocimiento de la ecología del hospedero es esencial para la relación con la población humana en la transmisión de enfermedades y su dinámica. Es importante que las predicciones sean confiables para mejorar el conocimiento de los elementos que empujan la dinámica de la infección espacio temporal (3,5), para lograr prevenir enfermedades como la rabia en humanos, así como también en el ganado, se requiere el entendimiento de la dispersión de éstos vectores, ya que son reconocidos como los principales transmisores de este virus a estas especies (16). Se considera que la mayoría de las enfermedades infecciosas están limitadas espacialmente por la presencia del transmisor, cuya abundancia y supervivencia son influenciadas por las condiciones ambientales y la presencia de fuentes de alimentación (17). Una herramienta que facilita el estudio de la distribución de vectores y estas variables es mediante el uso de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) (18,19).

A través de modelos espaciales, como los de "Nicho Ecológico", se pueden predecir las áreas de mayor riesgo de transmisión de enfermedades infecciosas, lo que permite establecer prioridades para su atención (19, 21, 22) mediante programas como MaxEnt® o DivaGis®.

El modelo de máxima entropía (MaxEnt) es uno de los métodos más usados para estudiar la distribución de diferentes especies, prediciendo la idoneidad relativa del hábitat con funciones derivadas a partir de variables ambientales, evitando que el modelo sobreajuste los datos (22,23). Al igual que MaxEnt, DivaGis respalda el análisis de bases de datos de exploración o de ocurrencia para identificar patrones ecológicos y geográficos en la distribución de especies silvestres (24). De este modo, se ha permitido incluso la predicción de la influencia del cambio climático en la distribución de las especies y enfermedades, la mayoría de los modelos correlacionan la ocurrencia actual de la especie o enfermedad con las variables climáticas o a través del conocimiento de la historia natural de la enfermedad y la estimación de la respuesta fisiológica de la especie al cambio climático estimando su posible redistribución para futuros escenarios climáticos (19).

Debido al cambio climático y los patrones de urbanización y que el *D. rotundus* es una especie con potencial para transmitir enfermedades como la rabia al humano y al ganado, las actividades de vigilancia epidemiológica y el control de este transmisor cobran relevancia, el objetivo de este estudio fue analizar la cercana relación entre *D. rotundus* y los humanos, a través de 1) la elaboración de un modelo probable de dispersión MaxEnt del *D. rotundus* basado en los refugios conocidos y diferentes variables medioambientales, y 2) analizar la relación entre los refugios encontrados y su cercanía con asentamientos humanos, como un proceso de coexistencia con el uso de Diva Gis.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en el estado de San Luis Potosí, el cual se encuentra localizado entre los 98°19'33.6 LW, 102°17'45.6 LW y los 21°9'36.72" LN a 24°29'29.4 LN. El clima que predomina es el seco y semiseco presente en el 71% del estado, la temperatura media anual de 21°C, siendo la temperatura mínima promedio es de 8.4°C en el mes de enero y la máxima promedio es alrededor de 32°C en el mes de mayo. Las lluvias se presentan durante el verano en los meses de junio a septiembre, la precipitación media del estado es alrededor de 950 mm anuales (25).

Modelo de dispersión de *Desmodus rotundus* mediante MaxEnt.

Se realizó mediante los registros de ubicación de refugios notificados y visitados durante los años 2014-2016, obtenidos por el Comité Estatal para la Promoción y Protección de la Ganadería de San Luis Potosí (CEFPPSLP). Obteniendo su longitud, latitud y altitud, además del municipio, el motivo de la acción, el número de vampiros capturados y tratados.

Con los registros de ubicación de refugios mencionados anteriormente, para el modelo de dispersión se utilizaron 24 variables ambientales (VA), 19 de ellas se descargaron de la base de datos Worldclim en resolución espacial de 1km² (26,27). Además de otras 5 variables de clima (28) obtenidas del Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI) uso de suelo (29), suelos (30) geología (31) y altitud (32) (Cuadro 1). Todas fueron convertidas a formato raster con una resolución espacial igual de las capas climáticas. Con un total de 181 datos ordenados en una base y exportada a un archivo delimitado por comas (CSV), para su posterior incorporación al software MaxEnt.

Al tener solo datos de presencia, MaxEnt creó puntos de pseudoausencia y dividió la base en dos grupos de forma aleatoria: datos para entrenamiento, que es el modelo espacial y donde se consideró el 80% de los registros de ubicación de los refugios, y datos de validación (test) del modelo, que considera el 20 % restante y mide la capacidad predictiva. El modelo de salida fue de tipo logístico con probabilidades de presencia previstas entre el rango binario (33). El resultado del modelo expresa entonces, el valor de la idoneidad del hábitat para la presencia de *D. rotundus* como una función de las variables ambientales, a través de una prueba estadística de validación denominado área bajo la curva (AUC por sus siglas en inglés) que indica la sensibilidad, entendida como la probabilidad de obtener un resultado de presencia cuando la especie está presente, y mientras más cercano esté al valor a 1 más confiable es el resultado. Adicionalmente, el software calculó a partir de iteraciones el porcentaje de contribución al modelo de cada una de las variables ambientales usadas para la creación del modelo. Este análisis marca la similitud climática que hay entre los sitios donde están los refugios y donde posiblemente habite la especie.

Cuadro 1.- Variables Ambientales consideradas para el modelo de dispersión en el estado de San Luis Potosí.

Código	Variable ambiental
VA1	Temperatura promedio anual (°C)
VA2	Oscilación diurna de la temperatura (°C)
VA3	Isotermalidad (cociente entre parámetros VA2 y VA7)
VA4	Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, %)
VA5	Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C)
VA6	Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C)
VA7	Oscilación anual de la temperatura (diferencia entre parámetros VA5 y VA6)
VA8	Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C)
VA9	Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C),
VA10	Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C)
VA11	Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C)
VA12	Precipitación anual (mm)
VA13	Precipitación del periodo más lluvioso (mm)
VA14	Precipitación del periodo más seco (mm)
VA15	Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, %)
VA16	Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm)
VA17	Precipitación del cuatrimestre más seco (mm)
VA18	Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm)
VA19	Precipitación del cuatrimestre más frío (mm)
VA20	Carta climática (tipos de clima)
VA21	Uso de suelo (tipos)
VA22	Suelos (tipo de edafología)
VA23	Geología (tipo de rocas)
VA24	Altitud (m.s.n.m)

Análisis del contacto potencial o coexistencia entre *Desmodus rotundus* y asentamientos o localidades humanas.

Con las coordenadas de los refugios habitados por *D. rotundus*, la base de datos fue exportada a un archivo de tipo shape (.shp), donde se generó una capa buffer con un radio de 5 km (34), a través del programa Qgis. Adicionalmente, se agregó otra capa shp con la información de la localización de comunidades rurales, de ellas solo se seleccionaron las que estuvieron dentro del buffer creado y otra con áreas urbanas, seleccionando aquellas que tocaran ese mismo buffer.

Se contabilizó el número de asentamientos humanos (localidades rurales y áreas urbanas), así como su población, que potencialmente están dentro del buffer y por lo tanto mantienen interacciones con colonias de *D. rotundus*, además se calculó la distancia media del refugio a la vivienda más cercana.

RESULTADOS

Información de refugios. Del año 2014 al 2016 se identificó un total de 180 refugios, de los cuales 67 fueron identificados durante 2014, 46 en 2015 y 67 en 2016. El 80% de los refugios eran artificiales, de estos resaltan 3 casas abandonadas, 1 escuela, 1 bodega, una estación de autobús y un puente. El 20% restante son refugios naturales como cuevas. La distribución de refugios tanto naturales como artificiales es mayor hacia la zona de la Huasteca en el suroriente del estado en diversos municipios. Con relación a la ocupación que guardaban los refugios según la presencia de *D. rotundus* del total identificado, en 102 refugios (56.7%) se lograron capturar entre 6-18 individuos, el resto se encontraron vacíos a pesar de que fueron visitados en promedio dos veces en ese año (Figura 1).

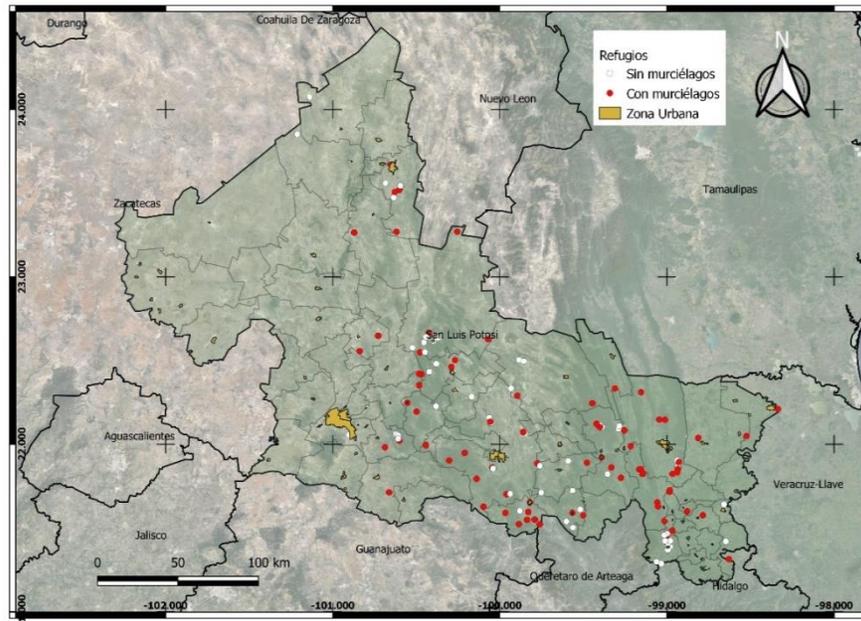


Figura 1.- Localización geográfica de los refugios vacíos y ocupados por *Desmodus rotundus* de 2014 a 2016 por el Comité Estatal para la Promoción y Protección de la Ganadería de San Luis Potosí (CEFPPSLP).

Análisis del contacto potencial o coexistencia entre *Desmodus rotundus* y asentamientos o localidades humanas.

Se consideró un radio de vuelo promedio del *D. rotundus* de 5 km a partir de la ubicación de cada refugio (34, 35, 36), y se realizaron buffers encontrando dentro de estos un total de 976 comunidades rurales las cuales se encontraban habitadas desde una o hasta 3,124 habitantes, haciendo un total de 124,884 habitantes. De ellas, en 375 (38.4%) tenían 10 o menos habitantes. Así como 15 ciudades con una población estimada en 212,952, lo que representa un total de 337,836 habitantes (Figura 2). Dado que los refugios de *D. rotundus* muestran conexión entre ellos, estos pueden ocupar un área de 3 a 6 km en promedio, dándoles la oportunidad de vuelos cortos para localizar presas (37), sin embargo, la distancia mínima que se ha encontrado sobre los movimientos en murciélagos vampiro en Argentina fue de 1.5 km (38). En cuanto a la distancia media de los refugios hasta el primer

asentamiento con población humana fue de 518.65 ± 11.33 m., esta distancia puede ser fácilmente recorrida para la búsqueda de alimento, lo que implica que hay una directa o indirectamente una interacción a distintos niveles y frecuencia de contacto con humanos, que potencialmente podrían tener exposición al virus de la rabia. La coexistencia entre población humana y colonias *D. rotundus* esta ocurriendo dado por su dispersión, concentración de refugios, y la distancia entre refugios a las comunidades humanas.

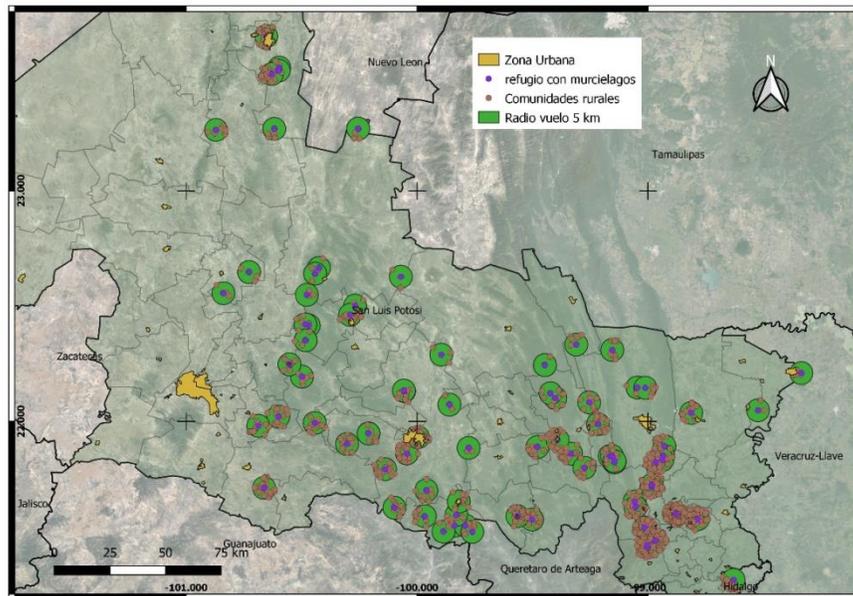


Figura 2. Localidades rurales y urbanas dentro de un radio de 5km a partir de los refugios habitados en San Luis Potosí durante 2014-2016.

Modelo de predicción de dispersión de *Desmodus rotundus* en el estado.

El modelo de predicción obtenido con MaxEnt muestra que las condiciones medio ambientales se han modificado de manera moderada desde 2014 hasta 2016, generando más sitios de idoneidad ambiental hacia la región norte del estado para la localización de *D. rotundus*, pero es en la región sudoccidental donde existe una mayor probabilidad de desarrollo de colonias de *D. rotundus*, como se muestra en la **Figura 3**. Consistentemente, las variables climáticas con mayor efecto en el modelo fueron la Oscilación Anual de la Temperatura, Estacionalidad de la temperatura, precipitación del trimestre seco,

estacionalidad de la precipitación y para el 2016 la oscilación diurna de la temperatura, como se puede ver en el **Cuadro 2**. El AUC general del para el modelo fue de 0.992 en el todo el periodo bajo estudio, específicamente para el 2014 (AUC 0.992), 2015 (AUC 0.993), y 2016 (AUC 992). Estos resultados permiten hacer un modelo robusto de predicción en cuanto a la dispersión del *D. rotundus*

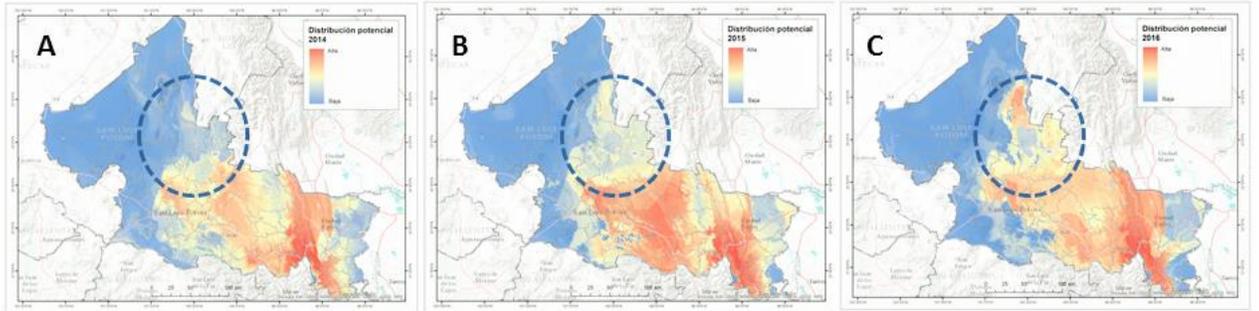


Figura 3. El modelo de predicción con MaxEnt para la presencia de *Desmodus rotundus*, para 2014 (A),2015 (B),2016 (C). Nótese el incremento de la distribución potencial hacia la región norte (circulo punteado).

Cuadro 2. Porcentaje de contribución de las variables del modelo de MaxEnt.

Año	Variable	Contribución (%)
2014	Estacionalidad de la temperatura	30
	Precipitación del trimestre más seco	16.1
	Oscilación anual de la temperatura	14.9
	Estacionalidad de la precipitación	14.3
	Oscilación anual de la temperatura	26.8
2015	Precipitación del trimestre más seco	16.7
	Estacionalidad de la precipitación	11.8
	Estacionalidad de la temperatura	11.5
	Oscilación anual de la temperatura	22.8
2016	Estacionalidad de la temperatura	20
	Precipitación del trimestre más seco	14.9
	Oscilación diurna de la temperatura	12.5

DISCUSION

La importancia del murciélago *D. rotundus* radica no sólo en su capacidad de transmitir enfermedades debido a sus hábitos de alimentación y sociales, como la rabia al ganado bovino y ocasionalmente a los humanos, sino también porque ha logrado tener una adaptación a nuevos ambientes, y a los cambios generados en el uso de suelo, lo que posiblemente favorece su amplia distribución geográfica en diferentes regiones de América Latina y México (5,36). Este estudio confirma que el murciélago hematófago *D. rotundus* se distribuye en amplias zonas de San Luis Potosí, pero además, que ha ido buscando nuevos nichos al observarse casos de RPB hacia el norte del estado donde las condiciones climáticas aparentemente no eran propias para la presencia de dichos murciélagos. La presencia de nuevos asentamientos humanos, sobre todo rurales, favorece la creación de refugios artificiales, donde pueden migrar nuevas colonias de éstos quirópteros, además, los nuevos

asentamientos por lo regular desarrollan actividades ganaderas que a su vez facilitan la fuente de alimentación de estos vectores (34).

Un estudio en México encontró que sin importar las características ambientales la distribución de murciélagos vampiro fue en aumento (39). Al respecto, otro estudio realizado en México usando MaxEnt determinó a través de condiciones bioclimáticas para el periodo de 2050-2070, que el 30% del paisaje mexicano proporcionará un hábitat idóneo para el *D. rotundus* debido a los cambios en los regímenes climáticos. Esta expansión ocurrirá en el norte y centro de México, donde se encuentra San Luis Potosí (13). Concordando con lo anterior otro estudio utilizando el modelo de distribución de múltiples especies (SDM), estimó la distribución potencial de los murciélagos vampiros en América del Norte bajo escenarios climáticos actuales y futuros, encontrando que estos se pueden distribuir en diversos hábitats a lo largo de gran parte del sur, centro y norte de México, inclusive hasta la región sur de Estados Unidos, siendo la única limitación para alcanzar esta latitud su mala capacidad para termo-regular cuando se exponen temperaturas inferiores de 10°C (12).

Considerando estudios realizados en México, *D. rotundus* puede estar en lugares con temperaturas entre 21 y 25°C, altitud por debajo de 2300 msnm y humedad relativa de 45% (13). La idoneidad ambiental ha ido cambiando en los diferentes años de estudio, incrementando el área de dispersión hacia el norte del estado, en la región árida, sin embargo las variables relacionadas con la temperatura: oscilación anual, estacionalidad y oscilación diurna (>11.5%), junto con las variables de precipitación: del trimestre más seco y estacionalidad de la precipitación (>14.3%) se mantuvieron como los factores que contribuyen mayormente para detectar áreas de dispersión potencial del *D. rotundus* durante el periodo de estudio. En un estudio realizado con métodos geoestadísticos multivariados donde se evaluó la distribución espacial de los casos de RPB a partir de variables climáticas y frecuencia de enfermedad, ahí se encontró que el mayor riesgo para la presencia de casos de RPB se encuentra en la región de la Huasteca del estado de San Luis Potosí, lo que concuerda con el presente trabajo (39).

Durante los tres años estudiados se encontraron refugios de *D. rotundus* abandonados, en donde a pesar de que fueron visitados en más de una ocasión, no se capturo ningún espécimen, el porcentaje de abandono del 58% (34 refugios) en el 2014, fue mayor al encontrado al este de Sao Paulo, Brasil, donde se identificaron 260 refugios, de los cuales sólo 29 (11.2%) estaban vacíos (36). El abandono de los refugios puede deberse a factores como la disponibilidad de alimento, la deforestación, pero sobre todo, a ejecución de actividades de control letal del vampiro (16, 36, 40). Por lo general, después de algún tiempo, los refugios abandonados pueden ser recolonizados, trayendo consigo la nuevos de brotes de rabia o de otras enfermedades emergentes (10, 16, 41).

El cambio de uso de suelo de rural a urbanizado, favorece que los refugios de los *D. rotundus* sean de tipo artificial (5). En este trabajo algunos murciélagos vampiros fueron capturados en sitios urbanizados, como paradas de autobús, escuelas, casas deshabitadas, lo que concuerda con lo encontrado por (42), en San Paulo, donde el 67% de los refugios que usan los murciélagos son artificiales. Esta situación favorece la interacción entre humanos, animales de compañía y murciélagos vampiro, lo que incrementa el riesgo de propagación y persistencia de enfermedades infecciosas (5,43).

Las 337,836 personas que viven dentro del radio de 5 km de vuelo de los murciélagos encontrados en los refugios, harían pensar en un riesgo considerable, sin embargo, son pocos los eventos de agresiones a humanos reportadas por las autoridades de salud, lo anterior hace pensar en una posible convivencia estable entre estas especies. No hay estudios que hagan evidente el grado de interacción por lo cual se considera necesario establecer con mayor precisión las implicaciones de la relación entre estas dos especies. Ya que resultados de un trabajo realizado en el este de Sao Paulo en Brasil, muestra la presencia de un refugio *de D. rotundus* por cada 6 granjas, lo cual relaciona la información con el tamaño del rebaño, pero no de la población humana. Es importante continuar con estudios como el de Rocha, que permitan establecer valores sobre el número potencial de murciélagos vampiros por refugio, la frecuencia de mordidas al ganado en una región y los casos de rabia. Con datos como los anteriores, los investigadores pudieron construir un modelo para facilitar la ubicación de los

refugios y con eso poder identificar otras granjas vulnerables, donde se debe reforzar la vigilancia de los ataques de murciélagos vampiros y otras medidas de control (36).

Considerando que la presencia de ganado es uno de los principales factores de la presencia y cercanía de *D. rotundus* a comunidades humanas, al mismo tiempo podría ser una protección a los humanos, ya que los vampiros tienen alimento de más fácil acceso con los animales domésticos (8, 44).

CONCLUSIONES E IMPLICACIONES

Es común la identificación de refugios en sitios cercanos a poblaciones humanas de San Luis Potosí, lo que pone de manifiesto una relación en el ecosistema entre personas y *D. rotundus*, en la cual, podría esperarse una mayor frecuencia de agresiones por parte de los quirópteros, sin embargo, eso no sucede, lo que indica una adaptación de coexistencia entre ambas especies, sobre todo en el suroriente de la entidad.

El hecho de que el 80% de los refugios hayan sido artificiales, hace necesario estudiar el papel que desempeña la urbanización en la distribución de *D. rotundus*, así como la presencia de animales silvestres y domésticos como un amortiguador de ataques a seres humanos. A la fecha no hay suficiente información sobre la distribución de este quiróptero y su organización espacial y considerando las proyecciones sobre el cambio climático en los próximos años es importante poder predecir los sitios de idoneidad ambiental para la localización de posibles refugios asociándolos a los asentamientos humanos. Lo anterior permitirá mejorar las actividades de vigilancia epidemiológica de la rabia y otras enfermedades zoonóticas en la población animal y la humana, dado el potencial de estas especies para transmitir enfermedades infecciosas, lo cual puede permitir atender a localidades más vulnerables dada la interacción tan cercana con la especie.

AGRADECIMIENTOS

XTM recibió beca para estudios de doctorado por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), en el Programa de Maestría y Doctorado en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Biólogo Ignacio Amezcua, del Comité Estatal para la Promoción y Protección de la Ganadería de San Luis Potosí (CEFPPSLP) por su apoyo en la recolección de datos y el trabajo de campo.

CONFLICTO DE INTERES

Los autores declaran no tener conflicto de interés.

LITERATURA CITADA

- 1.- Plowright RK, Eby P, Hudson PJ, Smith I, Westcott D, Bryden WL, Middleton D, Reid PA, McFarlane RA, Martin G, Tabor GM, Skerratt LF, Anderson DL, Crameri G, Quammen D, Jordan D, Freeman P, Wang L F, Epstein J H, Marsh GA, Kung NY, McCallum H. Ecological dynamics of emerging bat virus spillover. *Proc Biol Sci* 2015; 282(1798):20142124
- 2.- Calisher CH, Childs JE, Field HE, Holmes KV, Schountz T. Bats: important reservoir hosts of emerging viruses. *Clin. Microbiol. Rev* 2006; 19:531–545.
- 3.- Hayman DT, Bowen RA, Cryan P M, McCracken GF, O'Shea TJ, Peel AJ, Gilbert A, Webb CT, Wood JL. (2013). Ecology of zoonotic infectious diseases in bats: current knowledge and future directions. *Zoonoses Public Health* 2013;60(1):2-21.
- 4.-Becker DJ, Czirják GÁ, Volokhov DV, Bentz AB, Carrera JE, Camus MS, Navara KJ, Chizhikov VE, Fenton M Brock, Simmons NB, Recuenco SE., Gilbert AT, Altizer S, Streicker DG. Livestock abundance predicts vampire bat demography, immune profiles and bacterial infection risk. *Phil Trans R Soc B* 2018; 373.
- 5.- Joffrin L, Dietrich M, Mavingui P, Lebarbenchon C. Bat pathogens hit the road: But which one?. *PLoS Pathog* 2018;14(8):e1007134.
- 6.- Barcenas-Reyes I, Loza-Rubio E, Zendejas- Martinez H, Luna-Soria H, Canton- Alarcon G, Milian Suazo F. Comportamiento epidemiológico de la rabia paralitica bovina em la región central de Mexico, 2001-2013. *Rev Panam Salud Publica.* 2015;38(5):396–402.

- 7.-** Quan P, Firth C, Conte JM, Williams SH, Zambrana-Torrel CM, Simon J. Anthony SJ, Ellison JA, Gilbert AT, Kuzmin IV, Niezgodna M, Osinubi MOV, Recuenco S, Markotter W, Breiman RF, Kalemba L, Malekani J, Lindblade KA, Rostal MK, Ojeda-Flores R, Suzan G, Davis LB, Blau DM, Ogunkoya AB, Alvarez Castillo DA, Moran D, Ngam S, Akaibe D, Agwanda B, Briese T, Epstein JH, Daszak P, Rupprecht CE, Holmes EC, Lipkin WI. Bats are a major natural reservoir for hepaciviruses and pegiviruses. *Proc Natl Acad Sci USA* 2013;110: 8194–8199.
- 8.-** Johnson N, Aréchiga-Ceballos N, Aguilar-Setien A. Vampire Bat Rabies: Ecology, Epidemiology and Control. *Viruses* 2014; 6: 1911-1928.
- 9.-** Velasco Villa A, Mauldin MR, Shi M, Escobar LE, Gallardo-Romero NF, Damon I, Olson VA, Streicker DG, Emerson G. (2017) The history of rabies in the western hemisphere. *Antiviral Res.* 2017;146:221-232.
- 10.-** Blackwood JC, Streicker DG, Altizer S, Rohani P. Resolving the roles of immunity, pathogenesis, and immigration for rabies persistence in vampire bats. *Proc Natl Acad Sci USA*.2013. 110(51):20837-42.
- 11.-** Condori- Condori RE, Streicker DG, Cabezas-Sanches C, Velasco- Villa A. Enzootic and epizootic rabies associated with vampire bats, Peru. *Emerg Infect Dis* 2013.19(9).
- 12.-** Hayes MA, Piaggio AJ. Assessing the potential impacts of a changing climate on the distribution of a rabies virus vector. *PLoS ONE* 2018; 13(2): e0192887.
- 13.-** Zarza H, Martínez-Meyer E, Suzán G, Ceballos G. Geographic distribution of *Desmodus rotundus* in Mexico under current and future climate change scenarios: implications for bovine paralytic rabies infection. *Vet Mex OA* 2017;4(3).
- 14.-** SENASICA.2021. Informe Semanal sobre Enfermedades y Plagas de Reporte Obligatorio Inmediato. Semana 51. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/524294/SEM_51_2019_WEB.PDF. Consultado 22 febrero 2020.

- 15.-** Moran D, Juliao P, Álvarez, D, Lindblade KA, Ellison JA, Gilbert, AT, Petersen B, Rupprecht C, Recuenco S. Knowledge, attitudes and practices regarding rabies and exposure to bats in two rural communities in Guatemala. *BMC Res Notes* 2015;8:955.
- 16.-** Streicker DG, Allgeier JE. Foraging choices of vampire bats in diverse landscapes: potential implications for land-use change and disease transmission. *J App Ecol* 2016;53:1280-1288.
- 17.-** Zaidi F, Fatima SH, Jan T, Fatima M, Ali A, Khisroon M. Environmental risk modeling and potential sand fly vectors of cutaneous leishmaniasis in Chitral district: a leishmanial focal point of mount Tirich Mir, Pakistan. *Trop Med Int Health* 2017;22(9): 1130–1140.
- 18.-** Escobar LE, Peterson AT, Papeş M, Favi M, Yung V, Restif O, Huijie-Qiao H, Medina-Vogel G. Ecological approaches in veterinary epidemiology: mapping the risk of bat-borne rabies using vegetation indices and night-time satellite imagery. *Vet Res* 2015;46(1):92.
- 19.-** Portilla Cabrera CV, Selvaraj JJ. Geographic shifts in the bioclimatic suitability for *Aedes aegypti* under climate change scenarios in Colombia. *Heliyon* 2020; 24: 6(1):e03203.
- 20.-** Tran A, Ippoliti C, Balenghien T, Conte A, Gely M, Calistri P, Goffredo M, Baldet T, Chevalier V. A geographical information system-based multicriteria evaluation to map areas at risk for rift valley fever vector-borne transmission in Italy. *Transbound Emerg Dis* 2013; 60:14–23
- 21.-** Rousseau R, McGrath G, McMahon BJ, Vanwambeke SO. Multi-criteria decision analysis to model *Ixodes ricinus* habitat suitability. *EcoHealth* 2017; 14(3): 591–602.
- 22.-** West AM, Kumar S, Brown CS, Stohlgren TJ, Bromberg J. Field validation of an invasive species Maxent model. *Ecol Inform.* 2016; 36: 126-134.
- 23.-** Lee DN, Papeş M, Van den Bussche RA. Present and potential future distribution of common vampire bats in the Americas and the associated risk to cattle. *PloS one* 2012;7(8): e42466.

- 24.-** Sunil N, Sivaraj N, Anitha K, Abraham B, Kumar V, Sudhir E, Vanaja M, Varaprasad KS. Analysis of diversity and distribution of *Jatropha curcas* L. germplasm using Geographic Information System (DIVA-GIS). *Genet Resour Crop Evol* 2008; 56(1): 115–119.
- 25.-** INEGI. Cuéntame, información por entidad. San Luis Potosí. Disponible en el URL <http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/slp/territorio/clima.aspx?tema=me&e=24>. Consultado 8 de febrero de 2020.
- 26.-** Hesami N, Reza Abai M, Vatandoost H, Alizadeh M, Fatemi M, Ramazanpour J, Hanafi-Bojd AA. Using Ecological Niche Modeling to Predict the Spatial Distribution of *Anopheles maculipennis* s.l. and *Culex theileri* (Diptera: Culicidae) in Central Iran. *J Arthropod-Borne Dis* 2019;13(2): 165–176.
- 27.-** Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. Very High Resolution Interpolated Climate Surfaces for Global Land Areas. *Int J Climatol* 2005;25:1965–1978.
- 28.-** García E. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Serie Libros núm. 6. México: Instituto de Geografía, UNAM; 2004.
- 29.-** INEGI, 2007. Carta edafológica. Escala 1:250,000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. URL: <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825235673>. Consultado 22 febrero 2020.
- 30.-** INEGI, 2008. Unidades climáticas. Escala 1:1,000,000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. URL: <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825267568>. Consultado 22 febrero 2020.
- 31.-** INEGI, 2015. Carta de uso de suelo y vegetación. Escala 1:250,000. Serie V. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. URL: <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825570385>. Consultado 22 febrero 2020.

- 32.-** INEGI, 2017. Topográfica. Escala 1:50,000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. URL: <https://www.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=889463532200>. Consultado 22 febrero 2020.
- 33.-** Phillips SJ, Robert P. Anderson RP, Schapire RE. Maximum Entropy Modeling of Species Geographic Distributions. *Ecol Modell* 2006; 190: 231–259.
- 34.-** Rocha F, Ulloa-Stanojlovic FM, Rabaquim VCV, Fadil P, Pompei JC, Brandão PE, Dias RA. Relations between topography, feeding sites, and foraging behavior of the vampire bat, *Desmodus rotundus*. *J Mammal* 2019;101(1):164-171.
- 35.-** Delpietro HA, Russo RG, Carter GG, Lord RD, Delpietro GL. Reproductive seasonality, sex ratio and philopatry in Argentina's common vampire bats. *R Soc Open Sci* 2017; 4:160959.
- 36.-** Rocha F, Dias RA. 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. *Prev Vet Med* 2020; 174: 104809.
- 37.-** Romero, ML., Aguilar SA, Sanchez, HC. Murcielagos benéficos y vampiros, características, importancia, rabia y conservación. AGT Editor S.A, 2006. Mexico.
- 38.-** Delpietro HA, Russo RG, Carter GG, Lord RD, Delpietro GL. 2017 Reproductive seasonality, sex ratio and philopatry in Argentina's common vampire bats. *R. Soc. open sci.* 4: 160959. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.160959>.
- 39.-** Bárcenas-Reyes I, Nieves-Martínez DP, Cuador-Gil JQ, Loza-Rubio E, González-Ruíz S, Cantó-Alarcón GJ, Milian-Suazo F. Spatiotemporal analysis of rabies in cattle in central Mexico. *Geospat Health* 2019;14 (2).
- 40.-** Olival KJ. To cull, or Not to Cull, Bat is the Question. *EcoHealth* 2016;13, 6-8.

- 41.-** Woodroffe R, Donnelly CA, Jenkins HE, Johnston WT, Cox DR, Bourne FJ, Cheeseman CL, Delahay RJ, Clifton-Hadley RS, Gettinby G, Gilks P, Hewinson RG, McInerney JP, Morrison WI. Culling and cattle controls influence tuberculosis risk for badgers. *Proc Natl Acad Sci USA* 2006;103:14713–14717.
- 42.-** Mialhe P. Characterization of *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810) (Chiroptera, Phyllostomidae) shelters in the Municipality of São Pedro - SP. *Braz J Biol* 2013; 73(3): 521–526.
- 43.-** Hassell JM, Begon M, Ward MJ, Fèvre EM. Urbanization and Disease Emergence: Dynamics at the Wildlife–Livestock–Human Interface. *Trends Ecol Evol* 2016;32(1):55-67.
- 44.-** Bobrowiec PED, Lemes MR, Gribel R. Prey preference of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*, Chiroptera) using molecular analysis. *J Mammal* 2015; 96(1): 54-63

Anexo 2. Registros de muestreo captura-recaptura.

Abreviaciones

Etapa/ Edo. Reproductivo	
C	Cría
J	Juvenil
A	Adulto
MACHOS	
TA	Testículos abdominales
TE	Testículos escrotados
HEMBRAS	
L	Lactando
P	Preñada
I	Inactiva
SEXO	
F	Hembra
M	Macho

Refugio ER: Historias de encuentros

	individuo # collar	ocasiones						sexo	etapa / estado reproductivo					
		1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	I/01	I	I	I	0	0	I	F	AL	AL	AL	.	.	AL
2	I/02	I	I	0	0	0	0	M	ATE	ATE
3	I/03	I	0	0	0	0	0	M	ATE
4	I/04	I	I	0	0	0	0	M	ATE	ATE
5	I/05	I	I	I	I	0	I	F	J	J	J	J	.	AP
6	I/06	I	0	0	0	0	0	F	AP
7	I/07	I	0	0	0	0	0	M	ATE
8	I/08	I	0	I	0	0	I	M	J	.	ATA	.	.	ATE
9	I/09	I	0	0	0	0	0	M	ATE
10	I/10	I	0	I	I	0	I	F	AI	.	AP	AL	.	AL
11	I/11	I	0	0	0	0	0	M	ATE
12	I/12	I	0	0	I	0	0	M	ATE	.	.	ATE	.	.
13	I/13	I	I	I	0	0	0	M	ATE	ATE	ATE	.	.	.
14	I/14	I	I	I	0	0	0	M	J	J	J	.	.	.

15	I/15	1	1	0	1	0	1	F	J	AI	.	AP	.	AL
16	I/16	1	0	1	0	1	0	M	J	.	J	J	J	.
17	I/17	1	1	0	0	0	1	M	ATE	ATE	.	.	.	ATE
18	I/18	1	0	0	0	0	0	M	J
19	II/1	0	1	1	0	0	0	F	.	AI	AP	.	.	.
20	II/2	0	1	0	0	0	0	F	.	AP
21	II/3	0	1	0	0	0	0	F	.	J
22	II/4	0	1	0	0	0	0	M	.	J
23	II/5	0	1	1	0	1	1	F	.	AL	AP	.	AL	AL
24	II/6	0	1	0	1	0	0	F	.	AL	.	AL	.	.
25	III/1	0	0	1	0	1	1	F	.	.	AL	.	AL	AL
26	III/2	0	0	1	0	0	0	F	.	.	ATE	.	.	.
27	III/3	0	0	1	0	1	0	F	.	.	J	.	J	.
28	III/4	0	0	1	0	0	0	F	.	.	C	.	.	.
29	III/5	0	0	1	1	0	0	F	.	.	AP	AL	.	.
30	III/6	0	0	1	0	0	0	F	.	.	AI	.	.	.
31	IV/1	0	0	0	1	0	0	M	.	.	.	J	.	.
32	IV/2	0	0	0	1	0	0	F	.	.	.	AP	.	.
33	IV/3	0	0	0	1	0	0	F	.	.	.	J	.	.
34	IV/4	0	0	0	1	1	1	M	.	.	.	ATE	ATE	ATE
35	IV/5	0	0	0	1	0	0	M	.	.	.	J	.	.
36	IV/6	0	0	0	1	0	0	F	.	.	.	AL	.	.
37	IV/7	0	0	0	1	0	0	F	.	.	.	AL	.	.
38	IV/8	0	0	0	1	0	0	SN	.	.	.	C	.	.
39	IV/9	0	0	0	1	0	0	SN	.	.	.	CM	.	.
40	V/1	0	0	0	0	1	0	M	J	.
41	V/2	0	0	0	0	1	0	M	J	.
42	V/3	0	0	0	0	1	0	M	J	.
43	VI/2	0	0	0	0	0	1	F	J
44	VI/3	0	0	0	0	0	1	F	AP
45	VI/4	0	0	0	0	0	1	F	AP
46	VI/5	0	0	0	0	0	1	F	J
47	VI/6	0	0	0	0	0	1	F	AI
48	VI/7	0	0	0	0	0	1	M	J
49	VI/8	0	0	0	0	0	1	M	J
50	VI/9	0	0	0	0	0	1	M	ATE
51	VI/10	0	0	0	0	0	1	M	ATE

Refugio EF: Historias de encuentros.

	Individuos	Ocasiones						Sexo	Etapa/Estado reproductivo					
	# collar	1	2	3	4	5	6		1	2	3	4	5	6
1	I/01	I	0	0	0	0	0	M	J
2	I/02	I	0	0	0	0	0	M	J
3	I/03	I	0	0	0	0	0	F	AI
4	I/04	I	I	0	0	0	0	F	AL	AL
5	I/05	I	0	0	0	0	0	M	ATE
6	I/06	I	0	0	0	0	0	M	ATE
7	I/07	I	0	0	0	0	0	F	AI
8	I/08	I	0	0	0	0	0	M	J
9	I/09	I	0	0	0	0	0	M	J
10	I/10	I	0	0	0	0	0	M	ATE
11	I/11	I	0	0	0	0	0	M	ATE
12	I/12	I	0	0	0	0	0	M	ATE
13	I/13	I	0	0	0	0	0	F	J
14	I/14	I	0	0	0	0	0	M	ATE
15	I/15	I	0	0	0	0	0	M	ATE
16	I/16	I	0	0	0	0	0	M	ATE
17	I/17	I	0	0	0	0	0	F	AL
18	I/18	I	0	0	0	0	0	M	ATE
19	I/19	I	0	0	0	0	0	F	AI
20	I/20	I	0	0	0	0	0	M	ATE
21	I/21	I	0	0	0	0	0	M	ATE
22	I/22	I	0	0	0	0	0	M	ATE
23	SN	I	0	0	0	0	0	SN	C
24	I/23	I	0	0	0	0	0	F	AI
25	I/24	I	0	0	0	0	0	F	J
26	II/1	0	I	0	0	0	0	F	.	AP
27	II/2	0	I	0	0	0	0	M	.	ATE
28	II/3	0	I	0	0	0	0	M	.	ATE
29	II/4	0	I	0	0	0	0	M	.	J
30	II/5	0	I	0	0	0	0	M	.	ATE
31	II/6	0	I	0	0	0	0	M	.	ATE
32	II/7	0	I	0	0	0	0	M	.	ATA

33	II/8	0	I	0	0	0	0	M	.	ATE
34	II/9	0	I	0	0	0	0	F	.	AI
35	II/10	0	I	0	0	0	0	M	.	ATE
36	II/11	0	I	0	0	0	0	F	.	AL
37	II/12	0	I	0	0	0	0	M	.	J
38	II/13	0	I	0	0	0	0	F	.	AI
39	II/14	0	I	0	0	0	0	F	.	AL
40	II/15	0	I	0	0	0	0	F	.	AL
41	II/16	0	I	0	0	0	0	F	.	J
42	II/17	0	I	0	0	0	0	M	.	ATE
43	II/18	0	I	0	0	0	0	M	.	ATE
44	III/1	0	0	I	0	0	0	F	.	.	AL	.	.	.
45	IV/1	0	0	0	I	0	0	M	.	.	.	J	.	.
46	IV/2	0	0	0	I	0	0	M	.	.	.	ATE	.	.
47	IV/3	0	0	0	I	0	0	M	.	.	.	J	.	.
48	IV/4	0	0	0	I	0	0	M	.	.	.	J	.	.
49	IV/5	0	0	0	I	0	0	M	.	.	.	J	.	.
50	IV/6	0	0	0	I	0	0	M	.	.	.	ATE	.	.
51	IV/7	0	0	0	I	0	0	F	.	.	.	AL	.	.
52	IV/8	0	0	0	I	0	0	SN	.	.	.	C	.	.
53	V/1	0	0	0	0	I	0	M	JTA	.
54	V/2	0	0	0	0	I	0	M	ATE	.
55	V/3	0	0	0	0	I	0	M	ATE	.
56	V/4	0	0	0	0	I	0	M	J	.
57	V/5	0	0	0	0	I	0	M	C	.
58	VI/1	0	0	0	0	0	I	M	J	j
59	VI/2	0	0	0	0	0	I	M	J	j
60	VI/3	0	0	0	0	0	I	M	J	j

Anexo 3. Matriz de proyección

Información recabada para la matriz y ciclo de vida.

Parámetro	Valor	Referencia
Supervivencia real crías	0.25	Wilkinson,1984
Supervivencia real juveniles	0.5	Wilkinson 1988
Supervivencia aparente adultos	0.8	Del estudio
Producción de hembras	0.5	O'shea et al, 2016
Sex-ratio	1:1	Delpietro et al, 2017
Tamaño de la camada	1.107	O'shea et al, 2016

Matriz de proyección

Para la parametrización de la fecundidad se asumió que la probabilidad de producir una hembra (0.5= 1:1 proporción de sexos), y la media del tamaño de la camada se estimó con 1.107. También se asumió la probabilidad de reproducción definida como la probabilidad de una hembra con madurez sexual a la edad k dado que sobrevivió a la edad k fue de 0.64 (SE=0.01).

La matriz resultante al unir las supervivencias de las etapas con los datos de fecundidad es la siguiente.

$$A = \begin{pmatrix} P11 & 0 & F3 \\ P21 & P22 & 0 \\ 0 & P32 & P33 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.25 & 0 & 0.44 \\ 0.5 & 0.5 & 0 \\ 0 & 0.5 & 0.81 \end{pmatrix}$$

