

**Fecha:** 8 de agosto de 2021

**Comisión de Seguimiento Académico  
Maestría en Biología Integrativa de la  
Biodiversidad y la Conservación  
Presente**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada “**Modelos de nicho ecológico y de distribución de murciélagos del género *Rhogeessa*: Evaluación del conservadurismo de nicho y sus implicaciones en la conservación**” del alumno **Gerardo Dirzo Uribe**, con número de matrícula **10024902**, aspirante al grado de Maestro en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente

Firma electrónica

---

**Dr. José Antonio Guerrero Enríquez**



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

### Sello electrónico

JOSE ANTONIO GUERRERO ENRIQUEZ | Fecha:2021-09-08 19:19:43 | Firmante

fjO/AlFY8m00N5Sszj5J20jwW0sYxDb/STNfDTnID+zLs4QFnzGjknaQihzz67dUGsEPOlgFWq2W3GorNsj+GHKCCxU/g2ao4GqMbJmuW3C3EwcYH+2+KR3RpyteepuytQWf6va  
h/mPgfU1Zp5ajTSD0tye1svmHTfGz0Pp/m9XXDDD7E0ma337jxvsWJ735j3n1UajdWIAgVN7r+UjLGI0SueslrmB+ZHkiYjvxTuW8itFD1uwz2tOZLc4EZIM915dl3Z3H6qnIDMUR2nz  
F+wivgss+Rv0HWtZfMpJa4JfRu7tPJLN+W3ZVamVhjuEi6s8EBzjBnTsRMB/SolUA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o  
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[Fdfuon](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/XnmZkpszg4JFRbLUsqx1CrsuEj1U761F>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



## CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

---

Cuernavaca, Morelos, 8 de junio de 2021

Comisión de Seguimiento Académico  
Maestría en Biología Integrativa de la  
Biodiversidad y la Conservación  
Presente

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada “**Modelos de nicho ecológico y de distribución de murciélagos del género *Rhogeessa*: Evaluación del conservadurismo de nicho y sus implicaciones en la conservación**” del alumno **Gerardo Dirzo Uribe**, con número de matrícula 10024902, aspirante al grado de Maestro en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto, emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente

Dr. Francisco Xavier González Cózatl



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

### Sello electrónico

**FRANCISCO XAVIER GONZALEZ COZATL | Fecha:2021-06-08 19:07:45 | Firmante**

J9cp14aO628q4qheV96RcJ0SLtPKDXA2kkpgo6/d36b+nmoOY35gbR/3s388guuAelBrCdfCJZEwJSnCbmBRJ4ppgD5gCBKQI+9chb+WQXmE0WNB447X7tRA7QV6YXF9G7VV  
kS1hQkR95JRbhl9gpU56wZ2IsTPqhZFMlorihTOwYIrcat/IXHetx7yCxDkxQ4Uufl1Bj6fciYyEoGsOzgLEHAy74n0vShuSCfOXHolExphj6oHAA53SwgN013qV/5dMmA8aCks+kw  
Jg3AkBNsXK+sdaVz66BSFEJQolAmTKdoCRbFT5F4MRvpTDQLy98JKPHFXb30hwY2HYih2LQ==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o  
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[Vekr5b](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/us3yPw2ioPGM3InUuifT4aJBLovUfS7U>



Fecha: 14 de junio de 2021

**Comisión de Seguimiento Académico  
Maestría en Biología Integrativa de la  
Biodiversidad y la Conservación  
Presente**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada “**Modelos de nicho ecológico y de distribución de murciélagos del género *Rhogeessa*: Evaluación del conservadurismo de nicho y sus implicaciones en la conservación**” del alumno **Gerardo Dirzo Uribe**, con número de matrícula **10024902**, aspirante al grado de Maestro en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente



Dr. Lázaro Guevara López

**Nombre, firma y grado del investigador**



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN



Fecha: Mayo 25 de 2021

**Comisión de Seguimiento Académico  
Maestría en Biología Integrativa de la  
Biodiversidad y la Conservación  
Presente**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada “**Modelos de nicho ecológico y de distribución de murciélagos del género *Rhogeessa*: Evaluación del conservadurismo de nicho y sus implicaciones en la conservación**” del alumno **Gerardo Dirzo Uribe**, con número de matrícula **10024902**, aspirante al grado de Maestro en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente

---

**DR. RAÚL ERNESTO ALCALÁ MARTÍNEZ**



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

### Sello electrónico

**RAUL ERNESTO ALCALA MARTINEZ | Fecha:2021-05-25 23:43:45 | Firmante**

E51VDjIPISluWmgplq81gn2pyGEPTCs86A2kQvXxUc13f9sFBb+0A/dPvRKIIxrzrn3LfyPp9P9z0aaAjbYPOAI+YzbX9xnnS5VI+p1vV1konhpyndCFbaZPPi1tUF8dO4jOfwEAPw  
mMTGMf8tt/ZERq68RewZMHSRqhackm0QVcE6CmSsIRHNoOS8bLaY5nxTvJaG24dEhs7vcQjhuW5SssclWoGiiS7gDbsChrEhovxFwGLsxzir/S7QPTRVcfEArKItlYNgIHQ8LyfI0  
t4hxHnLmleujw+9vUOc6djBRQKjyWRnRDpSLWKxnpkeauOPI8bPVkazB9Op6956LA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o  
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[nZo0gA](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/mbuRAsGTQxGD0OCQ0UrJqVoqkxtY5Xbw>





**Museum of Natural Science**

Fecha: 29 de mayo del 2021

**Comisión de Seguimiento Académico  
Maestría en Biología Integrativa de la  
Biodiversidad y la Conservación  
Presente**

Como integrante del jurado y después de haber evaluado la tesis titulada “**Modelos de nicho ecológico y de distribución de murciélagos del género *Rhogeessa*: Evaluación del conservadurismo de nicho y sus implicaciones en la conservación**” del alumno **Gerardo Dirzo Uribe**, con número de matrícula **10024902**, aspirante al grado de Maestro en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, considero que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado. Por lo tanto emito mi **VOTO APROBATORIO**.

Agradezco de antemano la atención que se sirva prestar a la presente.

Atentamente

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Giovani Hernández Canchola', is written over a horizontal line.

**Dr. Giovani Hernández Canchola**





**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO  
DE MORELOS**

---

---

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN  
BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

**MODELOS DE NICHOS ECOLÓGICO Y DE  
DISTRIBUCIÓN DE MURCIÉLAGOS DEL GÉNERO  
*RHOGYESSA*: EVALUACIÓN DEL  
CONSERVADURISMO DE NICHOS Y SUS  
IMPLICACIONES EN LA CONSERVACIÓN**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:  
MAESTRO EN BIOLOGÍA INTEGRATIVA DE  
LA BIODIVERSIDAD Y LA CONSERVACIÓN**

**PRESENTA:  
BIÓL. GERARDO DIRZO URIBE**

**DIRECTOR: DR. JOSÉ ANTONIO GUERRERO ENRÍQUEZ  
CODIRECTOR: DR. JUAN MANUEL URIOSTEGUI VELARDE**



**CUERNAVACA, MORELOS.**

**Septiembre, 2021**

## **Agradecimientos**

Agradecimientos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca con número de apoyo: 732858, sin ella no hubiera sido posible el trabajo de investigación y la redacción de esta tesis.

Muchas gracias al Dr. José Antonio Guerrero Enríquez y al Dr. Juan Manuel Uriostegui Velarde, por su infinita paciencia y por haber hecho un admirable esfuerzo y trabajo dirigiendo esta tesis.

De igual manera agradezco al Dr. Francisco Xavier González Cózatl y al Dr. Lázaro Guevara López por sus valiosas observaciones a lo largo de estos dos años.

Al Dr. Raúl Ernesto Alcalá Martínez y al Dr. Giovanni Hernández Canchola, gracias por sus valiosos comentarios en la recta final de la tesis.

Al Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC), en particular a sus directivos y a la coordinación de la MBIByC, por brindar el espacio y las facilidades para la realización del posgrado.

No tengo suficientes palabras para agradecer a mis padres y hermanos Araceli y Gerardo, Juan José y Themis por haberme hecho quien soy y por apoyarme en cada paso que he decidido dar.

Gracias infinitas a Anita Hernández Rebollar por día a día darme su apoyo y palabras incondicionales, no solo en estos 2 años, sin ti esto no habría sido posible.

Finalmente, mil gracias a Carlo Terán Díaz por siempre estar ahí con las palabras precisas a pesar de mis altibajos.

## **Dedicatoria**

Dedico esta tesis a mis padres y hermanos, a quienes admiro por su valentía, fortaleza y su esfuerzo por salir adelante a pesar de las adversidades.

También dedico esta tesis a los *Rhogeessa*, que, a pesar de ser un grupo difícil, no deja de ser sumamente interesante.

# Índice

|   |           |
|---|-----------|
| <b>1. Introducción.....</b>   | <b>1</b>  |
| 1.1 Nicho Ecológico, Modelos de Nicho Ecológico y Modelos de Distribución de Especies ..... | 1         |
| 1.2 Conservadurismo de nicho. ....  | 3         |
| 1.3 El conservadurismo de nicho en los murciélagos. ....                                    | 7         |
| <b>2. Descripción del género <i>Rhogeessa</i>.....</b>                                      | <b>9</b>  |
| 2.1 Taxonomía del género <i>Rhogeessa</i> .....   | 10        |
| <b>3. Justificación.....</b>  | <b>16</b> |
| <b>4. Objetivos.....</b>  | <b>17</b> |
| <b>5. Hipótesis. ....</b>   | <b>17</b> |
| <b>6. Materiales y métodos.....</b>   | <b>17</b> |
| 6.1 Modelos de Nicho Ecológico y Modelos de Distribución de Especies.....                   | 17        |
| 6.1.1 Obtención de registros de presencia.....  | 17        |
| 6.1.2 Obtención de las capas bioclimáticas y delimitación de áreas M .....                  | 18        |
| 6.1.3 Generación de MNE y MDE.....  | 20        |
| 6.1.4 Caracterización del volumen de nicho .....  | 22        |
| 6.2 Conservadurismo de nicho .....  | 23        |
| 6.2.1 Reconstrucción de la filogenia del género <i>Rhogeessa</i> .....                      | 23        |
| 6.2.2 Análisis de similitud y equivalencia de nicho .....                                   | 24        |
| <b>7. Resultados .....</b>  | <b>25</b> |
| 7.1 Modelos de Nicho Ecológico y Modelos de Distribución de Especies.....                   | 25        |
| 7.1.1 Obtención de registros de presencia y delimitación de áreas M .....                   | 25        |
| 7.1.2 Generación de MNE y MDE.....  | 26        |
| 7.1.3 Análisis de componentes principales .....   | 27        |
| 7.1.4 Caracterización del volumen de nicho. ....  | 28        |
| 7.2 Conservadurismo de nicho .....  | 29        |
| 7.2.1 Reconstrucción de la filogenia del género .....                                       | 29        |
| 7.2.2 Análisis de similitud y equivalencia de nicho .....                                   | 30        |
| <b>8. Discusión y conclusiones .....</b>  | <b>31</b> |
| 8.1 Modelos de nicho ecológico y modelos de distribución de especies .....                  | 32        |
| 8.2 Conservadurismo de nicho .....  | 35        |
| 8.3 Implicaciones en la conservación.....   | 40        |
| <b>9. Literatura citada.....</b>  | <b>44</b> |
| <b>10. Anexos.....</b>  | <b>56</b> |

|  |    |
|--|----|
| 10.1 Anexo 1 Transferencias de los MDE a la M definida para el género.....   | 56 |
| 10.2 Anexo 2 Curvas de respuesta de las especies modeladas.....  | 62 |
| 10.3 Anexo 3. Matrices completas de las métricas D e I y de las pruebas de similitud y equivalencia de nicho ..... | 69 |

## Índice de figuras

|  |    |
|--|----|
| Figura 1 Diagrama BAM. ....  | 3  |
| Figura 2 Filogenia del género monofilético Rhogeessa (Baird et al. 2008). .... | 11 |
| Figura 3 Filogenia de Rhogeessa basada en el citocromo b.. ....                | 12 |
| Figura 4 Distribución de las especies del género <i>Rhogeessa</i> . ....       | 16 |
| Figura 5 Proporción de la varianza de los de componentes principales. ....     | 28 |
| Figura 6 Árbol filogenético generado con Inferencia Bayesiana.. ....           | 30 |

## Índice de tablas

|  |    |
|--|----|
| Tabla 1. Capas bioclimáticas. ....   | 20 |
| Tabla 2 Registros de presencia de las especies.....                                  | 26 |
| Tabla 3 Mejores modelos para capas bioclimáticas.....                                | 27 |
| Tabla 4 Mejores modelos para ACP.....  | 28 |
| Tabla 5 Volumen del elipsoide del nicho para cada especie .....                      | 29 |
| Tabla 6 Promedio de las métricas D e I, y su respectiva desviación estándar (DE). 31 |    |

# 1. Introducción

## 1.1 Nicho Ecológico, Modelos de Nicho Ecológico y Modelos de Distribución de Especies

El nicho ecológico es un concepto central en ecología y evolución, el cual ha sido definido por diversos autores desde las primeras décadas del siglo XX (Grinnell 1917; Elton 1927). Una de las definiciones más aceptadas actualmente es la de Hutchinson (1957) quien lo describe como el hipervolumen de  $n$ -dimensiones, donde cada dimensión es uno de los diferentes factores bióticos (variables bionómicas) y abióticos (variables scenopoéticas) que permiten a una especie tener tasas de crecimiento positivas en un lugar determinado. Al conceptualizar el nicho ecológico de una especie, es importante hacer la distinción entre el nicho fundamental y el nicho realizado; el primero describe el conjunto de variables abióticas que permiten a una especie persistir, mientras que el segundo describe las condiciones en las que una especie persiste a pesar de la presencia de otras especies (competencia, depredación o enfermedades) y de sus condiciones fisiológicas como su capacidad de dispersión (Hutchinson 1957; Soberón y Peterson 2005).

El concepto de Hutchinson otorgó características matemáticas y geométricas al nicho, y junto al avance tecnológico (p. ej. La digitalización de los datos, el progreso de las computadoras o los Sistemas de Información Geográficos) fue posible el desarrollo de herramientas que facilitaron la generación y el análisis de los modelos de nicho ecológico (MNE), que combinan la información de la distribución conocida de una especie (registros de presencia), con coberturas climáticas en formato ráster (p. ej. Hijmans et al. 2005) para caracterizar el nicho de una especie. Considerando la dualidad de Hutchinson (Hutchinson 1957; Colwell y Rangel 2009), es posible generar los modelos de distribución de especies (MDE) a partir de los MNE, la principal diferencia entre los MNE y los MDE es que los primeros son un conjunto de vectores en un espacio ambiental (E), mientras que el segundo son subconjuntos de dichos vectores representados en el espacio geográfico (G), la dualidad de Hutchinson permite pasar de manera recíproca de un espacio ecológico a un espacio geográfico, con la condición de que debe existir una relación 1:1 entre E y G, es decir, que todos los puntos de E estén representados en G y viceversa (Soberón et al. 2017).

En los últimos años, se han desarrollado diversos algoritmos que modelan el nicho ecológico de las especies, los cuales se concentran en el análisis de las variables climáticas

(Soberón y Peterson 2005). Algunos ejemplos son BIOCLIM (Busby 1991), GARP Modelling System (Genetic Algorithm of Rule-set Prediction; Stockwell y Peters 1999) y Maxent (Phillips et al. 2006), siendo este último el más utilizado en la época reciente debido al desempeño predictivo superior en relación con otros algoritmos (Elith et al 2006; Phillips et al. 2017). Las variables abióticas son la base para predecir la distribución de las especies, sin embargo, no son los únicos factores que se toman en cuenta a la hora de modelar la distribución. Soberón y Peterson (2005) proponen tres factores a considerar al momento de modelar el nicho, los cuales son los factores abióticos (p. ej. temperatura, precipitación), los bióticos (p. ej. competencia, depredación) y la movilidad, la cual se refiere a la capacidad que tienen las especies de explorar un espacio geográfico en un periodo relevante de tiempo.

El conjunto de los tres factores es lo que se conoce como diagrama BAM (biótico, abiótico y movilidad). Visto de otro modo, los factores abióticos representan las tolerancias climáticas de la especie por lo tanto de hace inferencia al concepto de nicho fundamental, el cual puede incluir combinaciones de variables abióticas que, para el periodo de estudio no están disponibles en G, sin embargo, no quiere decir que la especie no tolere esas condiciones, por lo que se ha propuesto un tercer concepto, el llamado nicho existente o nicho fundamental existente, el cual se refiere a la fracción del nicho fundamental que se encuentra disponible en la geografía en un tiempo dado (Jackson y Overpeck 2000; Soberón et al. 2017). Por otra parte, la intersección GI contiene las condiciones bióticas y abióticas en las que una especie puede persistir, pero estas regiones no han sido accesibles para la especie (falta de “Movilidad”), por lo que la intersección de los tres factores (G0) representaría el concepto de nicho realizado (Figura 1).

Los MNE tienen diversas aplicaciones en la conservación biológica, por ejemplo, se han utilizado para predecir los posibles riesgos de las invasiones biológicas (Peterson 2003; Liu et al. 2020), para ayudar a detectar zonas de alta riqueza de especies (Wiens y Donoghue 2004; Thuiller et al. 2006), para detectar tasas de especiación o extinción (Warren et al. 2008; Sexton et al. 2017), para dilucidar los mecanismos de especiación simpátrica o alopatrica (Peterson et al. 1999; Peterson y Holt 2003) o incluso para detectar los patrones de distribución de la biodiversidad a nivel global (Wiens y Graham 2005; Rolland et al. 2018). También si se modela la distribución de las especies en diferentes escenarios temporales

(pasados o futuros), es posible evaluar los efectos que el cambio climático tiene sobre las especies (Martínez-Meyer y Peterson 2006).

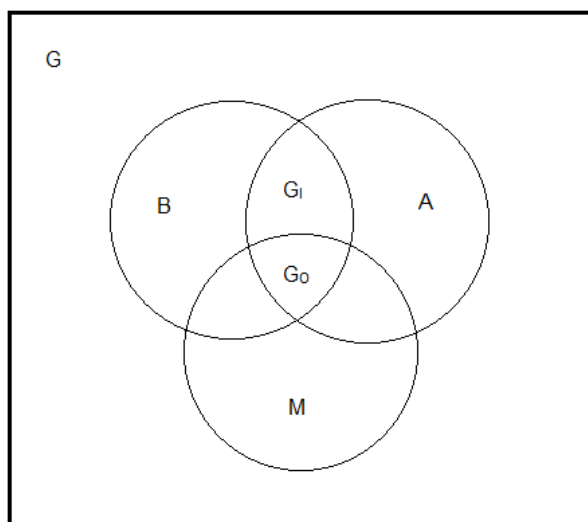


Figura 1 Diagrama BAM editado de Soberón y Peterson (2005). EL recuadro G representa al espacio geográfico; el círculo B se refiere a los factores bióticos; el círculo A indica los factores abióticos, el círculo M representa la movilidad; la intersección de los tres ( $G_0$ ) es el lugar que efectivamente habita la especie;  $G_1$  contiene los factores tanto bióticos como abióticos que necesita la especie, sin embargo, no ha sido explorado por la especie.

## 1.2 Conservadurismo de nicho.

Modelar el nicho de las especies en diferentes escenarios espaciales y temporales, no sería posible si las tasas de cambio del nicho ecológico fueran relativamente rápidas, es decir, si los nichos de las especies cambiaran en cortos periodos de tiempo (Wiens et al. 2010). Por lo anterior, se ha propuesto el concepto del conservadurismo de nicho, el cual supone que el nicho de las especies se conserva por periodos extensos de tiempo, este concepto es fundamental para poder modelar el nicho y la distribución de diferentes especies (Wiens y Graham 2005). El conservadurismo de nicho establece que existe una tendencia por parte de las especies por conservar muchos aspectos del nicho por periodos de tiempo muy extensos, y en diferentes escalas espaciales, temporales y filogenéticas (Ricklefs y Latham 1992; Peterson et al. 1999; Prinzing et al. 2001; Wiens y Graham 2005).

El conservadurismo de nicho parte de la hipótesis del modelo de especiación alopátrica, que nos dice que entre las especies existe una tendencia general por mantenerse en áreas ecológicamente similares a las que ocupaba la especie ancestral, lo cual se conoce



como conservadurismo filogenético de nicho (Peterson et al. 1999). Gracias a la dualidad de Hutchinson, es posible evaluar el conservadurismo de nicho, primero midiendo el solapamiento de nicho utilizando los espacios E y G (Broennimann et al. 2012) y su relación con las distancias filogenéticas entre las especies de interés (Wiens et al. 2010).

Es más probable que las especies filogenéticamente cercanas habiten ambientes que tengan alguna similitud, así, en cierta medida los nichos se están conservando (Peterson et al. 1999). Sin embargo, los nichos tampoco pueden conservarse indefinidamente, ya que pocas especies hermanas pueden compartir nichos completamente idénticos o equivalentes (Wiens y Graham 2005; Warren et al. 2008). Es decir, en algún momento de la escala evolutiva tendría que surgir la evolución o la innovación de los nichos. Por ejemplo, se han mostrado estudios donde la evolución de los nichos o de los rangos de las especies puede ser muy rápida, como en las radiaciones adaptativas o cambios acelerados en los límites del rango de distribución de una especie en ambientes que cambiaron rápidamente (Schluter 2000; Davis y Shaw 2001; Thomas et al. 2001; Knope et al. 2020).

Existe un debate sobre si los nichos se conservan realmente o no, sin embargo, diversos procesos pueden impulsar las radiaciones manteniendo el conservadurismo de nicho, por ejemplo, un linaje geográficamente aislado puede divergir bajo las mismas condiciones ambientales, los cambios surgirían en los aspectos bióticos del nicho de una especie (como las preferencias por la alimentación, el comportamiento o el microhábitat); o la divergencia podría ocurrir por procesos de evolución como la acumulación de mutaciones neutrales promovida por una deriva génica (Schluter 2009; Gillespie 2016; Stroud y Losos 2019; Hiller et al. 2019). Por otra parte, también se ha sugerido que el conservadurismo de nicho y la radiación adaptativa (promovidos por las adaptaciones locales y la deriva génica) se pueden producir al mismo tiempo y de forma sinérgica favoreciendo la diversificación (Dorey et al. 2020). Dicho de otro modo, muchas de estas radiaciones adaptativas se darían a nivel interespecífico, es decir, evoluciona el nicho realizado, sin perder completamente el nicho fundamental del ancestro en común (Pearman et al. 2008; Tingley et al. 2014).

No se ha determinado con precisión si el conservadurismo de nicho es un patrón o un proceso (Losos et al. 2008). Wiens et al. (2010) argumentan que el conservadurismo de nicho es un patrón creado por diversos procesos de escala muy fina (nivel poblacional, p. ej. la baja diversidad genética, la selección que favorece la elección constante de un solo recurso o

ambiente), pero se puede comportar como proceso siempre y cuando ayude a explicar otros patrones. Este efecto se da en escalas muy grandes, por ejemplo, para explicar los patrones de diversidad de especies a escala continental o global (como en el conservadurismo de nicho tropical; Wiens y Donoghue 2004). Por su parte, Crisp y Cook (2012) proponen que el conservadurismo filogenético del nicho es un patrón y que no es universal en linajes o rasgos, sino que está condicionado a una interacción entre las limitaciones intrínsecas y los entornos bióticos y abióticos. Lo interesante surge cuando el patrón de conservadurismo de nicho varía entre linajes y, por ende, en los procesos que los originan (Wiens y Graham, 2005; Crisp y Cook, 2012).

Existen diferentes métricas que nos ayudan a estimar la distancia ambiental (sobrelape de nicho) de dos especies, por ejemplo, Peterson et al. (1999) utilizaron la magnitud de su estadístico de chi cuadrado, también se ha propuesto el “índice de diferenciación de nicho” (Peterson y Holt 2003), otros autores han propuesto un método basado en simulación de nichos (Stockman et al. 2008). Sin embargo, estas métricas han sido criticadas por depender de un alto número de muestras, por utilizar modelos binarios (presencia-ausencia), o por no contar con una prueba estadística que las valide (Warren et al. 2008). Debido a las limitantes de dichas métricas, se ha propuesto el uso de la métrica D (Schoener 1968), y la métrica I (Vaart 1998). La métrica D se basa en interpretaciones biológicas, mientras que la métrica I no conlleva estas suposiciones, sino que simplemente trata a los resultados como distribuciones de probabilidad. A pesar de esta diferencia, las métricas D e I son muy similares, tienen la ventaja de no depender de modelos binarios, y sus resultados varían de 0 (sin sobrelape) a 1 (nichos idénticos) y rara vez, ambos resultados contrastan notablemente (Warren et al. 2008).

Las métricas I y D miden el sobrelape de dos nichos, pero para determinar si esta interacción es estadísticamente significativa, se ha propuesto el uso de dos pruebas. La primera es una prueba de similitud de nicho, que se pregunta si el MNE de una especie, predice el nicho de su especie hermana (y viceversa) mejor de lo esperado, bajo la hipótesis nula de que no se proporcionan ninguna información mutuamente (Peterson et al. 1999); mientras que la segunda, llamada equivalencia de nicho pone a prueba si los nichos de especies hermanas son completamente indistinguibles (Graham et al. 2004). Las pruebas de similitud y equivalencia miden el conservadurismo de nicho como un continuo, que va desde

nichos idénticos a nichos que son más similares a lo esperado por el azar, entonces, se espera que el grado de conservación de nicho se ubique en algún lugar de estos extremos, por lo que el espectro de la prueba de similitud de nicho se ubicaría en el extremo opuesto de la prueba de equivalencia de nicho (Warren et al. 2008).

La similitud y la equivalencia de los nichos de un grupo pueden estimarse a partir de dos enfoques. El enfoque propuesto por Warren et al. (2008) mide el conservadurismo de nicho en un contexto geográfico (G), sin embargo, una mala calibración de los MDE puede originar mediciones erróneas en los análisis de similitud y equivalencia, debido a que el traslape de nichos puede variar según la extensión que se utilice y la distribución de las coberturas ambientales en el área de estudio (Broennimann et al. 2012). Por otro lado, Broenniman et al. (2012) propone un enfoque que opera en el espacio ambiental (E) cuadrículado, es decir, en relación 1:1 con G. Las pruebas generadas con este enfoque tienen la ventaja de hacer un uso óptimo de los espacios E y G, también tiene en cuenta los sesgos que se puedan generar por la resolución de las coberturas climáticas que se utilicen, corrige las densidades de los registros de presencia observados para cada región tomando en cuenta el espacio ambiental que está disponible. Además, este marco se puede utilizar para operar en diferentes escalas temporales, geográficas o taxonómicas, de manera que, el conservadurismo de nicho puede ponerse a prueba midiendo el grado de superposición de los MNE basados en coberturas ambientales, y correlacionándolo con las hipótesis filogenéticas (distancias filogenéticas) de las especies de interés, (Peterson et al. 1999; Knouft et al. 2006; Warren et al. 2008; Broennimann et al. 2012).

Recientemente se han publicado ejemplos que apoyan la idea del conservadurismo de nicho (p. ej. Hiller et al. 2019; Silva et al. 2020; Liu et al. 2020). Cabe hacer notar que, si las tasas de evolución de los nichos fueran lo suficientemente rápidas como para evolucionar a la par del cambio climático reciente, no habría razones de preocupación, sin embargo, se ha demostrado que las tasas de evolución de los nichos son mucho más lentas que los cambios climáticos proyectados (Jezkova y Wiens 2016), por lo que las discusiones que afirmaron en el pasado que el conservadurismo de nicho podría ser un peligro para la biota mundial (Wiens y Graham 2005) pueden no ser una exageración ante escenarios de rápido cambio ambiental.

Dawson et al (2011) han propuesto algunas respuestas generales de las especies al cambio climático: la tolerancia ambiental (p. ej. plasticidad fenotípica, cambios en la

fenología, cambios en las preferencias de hábitat o tiempos migratorios), el cambio de los rangos de distribución y la abundancia, desplazamiento de la distribución y la extinción. Por lo tanto, entender las dinámicas de los nichos ecológicos (fundamentado en variables climáticas) es una parte esencial para generar estrategias de conservación efectivas y que consideren el cambio climático (Guisan et al. 2014; Tingley et al. 2014; Atwater et al. 2018).

Cuando los rangos de tolerancia climática de una especie son lo suficientemente amplios para abarcar las nuevas condiciones resultantes del cambio climático, entonces potencialmente podrían adaptarse (Holt 1990). Por el contrario, si se asumen rangos de tolerancia estrechos y un conservadurismo de nicho fuerte, entonces las especies tendrían que cambiar sus distribuciones geográficas como respuesta al calentamiento global (Wiens et al. 2010). Por lo que, las especies que presentan mayor problema son aquellas con rangos de tolerancia estrechos que no puedan adaptarse a las condiciones climáticas nuevas y no puedan cambiar su distribución geográfica, ya que podrían estar en riesgo de extinción (Holt 1990; Peterson et al. 2002; Parmesan y Yohe 2003; Thomas et al. 2004). Tal es la preocupación y la importancia, que poder anticipar estos cambios evolutivos por estrés generado antropológicamente, se ha convertido en una de las metas que impulsa la Plataforma Intergubernamental Científico-Normativa sobre Diversidad Biológica y Servicios Ecosistémicos (IPBES por sus siglas en inglés; Díaz et al. 2019).

### **1.3 El conservadurismo de nicho en los murciélagos.**

El orden quiróptera está compuesto por 1386 especies, es el segundo grupo más grande de mamíferos en el mundo (Burgin et al. 2018). La riqueza de especies de murciélagos puede ser impulsada por diversos factores, como la heterogeneidad de los ambientes (López-González et al. 2015), o por la disparidad morfológica promovida por la amplia diversidad en las dietas (Santana et al. 2012; Dumont et al. 2014). Además, se ha sugerido que la mayor riqueza de murciélagos se concentra en latitudes bajas y en ambientes tropicales (Buckley et al. 2010; Ramos-Pereira y Palmerim 2013), este efecto puede ser impulsado por la hipótesis del conservadurismo del nicho tropical (Wiens y Donoghue 2004).

Los murciélagos son uno de los grupos más susceptibles a los efectos del cambio climático es el de los murciélagos, ya que se ha demostrado que una gran cantidad de especies se encuentran susceptibles a los efectos del cambio climático (Sherwin et al. 2012; Aguilar et al. 2016). Se ha sugerido priorizar estudios que impliquen cuantificar la susceptibilidad

específica de cada especie (Dawson et al. 2011), identificar las áreas de alimentación, obtención de agua o disponibilidad de refugios, así como reconocer la capacidad de cada especie para colonizar nuevos territorios, identificando y priorizando las especies más vulnerables (Jones y Rebelo 2013). Además, se ha propuesto la idea del conservadurismo de nicho para explicar los patrones de dispersión y de riqueza de especies de murciélagos (Stevens 2006; 2011; Pereira y Palmerim 2013).

El conservadurismo de nicho tropical menciona que a las especies con tolerancias climáticas tropicales les resultará difícil colonizar y adaptarse a regiones templadas, por lo que los eventos de especiación se concentrarán en las latitudes bajas (Wiens y Donoghue 2004; Buckley et al. 2010). Esta hipótesis es apoyada por estudios que sugieren que las especies de murciélagos que habitan en regiones templadas pertenecen a clados evolutivamente jóvenes, mientras que las que habitan regiones tropicales corresponden a las especies basales (Stevens 2006; 2011), aunque con algunas excepciones en algunas familias (Pereira y Palmerim 2013).

Recientemente se han publicado estudios que evalúan el conservadurismo de nicho en grupos de murciélagos utilizando las pruebas de similitud y equivalencia, aunque no han logrado evidenciar el conservadurismo de nicho (Morales et al 2016; Hernández-Canchola y León-Paniagua 2017). Por otro lado, Peixoto et al. (2017) midieron el conservadurismo de nicho de los quirópteros en diferentes escalas taxonómicas, de manera general, sus resultados mostraron que el conservadurismo de nicho se corrobora principalmente en los taxones más inclusivos, como el orden y las familias Emballonuridae, Molossidae y Vespertilionidae; para género y especie esta tendencia disminuye. De las tres familias antes mencionadas, Vespertilionidae es en la que de manera más fuerte se evidencia el conservadurismo de nicho.

Peixoto et al. 2017 destacan que el conservadurismo de nicho no parece conservarse de manera típica, sino que se conserva en un punto medio del nicho de todo el grupo (o clado), esto lo comprueban debido a que encuentran más evidencia de conservadurismo filogenético de nicho para la posición de nicho (posición media de las especies con relación a las condiciones medias del nicho de todo el grupo/clado) que para la amplitud de nicho (la variación total de las condiciones climáticas que describen los nichos de especies). Otros estudios como el de Olalla-Tarraga et al. (2016) resaltan la importancia de las variables

bióticas para discernir los patrones de especiación de los murciélagos, ya que sugieren que los nichos bióticos de las especies se corresponden con lo indicado por los nichos climáticos.

A diferencia del resto de murciélagos del nuevo mundo, a la familia Vespertilionidae se le ha relacionado con un presunto origen neártico (templado), colonizando de manera más reciente las latitudes bajas (Gunell y Simmons 2005; Pereira y Palmerim 2013). Esta hipótesis es apoyada por estudios que demuestran que la riqueza de vespertiliónidos es mayor en latitudes altas (Patten 2004; Pereira y Palmerim 2013). El género *Rhogeessa* pertenece a esta familia, e incluye especies distribuidas en la región neártica y neotropical. El género está compuesto por 13 especies, de las cuales, *R. genowaysi* se encuentra en peligro de extinción, *R. minutilla* y *R. mira* se catalogan como vulnerables, mientras que *R. velilla*, *R. menchuae* y *R. hussoni* se encuentran con información deficiente para ser catalogadas en alguna categoría de riesgo (IUCN 2015). Aunado a esto, el género contiene varias especies con distribución restringida. Dadas las características del grupo, es necesario indagar en las preferencias ambientales del género, complementar la información de su distribución y planear estrategias de conservación respaldadas en sus preferencias ambientales y la disponibilidad de estas variables a lo largo de sus áreas de distribución.

## **2. Descripción del género *Rhogeessa***

Los murciélagos insectívoros del género *Rhogeessa* (Vespertilionidae), son considerados como controladores de plagas al reducir las poblaciones de insectos de las que se alimentan. Algunos estudios reportan el consumo de los órdenes Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Homoptera, Neuroptera, Hymenoptera, Orthoptera, Trichoptera, Ephemeroptera y Thysanoptera, Blattodea, así como larvas y otros artrópodos (Fatima y Marjorie 2007; Loera-Padilla et al. 2017). La distribución del género va desde el noreste de México hasta Brasil. Algunas especies son de amplia distribución como *R. parvula* o *R. tumida* que abarcan una superficie de aproximadamente 452,546 km<sup>2</sup> y de 473,430 km<sup>2</sup>, respectivamente; mientras otras muestran una aparente especiación parapátrica que resulta en una distribución muy restringida, como la de *R. genowaysi* o la de *R. mira* cuyas distribuciones son aproximadamente de 924 y 3,350 km<sup>2</sup> respectivamente (Datos estimados de los polígonos reportados en la IUCN por Solari 2019; Miller et al. 2016; Arrollo-Cabrales 2016; Arroyo-Cabrales y Ospina-Garces 2016).

## 2.1 Taxonomía del género *Rhogeessa*

El género fue descrito por Allen en 1866, cuando describió a *R. parvula* y a *R. tumida*, teniendo relación cercana con los géneros *Nycticeius* y *Tadarida*, y con la familia Noctilionidae. Más tarde, Dobson (1878) redujo a *Rhogeessa* a un subgénero de *Vespertilio*; sin embargo, Thomas (1892) rechazó esta clasificación y respaldó la idea de que *Rhogeessa* era un género independiente con relación cercana con el género *Nycticeius*. Después, Miller (1906) propuso un nuevo género separado de *Rhogeessa* al que nombró como *Baeodon* en el cual incluyó a *R. alleni*; sin embargo, en la actualidad aún existe un debate sobre la separación del género. Algunos autores han relegado el rango de género de *Baeodon* dentro de un subgénero de *Rhogeessa* (Jones et al. 1988; Koopman 1993; McKenna y Bell 1997); sin embargo, los resultados del análisis de ADNmt respaldan provisionalmente el reconocimiento como un género independiente para *Baeodon* (Corbet y Hill 1991; Miller 1907; Hill y Harrison 1987; Tate 1942).

Estudios más recientes como el de Baird y colaboradores (2008) han tratado de resolver la relación de estos géneros, encontrando que *R. gracilis* está estrechamente relacionado con *R. alleni* (la especie tipo de *Baeodon*), y ambas especies están separadas de las otras especies de *Rhogeessa*. Baird y colaboradores (2008), proponen dos opciones de conciliar los resultados, uno es mantener a *R. alleni* y a *R. gracilis* dentro del género *Rhogeessa*, y el segundo es reconocer a *Baeodon* como un género separado que contendría a *R. alleni* y *R. gracilis*. Una tercera opción propuesta en lista de los mamíferos terrestres nativos de México es retener a *Baeodon* como un subgénero de *Rhogeessa* (Ramírez-Pullido et al. 2014).

El género *Rhogeessa* exhibe una inusual diversidad cariotípica, en comparación con el resto de los murciélagos vespertilionidos del Nuevo Mundo (Bickham 1979). Esta diversidad cariotípica en *Rhogeessa* se caracteriza porque las especies tienen conjuntos únicos de fusiones cromosómicas, por lo que se ha propuesto que estos eventos de fusión fueran la causa de la especiación dentro del grupo de especies de *Rhogeessa* (Baker et al. 1985), una hipótesis de especiación conocida como fusiones céntricas monobraquiales (Baker y Bickham 1986). Baker et al. (1985) mostraron que los miembros del complejo de *R. tumida* difieren en sus cariotipos a través de dichas fusiones céntricas (aunque no examinaron *R. hussoni*). *R. tumida*, *R. aeneus* y *R. io* tienen diferencias monobraquiales entre





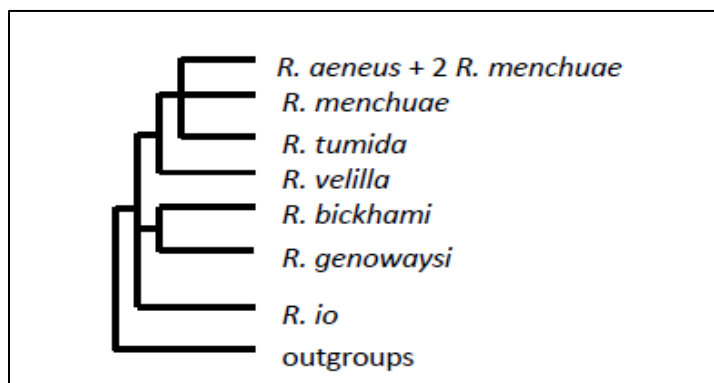


Figura 3 Filogenia de *Rhogeessa* basada en el citocromo b que incluye las 2 especies descritas *R. menchuae* y *R. bickhami*. Tomado y editado de Baird et. al. (2012).

### *Rhogeessa parvula*

Como se mencionó anteriormente, *R. parvula* (Localidad tipo: Islas Tres Marías, Nayarit) fue una de las dos especies descritas originalmente junto con el género, fue descrita por Allen en 1866. Esta especie, presenta una de las mayores áreas de distribución de todo el género, abarcando la vertiente del pacífico desde Sonora hasta Oaxaca y las Islas Tres Marías. Después de su descripción, esta especie tuvo algunas modificaciones, por ejemplo, Thomas (1881) modificó el nombre a *Vesperugo parvulus*. Otra modificación es la de Hall (1952) al sinonimizar a *R. tumida* junto con *R. parvula*; sin embargo, este arreglo no se utiliza actualmente y se reconoce a ambas especies de manera independiente; finalmente, Goodwin (1958) describió una subespecie para *R. tumida* a la que nombró *R. t. major* (Oaxaca), posteriormente, se reclasificó a esta subespecie y pasó a pertenecer al linaje de *R. parvula*, conocida como *R. p. major*.

### *Rhogeessa tumida*

*R. tumida* (Localidad tipo: Veracruz) fue descrita por H. Allen (1866). Desde su descripción ha habido mucha discusión sobre la taxonomía de esta especie, siendo conocido en conjunto como el complejo de *Rhogeessa tumida*, anteriormente se tenían descritos cinco citotipos para este complejo ( $2n=30$ ,  $2n=32$ ,  $2n=34$ ,  $2n=42$  y  $2n=52$ ). En la actualidad, a *R. tumida* le corresponde el citotipo  $2n=34$  y el resto de citotipos ahora corresponden a nuevas especies (Backer, 1984; Genoways y Backer 1996; Baird et al. 2008; 2012). La distribución de esta especie abarca desde el sur de Tamaulipas a lo largo del golfo de México (ignorando

la península de Yucatán) hasta la costa del pacífico en Chiapas, continuando hasta el noreste de Costa Rica y el norte de Nicaragua.

*Rhogeessa alleni*

*R. alleni* (Localidad tipo: Jalisco, México) fue descrita por Thomas (1892). Se distribuye desde Jalisco y el sur de Oaxaca, abarcando principalmente estados del centro como Guanajuato, Morelos y Estado de México. Diversos autores han descrito a partir de esta especie el género *Baeodon* (Miller 1907; LaVal 1973; Tate 1942). Sin embargo, hacen falta esfuerzos para poder definir la taxonomía de esta especie.

*Rhogeessa minutilla*

Descrita por Miller (1897; Localidad tipo: Isla Margarita, Venezuela), se distribuye principalmente en las zonas secas y semisecas de este país, aunque también se tienen registros de esta especie en Colombia (Genoways y Baker 1996). Esta especie fue relegada a una subespecie de *R. parvula* por Goodwin (1958); sin embargo, posteriormente se le regresó al estado específico. Además de esto, cuenta con una subespecie descrita por Soriano (2004), nombrada *R. m. cautiva*.

*Rhogeessa gracilis*

Al igual que *R. minutilla*, *R. gracilis* (Localidad tipo: Puebla, México) fue descrita por Miller (1897). Su distribución abarca desde el norte de Jalisco hasta la frontera entre Oaxaca y Chiapas, pasando por los estados del sur como Guerrero y Michoacán. Desde LaVal (1973) se describió que esta especie tenía una relación muy cercana con *R. alleni*, por lo que se especuló que probablemente se trate de un grupo polifilético, y que solo sean similares morfológicamente por convergencia evolutiva. Autores como Baird et al. (2008) respaldan esta idea, sin embargo y como se mencionó anteriormente hacen falta esfuerzos para definir la posición de estas especies.

*Rhogeessa io*

*R. io* (Localidad tipo: Venezuela) es descrita por Thomas (1903). Esta especie pertenece al complejo de *R. tumida*, y el cariotipo que le corresponde es el  $2n=30$ . La distribución de esta especie no está bien estudiada, se han reportado individuos de esta especie desde Nicaragua hasta muy al sur en Bolivia y Brasil. Dos especies fueron reclasificadas y ahora pertenecen a este linaje, una de ellas es la descrita por Thomas (1913), nombrada *R. bombyx* (Colombia); la otra fue descrita por Goodwin (1958), esta subespecie

originalmente fue descrita para *R. tumida* a la que nombró *R. t. riparia* (Venezuela), sin embargo, actualmente esta subespecie es reconocida como parte de este linaje.

*Rhogeessa velilla*

Fue descrita por Thomas (1903, Localidad tipo: Guayas, Ecuador), su distribución conocida está restringida a la provincia de Guayas y a la isla Puná en Ecuador. Dentro del complejo de *R. tumida* le corresponde el cariotipo  $2n=42$ . Desde su descripción se hicieron varios arreglos de la taxonomía de esta especie, Goodwin en 1958 le rebaja el grado de especie a una subespecie de *R. parvula*; a su vez, en 1996 Genoways y Baker describen unos registros de la isla Puná como *R.io*. Actualmente está reconocida como una especie completa con base en los análisis mitocondriales con el citocromo b (Baird et al., 2008).

*Rhogeessa aeneus*

*R. aeneus* (Localidad tipo: Yucatán, México) fue descrita originalmente como una subespecie de *R. parvula*, llamada *R. p. aeneus* (Goodwin 1958), posteriormente, se reporta la presencia de esta especie en Belice y se le regresa a su estatus de especie independiente (Audet 1993). Actualmente, esta especie pertenece al complejo de *R. tumida* y le corresponde el cariotipo  $2n=32$ .

*Rhogeessa mira*

*R. mira* (Localidad tipo: Michoacán, México) fue descrita por LaVal (1973), su distribución está restringida al Estado de Michoacán y donde se tienen la mayor cantidad de registros de esta especie es en la localidad de El Infiernillo. Comparte una distribución simpátrica con *R. parvula*, misma con la que la han relacionado desde su descripción. Los análisis genéticos con citocromo b apoyan su cercanía evolutiva con esta especie (Baird et al. 2008).

*Rhogeessa genowaysi*

Baker (1984; Localidad tipo: Chiapas, México), esta especie es endémica de México, también pertenece al complejo de *R. tumida* y se le diferencia de esta misma por el número cromosómico ( $2n=42$ ).

*Rhogeessa hussoni*

*R. hussoni* (Localidad tipo: Surinam) fue descrita por Genoways y Baker (1996). La distribución de esta especie se reporta con dos localidades, una en el extremo sureste de Surinam en el Distrito de Nickerie y otra en el estado de Bahía en el noreste de Brasil. Sin

embargo, el espécimen de Alto Parnaíba, Brasil, reportado por Goodwin (1958) y LaVal (1973) podría tratarse de esta especie y no como *R. minutilla* o *R. io* como se había sugerido. *R. hussoni* se distingue por tener un número diploide  $2n=52$  de otros miembros del género para los cuales se conoce el cariotipo, incluyendo *R. genowaysi*  $2n = 42$ , *R. parvula*  $2n = 44$ , *R. io*  $2n = 30, 32$ , *R. tumida*  $2n = 34$ , y *R. aeneus*  $2n = 32$ .

*Rhogeessa bickhami*

*R. bickhami* (Localidad tipo: Chiapas, México) es una de las especies descritas más recientemente por Baird et al. 2012, quien la describe a partir un linaje de *R. tumida*. Se distribuye por la vertiente del Pacífico desde su localidad tipo en México hasta Costa Rica y probablemente Panamá, los únicos dos registros que se tienen de esta especie en el lado atlántico son en Guatemala y Honduras (Baird et al. 2012).

*Rhogeessa menchuae*

Por otra parte, *R. menchuae* (Localidad tipo: Lancetilla, Honduras), se conoce muy poco sobre la distribución de esta especie, se tienen más registros en la parte del Atlántico de Centroamérica, las áreas conocidas que habita esta especie son en el Caribe de Guatemala, Honduras y probablemente su distribución alcance el norte de Nicaragua (Baird et al. 2012).

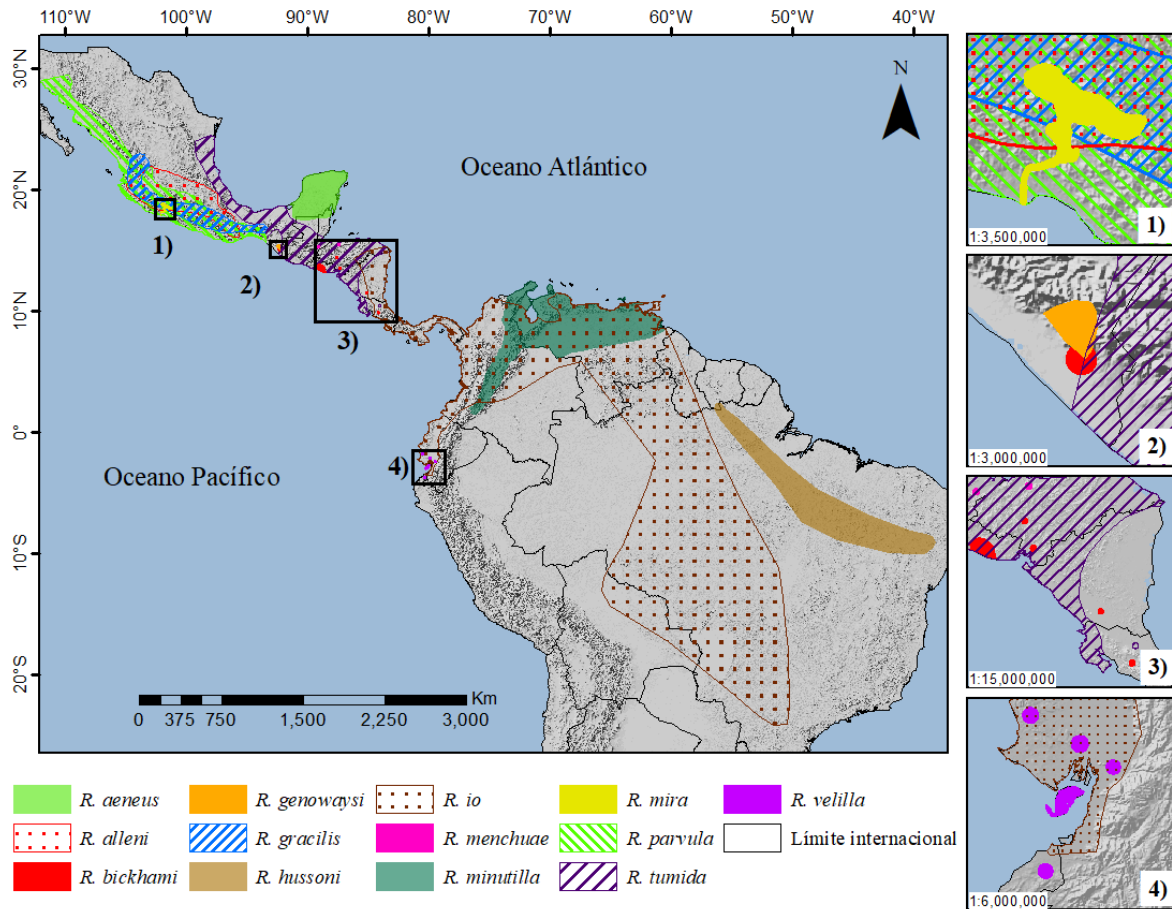


Figura 4 Distribución de las especies del género *Rhogeessa*. Polígonos descargados de la IUCN.

### 3. Justificación.

El género *Rhogeessa* es un grupo muy poco estudiado y desactualizado, en el ámbito ecológico su información es muy escasa. Modelar el nicho y la distribución de las especies nos permite reconocer las tolerancias ambientales de las especies, así como identificar las especies con amplitud de nicho y distribución restringidas. Evaluar el conservadurismo de nicho basado en variables climáticas, proporciona herramientas que favorecen las estrategias de conservación, como por ejemplo, identificar las tolerancias generales (de todo el género) o específicas de las especies ante efectos como el cambio climático. Además, nos permite identificar los patrones de diversificación de las especies para poder entender cómo hacen uso del espacio geográfico y de cómo se pudo originar la diversidad del grupo. Dentro del género se encuentran especies catalogadas en estado de conservación vulnerable y crítico según la IUCN (*R. mira*, y *R. minutilla* y *R. genowaysi*) mientras que otras no cuentan con

información suficiente para considerarlas en alguna categoría riesgo (*R. menchuae*, *R. hussoni* y *R. velilla*) por la falta de estudios en su área de distribución. Por lo que es de suma importancia identificar y analizar las características ecológicas que ayuden a entender las cualidades del género para proponer estrategias de conservación.

#### **4. Objetivos.**

-Modelar el nicho ecológico y la distribución de las especies que componen el género *Rhogeessa*.

-Analizar y comparar la similitud y equivalencia de los nichos ecológicos con base en la reconstrucción filogenética de 11 especies del género.

-Discutir el conservadurismo de nicho del género *Rhogeessa* y las implicaciones para la conservación.

#### **5. Hipótesis.**

Diversos estudios respaldan la idea de que el conservadurismo filogenético del nicho representa la incapacidad de los organismos de adaptarse a condiciones diferentes a las que existen en su nicho ancestral, no obstante, para los murciélagos solo se ha probado el conservadurismo filogenético de nicho en niveles taxonómicos altos. Por otra parte, a nivel de género se ha propuesto que el nicho se conserva en algún punto medio del nicho de todo el grupo o clado. Por lo tanto, se espera que el nicho de las especies del género *Rhogeessa* se conserve, ya sea de manera típica (especies con nichos ecológicos similares más cercanas filogenéticamente) o en un punto medio del nicho del grupo.

#### **6. Materiales y métodos**

##### **6.1 Modelos de Nicho Ecológico y Modelos de Distribución de Especies.**

###### *6.1.1 Obtención de registros de presencia*

Los MNE se generaron para las especies del género *Rhogeessa* considerando la propuesta realizada por Ramírez-Pullido et al. (2014), por lo que *R. alleni* y *R. gracilis* fueron consideradas para este análisis. Se realizó una búsqueda de los registros georreferenciados de las 13 especies que conforman el género, tomando como referencia los registros descargados en el mes de febrero del 2019, mediante la base de datos Global Biodiversity Information Facility (GBIF 2019; <https://doi.org/10.15468/39omei>). La curación de los registros de GBIF se realizó comparándolos con datos presentes en las bases de datos

virtuales de los museos Texas Tech University, University of Michigan Museum of Zoology, Natural History Museum, Colección Mastozoológica (ENCB-IPN), Kansas University Collection of Mastozoology, American Museum of Natural History y Field Museum of Natural History. El análisis curatorial de todos los datos de ocurrencia permitió detectar muchas incongruencias en los registros de presencia, asociadas a la compleja historia taxonómica que ha tenido el género. Además, se detectó que existe una escasez de datos para algunas especies, sobre todo para aquellas que tienen distribución restringida como son *R. bickhami*, *R. genowaysi*, *R. mira*, *R. hussoni* y *R. velilla*.

Para corregir y depurar la base de datos se utilizaron diferentes filtros. Primero, se corrigió la base de datos de GBIF tomando como referencia la historia taxonómica descrita en la sección de antecedentes de este trabajo, por ejemplo, se detectó que existen registros bajo el nombre *R. tumida* en Sudamérica ya que anteriormente, *R. io* era una subespecie de *R. tumida*, por lo que esos registros fueron renombrados a *R. io*; otro ejemplo es el de *R. parvula*, en Yucatán, donde actualmente esos registros le corresponden a *R. aeneus*.

Posteriormente, se depuraron las bases de datos eliminando los registros repetidos y los registros que coincidieran en un mismo píxel. Consecutivamente, se seleccionaron los registros utilizados para entrenamiento y para prueba, en donde se realizó con un filtrado espacial de 20 km, estos registros fueron utilizados como registros de entrenamiento, los registros residuales del filtrado a 20 km sirvieron como los datos de prueba (Muscarella et al. 2014; Cobos et al. 2019).

#### 6.1.2 Obtención de las capas bioclimáticas y delimitación de áreas M

Se utilizaron las 19 capas bioclimáticas de temperatura y precipitación existentes en la base de datos de WorldClim (Hijmans et al. 2005), con una resolución espacial de 5 km (25 km<sup>2</sup>). De las 19 capas, se excluyeron 4 variables que combinan información de precipitación y temperatura en la misma capa, ya que muestran anomalías espaciales extrañas en forma de discontinuidades impares entre píxeles vecinos (Tabla 1; Escobar et al. 2014).

Las 15 variables restantes fueron cortadas en el área definida como M (Movilidad) para cada especie. Para definir esta región, se utilizaron dos criterios: para las especies con más de 10 registros posterior a la depuración, se utilizaron las ecorregiones propuestas por la WWF (Olson et al. 2011), esto consistió en hacer una selección de ecorregiones donde coincidieran los registros de presencia, solo se hizo una excepción en el caso de *R. hussoni*,

ya que sus registros parecen indicar bien las ecorregiones donde está presente. Para las especies con registros escasos (menos de 10 registros se generó un polígono de mínimo convexo de los registros de las especies (Jarnevich y Young 2015), se utilizó este criterio ya que en la mayoría de las ocasiones las ecorregiones no representaban bien la distribución restringida de estas especies y daban como resultados áreas de calibración muy extensas. En ambos casos se aplicó un buffer de 50 km. Además, se generó una M para el género utilizando la intersección de las M de todas las especies.

La selección de capas bioclimáticas para cada especie se realizó considerando tres criterios, primero una matriz de correlación de las capas bioclimáticas, considerando un coeficiente de correlación de Pearson superior a 0.85. Dicha matriz se generó con las variables cortadas en el área definida como M para cada especie. El segundo criterio fue un análisis de Jackknife que otorga la salida de Maxent (versión 3.4.1) y que mide la contribución de las variables de manera individual, esto se logra generando múltiples modelos, primero se genera un modelo solo con una variable independiente y un segundo modelo excluyendo esa misma variable (así para cada una de las variables incluidas), además los compara con el modelo completo. El tercer criterio se basó en la tabla de porcentaje de contribución e importancia de permutación, dándole más peso a esta última por lo descrito en Searcy y Shaffer (2016). La selección se realizó modelando con Maxent y utilizando los registros de entrenamiento.



Tabla 1. 19 capas bioclimáticas con su abreviación, la unidad de medida y la obtención, 4 variables excluidas que combinan temperaturas con precipitaciones. T=Temperatura; P=Precipitación.

|              | <b>Variable</b>                               | <b>Obtención</b>  | <b>Excluida</b> |
|--------------|---|---|-----------------|
| <b>Bio1</b>  | Temperatura promedio anual.                   | $((T_{max1}+T_{max2}+...+T_{max12})/12+(T_{min1}+T_{min2}+...+T_{min12})/12)/2$ , en cada estación. | No              |
| <b>Bio2</b>  | Rango de temperatura medio diurno             | (Media mensual de $(T_{max} - T_{min})$ ), en cada estación.  | No              |
| <b>Bio3</b>  | Isotermalidad                                 | $(Bio2/Bio7)*100$   | No              |
| <b>Bio4</b>  | Estacionalidad de la                          | Desviación estándar *100, en °C   | No              |
| <b>Bio5</b>  | Temperatura máxima del mes más cálido         | El valor más alto por estación  | No              |
| <b>Bio6</b>  | Temperatura mínima del                        | El valor más bajo por estación  | No              |
| <b>Bio7</b>  | Rango de temperatura                          | Bio5 - Bio6, por estación   | No              |
| <b>Bio8</b>  | Temperatura media del cuatrimestre más húmedo |   | Sí              |
| <b>Bio9</b>  | Temperatura media del cuatrimestre más seco   |   | Sí              |
| <b>Bio10</b> | Temperatura media del cuatrimestre más cálido |   | No              |
| <b>Bio11</b> | Temperatura media del cuatrimestre más frío.  |   | No              |
| <b>Bio12</b> | Precipitación total anual                     | $(P1 + P2 + ... + P12)$ , por estación  | No              |
| <b>Bio13</b> | Precipitación del mes más húmedo              | Se elige el valor más alto por estación   | No              |
| <b>Bio14</b> | Precipitación del mes más seco                | Se elige el valor más bajo por estación   | No              |
| <b>Bio15</b> | Estacionalidad de la precipitación            | Coefficiente de variación   | No              |
| <b>Bio16</b> | Precipitación del cuatrimestre más húmedo     | $P1+P2+P3$ , por estación   | No              |
| <b>Bio17</b> | Precipitación del                             | $P1+P2+P3+P4$   | No              |
| <b>Bio18</b> | Precipitación del cuatrimestre más cálido     | $P1+P2+P3+P4$   | Sí              |
| <b>Bio19</b> | Precipitación del cuatrimestre más frío       | $P1+P2+P3+P4$   | Sí              |

### 6.1.3 Generación de MNE y MDE

Los MNE para las especies con 6 registros o más se generaron utilizando el paquete KUENM (Cobos et al. 2019), que está programado en el software R (versión 3.6.1, R Core Team 2018). KUENM trabaja con diferentes insumos, los registros de presencia depurados y filtrados (totales, entrenamiento y de prueba). También se incluyeron uno o varios conjuntos de capas bioclimáticas, previamente seleccionadas con los criterios descritos en la

selección de variables. Aunado a esto, se incluyeron diecisiete multiplicadores de regularización con los que trabaja Maxent (0.1-1, 2-8 cada 0.1 y 1 respectivamente), debido a que se recomienda explorar múltiples valores de regularización (Merrow et al. 2013). De manera general, este multiplicador de regulación penaliza la parametrización de los modelos entre menor sea su valor (Anderson y Gonzalez 2011; Radosavljevic y Anderson 2014). Finalmente, se utilizaron tres clases de parámetros con los que trabaja Maxent, los cuales fueron lineal (l), cuadrático (q) y producto (p), en sus diferentes combinaciones, se excluyeron las características de umbral (threshold) y bisagra (hinge) ya que se utilizan comúnmente cuando previamente se conoce un umbral de tolerancia fisiológico (Merrow et al. 2013), además que requieren muchos registros de presencia para poder ser utilizadas por Maxent (80 para umbral y 15 para bisagra). Las especies que se encontraron con menos de 6 registros de presencia se modelaron directamente en Maxent, utilizando diferentes parametrizaciones y eligiendo el modelo menor número de variables y mayor rendimiento en el análisis Jackknife y en la distribución conocida para la especie.

KUENM implementa tres fases cruciales para generar los MNE y MDE, como son: 1) la calibración, 2) la evaluación y creación de los mejores modelos y 3) el análisis del riesgo de extrapolación. Para la calibración de los modelos el primer paso es crear los modelos candidatos utilizando los parámetros descritos anteriormente. Después, para cada modelo candidato son creados dos modelos, uno basado en los registros de presencia completos y otro utilizando los registros de entrenamiento. Finalmente, los mejores modelos candidatos son seleccionados con base en la significancia estadística con Partial ROC (Nayanari et al. 2008), la habilidad predictiva y la complejidad de los modelos con el índice de Akaike, en particular el Delta-AIC (Warren et al. 2014), en ese orden de prioridad.

Una vez que KUENM seleccionó el mejor modelo para cada especie, se extrajeron las variables climáticas más importantes de cada uno y, con la finalidad de disminuir la dimensionalidad (Warren et al. 2014), se realizó un análisis de componentes principales (ACP) a partir de dichas variables. Para esto último, se utilizó el paquete NicheToolbox (Osorio-Olvera et al. 2020) desarrollado también para el software R. La salida de los ACP es en formato ASCII y se generó a partir de las variables climáticas seleccionadas previamente, y que corresponden al mejor modelo para cada especie. Los primeros tres componentes principales fueron cortados a la M correspondiente a cada especie y se modeló nuevamente

en KUENM siguiendo los mismos pasos descritos anteriormente. Adicionalmente, se proyectaron los modelos a la M del género, empleando el método de curva truncada que no genera extrapolaciones y proyecta solo las zonas que están representadas en el área de calibración de los modelos (M).

La selección de un umbral de corte adecuado debe estar asociado a la finalidad del modelo (Peterson et al. 2007), además, se ha demostrado que un tamaño de muestra pequeño puede resultar en predicciones inexactas si no se elige adecuadamente un umbral de corte (Bean et al. 2011). En este trabajo se seleccionó entre la presencia mínima de entrenamiento (MTP) o el 10 percentil de la presencia de entrenamiento (10P), estos umbrales han demostrado reconstruir bien las áreas de distribución (Escalante et al. 2013). A la hora de cortar los valores de idoneidad y de restringir los modelos, el MTP es el umbral menos estricto, generalmente este umbral funciona mejor cuando se quiere detectar regiones potenciales nuevas ajenas a la distribución conocida (Peterson et al. 2007), además, para especies con pocos registros es importante conservar la mayor cantidad de datos (Pearson et al. 2007), por lo que se utilizó el MTP para las especies con 10 registros o menos. Por otra parte, el 10P es un umbral más estricto que generalmente se utiliza para detectar zonas prioritarias de conservación o detectar regiones de endemismo (Escalante et al. 2013), para las especies con más de 10 registros se utilizó este umbral.

Finalmente, a partir del umbral de corte, se construyeron los mapas de presencia-ausencia, sin embargo, para tener una visualización más clara de en qué regiones geográficas se encontraban los óptimos de las especies, se dividió la idoneidad en cuartiles, tomando solo los valores por arriba del umbral de corte, se eligió una escala de rojos, yendo de más claro (menos idoneidad) a más intenso (mayor idoneidad).

#### *6.1.4 Caracterización del volumen de nicho*

Con la finalidad de complementar a los MNE y MDE y delimitar a las especies con nicho amplio o restringido, se generó un análisis de volumen de nicho a través del software Niche Analyst (Qiao et al. 2015). De manera general, Niche Analyst asume que los nichos de las especies tienen forma convexa (Maguire 1967; Soberón y Nakamura 2009), y los opera como elipsoides de volumen mínimo o como poliedros convexos. Para este trabajo se cargaron al programa los primeros tres componentes principales (background) y el MNE de cada especie generados previamente y se calculó el elipsoide de volumen mínimo.

## 6.2 Conservadurismo de nicho

### 6.2.1 Reconstrucción de la filogenia del género *Rhogeessa*

Con la finalidad de resolver las politomías presentes en la filogenia del estudio de Baird y colaboradores (2008), se realizó un análisis filogenético utilizando las secuencias del gen mitocondrial Citocromo b descargadas en el mes de mayo del año 2020 de la base de datos GenBank (palabras clave: *Rhogeessa*, cytb). Se descargaron las 90 secuencias disponibles hasta ese momento, que correspondían a 11 de las 13 especies. Las especies *R. minutilla* y *R. hussoni*, no fueron incluidas debido a que aún no se encuentra secuenciado ningún gen que funcione como marcador molecular. Adicionalmente, se incluyó una secuencia de *Antrozous pallidus* que se utilizó como grupo externo, debido a que el género *Antrozous* se ha relacionado filogenéticamente de manera cercana con el género *Rhogeessa* (Hoofer y Van Den Bussche 2003). Las secuencias se alinearon utilizando MUSCLE, un algoritmo de alineamiento de secuencias múltiples (Edgar 2004) a través del software UGENE (versión 34) donde se exportaron en formato PHYLIP y NEXUS para su posterior análisis.

Mediante la plataforma CIPRES Science Gateway (Miller et al. 2010) y a través de la herramienta JmodelTest (Darriba et al. 2012), se buscaron los modelos más ajustados según el Criterio Informativo Bayesiano (BIC) utilizando los parámetros por defecto que se encuentran en CIPRES que incluyen los modelos con bases de frecuencias diferentes, modelos con proporción de sitios invariantes y los modelos con tasa de variación entre sitios. Aunadamente, se utilizó la herramienta IQtree que trabaja con ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al. 2017) para evaluar si las secuencias particionadas en codones tenían diferentes tasas de evolución. Con este mismo programa, se generó el árbol de Máxima Verosimilitud, para el cual se utilizó el modelo seleccionado por JModel Test. Mediante el programa MrBayes (Huelsenbeck y Ronquist 2001), se generó el análisis de Inferencia Bayesiana, para el cual se utilizaron 8 cadenas de Markov, además de 10,000,000 generaciones, muestreando un modelo cada 1,000 generaciones, con un soporte de probabilidad posterior del 95%. El árbol de Inferencia Bayesiana obtenido fue editado con el software FigTree versión 1.4.4 (Rambaut 2018).

### 6.2.2 *Análisis de similitud y equivalencia de nicho*

Los análisis de similitud y equivalencia de nicho se realizaron utilizando el programa R (R Core Team 2018) mediante el paquete *ecospat* (Broennimann et al. 2017). De manera general, los análisis con el enfoque de Broennimann et al. (2012) tienen tres fases principales, primero se calcula la densidad de los registros de presencia y de capas ambientales a lo largo de los ejes ambientales de un análisis multivariado, posteriormente se mide la superposición de nicho a lo largo de los gradientes del análisis multivariado generado en el primer paso, y finalmente se generan las métricas I y D de superposición de nicho. Para observar los efectos del conservadurismo de nicho desde una perspectiva general, se calcularon los promedios y la desviación estándar de dichas métricas, agrupadas en tres escalas distintas, primero promediando a las especies hermanas, después a las especies no hermanas pero que pertenecen a un mismo clado y finalmente a las especies que se encuentran en distintos clados.

Posteriormente se generaron las pruebas de similitud y equivalencia, la primera se genera cambiando aleatoriamente toda la densidad observada de ocurrencias en un rango (el centro de la densidad simulada de ocurrencia se selecciona aleatoriamente entre los entornos disponibles) y se calcula la superposición del nicho simulado con el nicho observado en el otro rango (Peterson et al. 1999). Por otro lado, la prueba de equivalencia se genera agrupando y dividiendo aleatoriamente en dos conjuntos de datos todas las apariciones, manteniendo el número de apariciones como en los conjuntos de datos originales (Graham et al. 2004). En ambas pruebas, este proceso se repitió 100 veces, para rechazar la hipótesis nula con alta confianza (Warren et al. 2008; Broenniman et al. 2012). Finalmente, se construyeron histogramas de valores simulados. Si el valor de  $p$  es menor a 0.05, se rechazaría la hipótesis nula y las especies serían más similares o equivalentes que lo esperado aleatoriamente. Las pruebas de similitud y equivalencia se generan de manera independiente para cada métrica (D e I), por lo que cada prueba genera dos resultados distintos.

Para poner a prueba el conservadurismo filogenético del nicho, se realizó una prueba de Mantel mediante el paquete *vegan* (Oksanen et al. 2019). Se utilizaron las matrices generadas con los índices I y D de los análisis de superposición, y se correlacionaron con la matriz de distancias filogenéticas propuesta en Baird et al. (2008), debido a que se tiene una filogenia incompleta y registros de presencias limitados, solo se correlacionaron las especies

para las que se tienen datos, por lo que se excluyó de este análisis a *R. hussoni* y a *R. minnutilla* (por no estar incluidas en la filogenia) y a *R. menchuae* (por no tener registros suficientes para modelar su nicho). Una correlación negativa significativa es un indicador de conservadurismo de nicho (Knouft et al. 2006), ya que indicaría que, a mayor superposición de nicho, hay menor distancia filogenética y viceversa, por lo que las especies más cercanas filogenéticamente presentan más superposición de nicho que las aleatorias.

## **7. Resultados**

### **7.1 Modelos de Nicho Ecológico y Modelos de Distribución de Especies**

#### *7.1.1 Obtención de registros de presencia y delimitación de áreas M*

En total se obtuvieron 2448 registros para las especies del género. Después de la depuración, se redujo la cantidad a 1045. A partir de los registros depurados, se aplicaron los filtros que se utilizaron para modelar (registros totales, entrenamiento y de prueba; Tabla 2). En los casos donde los registros aumentaron, se debe a que fueron renombrados de la base general. Debido a la baja cantidad de registros encontrados para algunas especies, se tuvieron que elegir criterios distintos a los descritos anteriormente para la selección de los registros de entrenamiento y de prueba. Para *R. mira* (10 registros) 60 % se utilizó para entrenamiento y 40% para prueba, para las especies con 6 registros, se utilizó el 50% para entrenamiento y 50% para prueba, en ambos casos, seleccionados aleatoriamente. Hubo dos especies en las que se utilizaron todos los registros como entrenamiento, estas fueron *R. genowaysi* y *R. velilla* debido a que solo se encontraron 5 registros. Mientras que para *R. menchuae* no se encontraron más de 2 registros georeferenciados o que pudieran ubicarse de manera precisa en la geografía para modelar su nicho (Tabla 2).

La delimitación de las áreas de calibración para los MNE (M) resultó en que solo para 4 especies con pocos registros su M fue definida mediante un polígono mínimo convexo (*R. bickhami*, *R. genowaysi*, *R. mira* y *R. velilla*); para el resto de las especies la M fue definida con las ecorregiones de la WWF (Anexo 1).

Tabla 2 Tabla de los registros de las especies siguiendo el orden en que fueron depurados y filtrados los registros.

| <b>Especie</b>      | <b>Registros previos a la depuración</b> | <b>Registros después de la depuración</b> | <b>Registros totales</b> | <b>Registros entrenamiento</b> | <b>Registros prueba</b> |
|---------------------|--|---|--------------------------|--------------------------------|-------------------------|
| <i>R. aeneus</i>    | 140                                      | 207                                       | 102                      | 68                             | 34                      |
| <i>R. alleni</i>    | 120                                      | 54  | 46                       | 38                             | 9                       |
| <i>R. bickhami</i>  | 8  | 6   | 6                        | 3                              | 3                       |
| <i>R. genowaysi</i> | 22                                       | 9   | 5                        | -                              | -                       |
| <i>R. gracilis</i>  | 51                                       | 27  | 19                       | 14                             | 5                       |
| <i>R. hussoni</i>   | 6  | 6   | 6                        | 3                              | 3                       |
| <i>R. io</i>        | 88                                       | 109                                       | 96                       | 78                             | 18                      |
| <i>R. menchuae</i>  | 2  | -   | -                        | -                              | -                       |
| <i>R. minutilla</i> | 204                                      | 25  | 20                       | 17                             | 3                       |
| <i>R. mira</i>      | 32                                       | 10  | 10                       | 6                              | 4                       |
| <i>R. parvula</i>   | 638                                      | 282                                       | 194                      | 117                            | 77                      |
| <i>R. tumida</i>    | 1137                                     | 312                                       | 221                      | 141                            | 80                      |
| <i>R. velilla</i>   | 5  | 5   | 4                        | -                              | -                       |
| <b>Total</b>        | <b>2448</b>                              | <b>1045</b>                               | <b>716</b>               | <b>476</b>                     | <b>229</b>              |

### 7.1.2 Generación de MNE y MDE

En total se generaron 5622 modelos candidatos para todas las especies que fueron modeladas con KUENM. Las especies para las que se crearon más modelos candidatos fueron *R. alleni* y *R. parvula*, mientras *R. io* fue la especie para la que se crearon menos modelos (Tabla 3). El total de modelos candidatos varía entre especies, debido a que los conjuntos de variables climáticas que fueron evaluados por KUENM fue distinto. En total fueron trece variables climáticas las que se necesitaron para generar los MNE y los MDE de todas las especies del género, las cuales fueron: Bio1, Bio2, Bio3, Bio4, Bio5, Bio6, Bio11, Bio12, Bio13, Bio14, Bio15, Bio16 y Bio17; de éstas, las variables que más se repiten son Bio4, Bio6 y Bio15 en seis especies, mientras que Bio17 resulta importante en cinco especies (Tabla 3). Finalmente, las curvas de respuesta de las variables climáticas seleccionadas para cada especie indican que, de manera general, las especies del género *Rhogeessa* prefieren

temperaturas cálidas y de bajas precipitaciones, excepto para *R. alleni* y *R. gracilis* que prefieren temperaturas frías (Anexo 2).

Tabla 3 Número de modelos candidatos generados para cada especie. Capas bioclimáticas utilizadas en el mejor modelo de cada especie. Parámetros del mejor modelo MR= multiplicador de regularización; CC= Clase de característica, lineal (l), cuadrática (q) y producto (p).

| Especie             | Modelos candidatos | Capas bioclimáticas                   | Parámetros finales (MR, CC) |
|---------------------|--------------------|---------------------------------------|-----------------------------|
| <i>R. aeneus</i>    | 550                | Bio6, Bio12, Bio15                    | 0.5 / lqp                   |
| <i>R. alleni</i>    | 1071               | Bio6, Bio13, Bio15, Bio17             | 0.1 / lqp                   |
| <i>R. bickhami</i>  | 550                | Bio1, Bio6, Bio17                     | 0.2 / q                     |
| <i>R. genowaysi</i> | -                  | Bio1, Bio12, Bio14                    | 0.1 / lqp                   |
| <i>R. gracilis</i>  | 714                | Bio3, Bio4, Bio6                      | 0.4 / lq                    |
| <i>R. hussoni</i>   | 714                | Bio5, Bio16, Bio17                    | 0.7 / l                     |
| <i>R. io</i>        | 476                | Bio2, Bio4, Bio6, Bio15, Bio16, Bio17 | 0.5 / lp                    |
| <i>R. minutilla</i> | 714                | Bio11, Bio12, Bio15                   | 0.3 / lp                    |
| <i>R. mira</i>      | 714                | Bio3, Bio4, Bio14                     | 2 / qp                      |
| <i>R. parvula</i>   | 1071               | Bio1, Bio2, Bio4, Bio14, Bio15, Bio16 | 0.7 / lqp                   |
| <i>R. tumida</i>    | 952                | Bio2, Bio4, Bio15                     | 0.1 / lqp                   |
| <i>R. velilla</i>   | -                  | Bio6, Bio14, Bio17                    | 0.1 / lqp                   |

### 7.1.3 Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales que incluyó a las trece capas bioclimáticas que representan al género, mostró que los primeros tres componentes principales representan el 84% de la variación total (Figura 4). El número de modelos generados mediante KUENM fue de 119 modelos candidatos para cada especie. Respecto a los umbrales de corte, seis especies utilizaron el MTP, y otras seis utilizaron el 10P (Tabla 4). El mejor modelo para cada especie mostró que la especie con mayor área modelada (solo en el área de calibración) fue *R. io* (~5,570,000 km<sup>2</sup>), mientras que la de menor área fue *R. genowaysi* (~4,400 km<sup>2</sup>), todos los modelos generados en su área de calibración y en la transferencia se muestran en el Anexo 1.



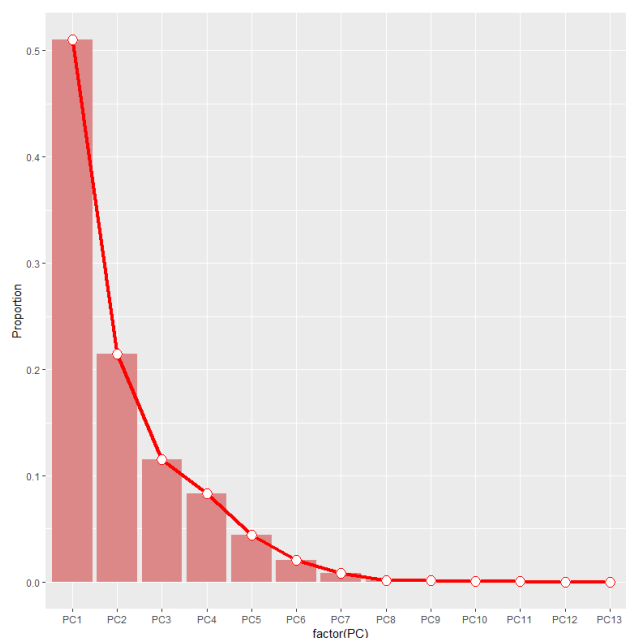


Figura 5 Proporción de la varianza explicada por cada uno de los de componentes principales.

Tabla 4 Umbrales de corte utilizados para los modelos generados con los componentes principales, MTP= Mínimo de la presencia de entrenamiento, 10P= 10 percentil de la presencia de entrenamiento. Parámetros de los modelos seleccionados, MR= multiplicador de regularización, CC= Clase de característica, lineal (l), cuadrática (q), producto (p).

| Especie             | Umbral de corte | Parametrización del mejor modelo (MR / CC) |
|---------------------|-----------------|--|
| <i>R. aeneus</i>    | MTP= 0.2042     | 0.4 / lqp                                  |
| <i>R. alleni</i>    | 10P= 0.4001     | 0.1 / lp                                   |
| <i>R. bickhami</i>  | MTP= 0.397      | 0.1 / lqp                                  |
| <i>R. genowaysi</i> | MTP= 0.2322     | 0.1 / lqp                                  |
| <i>R. gracilis</i>  | 10P= 0.2233     | 0.1 / l                                    |
| <i>R. hussoni</i>   | MTP= 0.4732     | 0.6 / qp                                   |
| <i>R. io</i>        | 10P= 0.2078     | 0.1 / lqp                                  |
| <i>R. minutilla</i> | 10P= 0.1967     | 0.6 / qp                                   |
| <i>R. mira</i>      | MTP= 0.2972     | 0.1 / q                                    |
| <i>R. parvula</i>   | 10P= 0.3321     | 0.1 / lq                                   |
| <i>R. tumida</i>    | 10P= 0.324      | 0.2 / lqp                                  |
| <i>R. velilla</i>   | MTP= 0.5308     | 0.1 / lqp                                  |

#### 7.1.4 Caracterización del volumen de nicho.

El volumen de nicho generado con Niche Analyst indica que las especies con la mayor amplitud de nicho son *R. minutilla* (886.93), seguida de *R. io* (729.08). Mientras que las especies con amplitud de nicho restringida son *R. velilla* (2.86), *R. aeneus* (36.87), *R.*

*bickhami* (41.28), *R. mira* (53.08) y *R. genowaysi* (63.79; Tabla 5). En todos los casos de las especies con amplitud de nicho reducida, también presentan una distribución restringida.

Tabla 5 Volumen del elipsoide del nicho para cada especie

| <b>Especie</b>      | <b>MVE</b> |
|---------------------|------------|
| <i>R. aeneus</i>    | 36.87      |
| <i>R. alleni</i>    | 390.53     |
| <i>R. bickhami</i>  | 41.28      |
| <i>R. genowaysi</i> | 63.79      |
| <i>R. gracilis</i>  | 156.45     |
| <i>R. hussoni</i>   | 229.35     |
| <i>R. io</i>        | 729.08     |
| <i>R. minutilla</i> | 886.93     |
| <i>R. mira</i>      | 53.08      |
| <i>R. parvula</i>   | 356.70     |
| <i>R. tumida</i>    | 422.55     |
| <i>R. velilla</i>   | 2.86       |

## 7.2 Conservadurismo de nicho

### 7.2.1 Reconstrucción de la filogenia del género

Los análisis filogenéticos mostraron que, de manera general, se obtuvo un árbol muy similar al de Baird et al. (2008). ModelFinder seleccionó el modelo HKY+G, sus secuencias no están particionadas, el valor gama es de 0.1660 y con 3 tasas de sustitución (012012). A partir de este modelo se estimó el árbol con la inferencia posterior bayesiana, en el cual, se observa que las politomías presentes en la filogenia Baird et al. (2008) se resuelven. La filogenia bayesiana recuperó cuatro clados principales, cada uno presentó distancias de citocromo b mayores al 5% (Bradley y Baker 2001; Baker y Bradley 2006), además, están soportados por un valor de probabilidad posterior de 1. El clado 1 incluye a *R. alleni* y a *R. gracilis*, el clado 2 a *R. parvula* y a *R. mira*, el clado 3 a *R. genowaysi*, *R. bickhami* y a *R. io* y el clado 4 incluye a *R. tumida*, *R. velilla*, *R. menchuae* y *R. aeneus*. Dentro de estos clados, solo en tres nodos la probabilidad posterior es menor a 0.95, estos son entre *R. io* y sus especies hermanas (0.63), *R. velilla* y el resto del clado (0.93) y *R. aeneus* con *R.*

*tumida* (0.53), el resto de los nodos tienen un valor de probabilidad posterior superior a 0.95 (Figura 5).

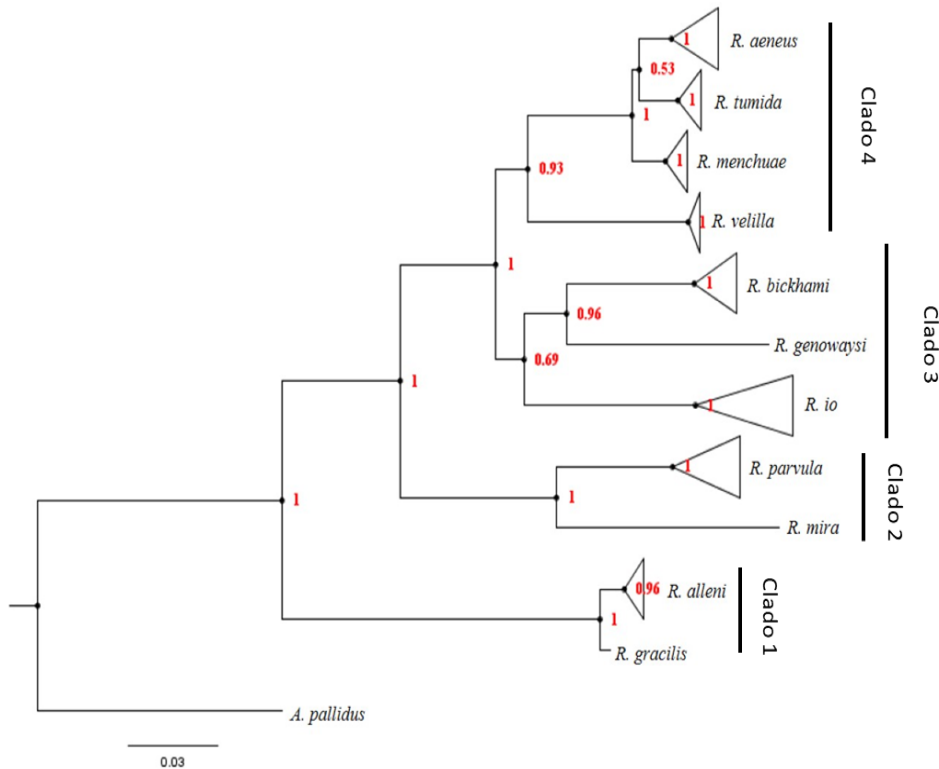


Figura 6 Árbol filogenético generado con Inferencia Bayesiana. Los números en rojo indican la probabilidad posterior.

### 7.2.2 Análisis de similitud y equivalencia de nicho

Los resultados de las métricas D e I (ver matrices completas en Anexo 3.1) indican que el promedio para las especies hermanas es más alto que las que solo están dentro de mismo clado o son de clados distintos (Tabla 6). Esto indica que, en promedio las especies hermanas se parecen más entre sí que las menos relacionadas filogenéticamente, sin embargo, la desviación estándar es muy alta para las especies hermanas y las del mismo clado, por lo que también la variación de la similitud entre ellas es mayor.

Tabla 6 Promedio y desviación estándar (entre paréntesis) de las métricas D e I para las comparaciones a distintos niveles.

| Especies          | Promedio I         | Promedio D         |
|-------------------|--------------------|--------------------|
| Hermanas          | 0.4138<br>(0.3718) | 0.3243<br>(0.3155) |
| Mismo Clado       | 0.3828<br>(0.3252) | 0.2512<br>(0.2337) |
| Diferentes Clados | 0.2127<br>(0.1681) | 0.1103<br>(0.1143) |

Solo para la métrica D se encontraron 10 similitudes y 2 equivalencias, además de 6 y 1 pares de especies con valores de p entre 0.089-0.059 para similitud y equivalencia respectivamente; mientras que para la métrica I se encontraron 7 similitudes y 1 equivalencia, junto con 7 y 1 pares de especies con valores de p entre 0.089-0.059 para similitud y equivalencia respectivamente (las matrices completas de los valores de p para las pruebas de similitud y equivalencia de nicho, se muestran en los anexos 3.2 y 3.3).

Finalmente, los resultados la prueba de Mantel indicaron que la correlación entre las distancias filogenéticas y las dos métricas de superposición de nicho no son significativas (D,  $p= 0.969$ ; I,  $p= 0.948$ ), por lo que, considerando los supuestos de esta prueba, no se corrobora la hipótesis de conservadurismo de nicho. Los valores del estadístico r de la prueba mostraron un valor negativo para para ambas métricas (D,  $r= -0.318$ ) e I,  $r= -0.274$ ).

## 8. Discusión y conclusiones

Los objetivos fueron alcanzados satisfactoriamente, se modelaron 12 de las 13 especies del género ya que *R. menchuae* no fue modelada debido a la ausencia de datos georreferenciados. *R. hussoni* y *R. minutilla* no fueron incluidas en la prueba de mantel debido a que no se tiene secuenciado el gen y por consecuencia se desconoce su relación filogenética. Con las 10 especies utilizadas para evaluar el conservadurismo de nicho, no se logró corroborar que el nicho se conserve de manera típica, sin embargo, hay indicios de que se conservan los óptimos climáticos del grupo (conservadurismo en un punto medio del nicho del grupo). Esto tiene diferentes implicaciones en la ecología y la conservación, ya que afectará los patrones de distribución de las especies del género y la manera de abordar las estrategias de conservación.

### 8.1 Modelos de nicho ecológico y modelos de distribución de especies

De las 15 variables climáticas utilizadas en este trabajo, se intentó reducir el número a tres para cada especie, lo cual se logró para la mayoría y solo una especie (*R. alleni*) necesitó cuatro variables y otras 2 especies (*R. io* y *R. parvula*) necesitaron seis variables cada una, debido a que el rendimiento de los modelos disminuía y KUENM seleccionaba los modelos con mayor número de variables a pesar de la complejidad. De las 13 variables climáticas que prefieren las especies, es de resaltar Bio4 (estacionalidad de la temperatura), Bio6 (temperatura mínima del mes más frío) y Bio 15 (estacionalidad de la precipitación), ya que al menos una de estas tres variables resulta relevante para la mayoría de las especies (10 de 12 especies modeladas) y en la mayor parte de los modelos donde figuran tienen un alto valor en la importancia de permutación, lo que asegura que sean variables con alto poder predictivo (Searcy y Shaffer 2016). La intención de reducir la complejidad del modelo usando la menor cantidad de variables (Warren et al. 2014) fue acertada, ya que, a pesar de que no era el objetivo principal de este estudio, es fundamental conocer la importancia de las variables ambientales para cada especie, para esto, además de reducir la complejidad disminuyendo la cantidad de variables y que los modelos tengan curvas de respuesta simples para ser interpretadas fácilmente (Merow et al. 2013).

Trabajar con pocas variables climáticas permitió identificar las que mejor explican la distribución de cada especie, pero tomando en cuenta todo el género, se utilizaron en total 13 variables bioclimáticas, a partir de las cuales, se notan dos grupos de especies, uno con preferencias por las temperaturas frías, que solo incluye a dos especies: *R. alleni* y *R. gracilis* y otro grupo con afinidad por las temperaturas cálidas y de pocas precipitaciones que incluye al resto de las especies. Si se comparan las curvas de respuesta de las dos especies que prefieren temperaturas frías con *R. aeneus*, se observa que para las tres especies la temperatura mínima del mes más frío (Bio6) resultó relevante, pero si se comparan los valores donde se encuentra la idoneidad más alta, se obtiene que *R. aeneus* prefiere temperaturas próximas a los 21°C, mientras que *R. alleni* y *R. gracilis* prefieren temperaturas de 10 y 5°C respectivamente. Estas dos especies han sido ubicadas por diversos autores (Miller 1906; Tate 1942; Hill y Harrison 1987; Corbet y Hill 1991) dentro de un género independiente conocido como *Baeodon*. Si se toma en cuenta que *R. alleni* y *R. gracilis* son el clado hermano del resto de especies de *Rhogeessa*, además de que a la familia

Vespertilionidae se le ha relacionado con un origen neártico (Pereira y Palmerim 2013), es probable que las especies del clado 1 hayan divergido primero, manteniendo los requerimientos de temperatura bajas típicos de la zona neártica, mientras que el resto de las especies que componen el género han ido colonizando hacia las regiones tropicales en México y posteriormente Sudamérica en eventos de especiación más recientes. No obstante, se recomienda generar más estudios (p. ej. tiempos de divergencia) que esclarezcan esta interpretación. Es probable que la mayor diferencia del clado formado por *R. alleni* y *R. gracilis* (relevante al nicho) respecto al resto de las especies de *Rhogeessa* radique en estas diferencias en la preferencia de temperatura.

Los análisis del volumen de nicho revelaron diferencias interespecíficas en cuanto al uso del espacio ambiental y al comparar la amplitud de nicho respecto al espacio geográfico predicho. Por ejemplo, se obtuvo que el nicho de mayor amplitud le corresponde a *R. minutilla* (886.93), seguida de *R. io* (729.08); a pesar de esta diferencia, se observa que *R. io* tiene un área geográfica predicha mucho más grande (~5,570,000 km<sup>2</sup> solo en la región de calibración) que *R. minutilla* (~868,000 km<sup>2</sup>). Aunque el patrón general es una relación positiva entre la amplitud de nicho y el rango geográfico (Morin y Lechowicz 2013; Slatyer et al. 2013), el área predicha y el volumen de nicho no necesariamente tienen que ser directamente proporcionales. Existen diferentes explicaciones para este resultado, por ejemplo, un escenario posible es que la especie con mayor amplitud de nicho esté poco representada en G (nicho fundamental existente; Jackson y Overpeck 2000). Otros factores que alteran estos resultados son los sesgos de muestreo espacial (Cardillo et al. 2018), es decir, puede que exista una región (posiblemente que en la zona donde son simpátricas) que contenga condiciones muy heterogéneas y ajenas a las del resto del grupo, generando los volúmenes tan altos; o que la limitada cantidad de registros para *R. minutilla* estén generando una sobre estimación del nicho. Otra opción plausible, es que las interacciones bióticas, como la competencia interespecífica o la propia capacidad de dispersión también son importantes para delimitar la distribución de las especies, que los propios nichos climáticos (Cardillo 2011; Pigot y Tobias 2013; Gutiérrez et al. 2014). Por ejemplo, se ha comprobado que existe una correlación positiva entre el tamaño de las alas con la capacidad de dispersión de los murciélagos (Varzinczak 2020). Aunque no se ha reportado un estudio comparativo sobre las medidas de las alas en las especies del género, se ha visto que *R. minutilla* presenta

dimensiones corporales más pequeñas (Ruedas y Bickham 1992) respecto a *R. io* (Genoways y Baker 1996; Aires et al. 2011), lo que podría impulsar una mayor capacidad de dispersión para ésta última.

Por otro lado, las especies con los volúmenes de nicho más bajos (amplitud de nicho reducida) fueron *R. velilla* (2.86), seguida de *R. aeneus* (36.87), *R. bickhami* (41.28), *R. mira* (53.08) y *R. genowaysi* (63.79). En su distribución conocida, estas especies también presentan áreas geográficas reducidas por lo que se considerarían especialistas (Devictor et al. 2010). En el caso de estas especies sí se encontró una relación entre su amplitud de nicho y su rango geográfico, este es el patrón esperado de las especies con amplitud de nicho reducida (Slatyer et al. 2013). Aunado a esto, se ha visto que las especies con estas características son más vulnerables que las especies generalistas (Clavel et al. 2010).

Además de compararlos con el área de su distribución conocida, se compararon con las transferencias generadas a partir del modelo calibrado para cada especie hacia el área definida como M para el género. De manera general se observa el patrón esperado de la correlación positiva entre la amplitud de nicho y el área geográfica (Slatyer et al. 2013), por ejemplo, algunas especies con una amplitud de nicho restringido como *R. genowaysi*, *R. mira* o *R. velilla* modelan muy pocas regiones en la transferencia (Anexos 1.4, 1.9 y 1.12). Otras especies con volúmenes de nicho relativamente amplios modelan grandes áreas, como el caso de *R. parvula* o *R. tumida* (Anexos 1.10, 1.11), especies que, a pesar de distribuirse en el norte y centro de América, su transferencia muestra regiones idóneas en Sudamérica.

Algunas excepciones a esto se encuentran en *R. aeneus*, donde a pesar de tener un volumen de nicho restringido, muestra idoneidad en amplias zonas de Sudamérica, concretamente, donde actualmente se distribuyen *R. io*, *R. minutilla*, *R. velilla* y parte de la distribución de *R. hussoni* (Anexo 1.1). Una vez más, la posible explicación para este resultado tendría que ver con el concepto de nicho fundamental existente (Jackson y Overpeck 2000), es decir, la posición del nicho de *R. aeneus*, se ubicaría en una región en el espacio E que contendría muchas regiones existentes en G. Por otro lado, en algunos casos de especies con gran amplitud de nicho como el de *R. io* o el de *R. minutilla* las áreas de predicción no son tan amplias como se esperaría (Anexos 1.7, 1.8), quedándose restringida únicamente al centro y sur en el caso de *R. io* y en regiones de poca extensión para *R.*

*minutilla*, al contrario de *R. aeneus*, el nicho de estas dos especies está muy poco representado en G.

## 8.2 Conservadurismo de nicho

Los resultados de la prueba de Mantel indican que las distancias de nicho ecológico y las distancias filogenéticas presentan una correlación negativa (D,  $r = -0.318$ ; I  $r = -0.274$ ), aunque no es significativa (D,  $p = 0.969$ ; I,  $p = 0.948$ ), por lo que la hipótesis del conservadurismo de nicho no se corrobora a nivel de género. Estos resultados podrían interpretarse como ausencia de conservadurismo filogenético de nicho, sin embargo, los resultados de este trabajo pueden ser consistentes con lo reportado por Peixoto et al. (2017), quienes encontraron que es difícil probar el conservadurismo de nicho en géneros de murciélagos, no obstante, también argumentan que “el conservadurismo filogenético del nicho en los murciélagos parece estar actuando a través de especies, conservando su posición relativamente cercana del nicho medio del clado en lugar de conservar sus tolerancias climáticas” (Peixoto et al. 2017 p 1062). Es decir, el conservadurismo filogenético de nicho no parece estar actuando de manera típica, sino que se está conservando en un punto medio del nicho del grupo. Los hallazgos presentados en este trabajo refuerzan la idea de que la prueba de Mantel no es suficiente para poder detectar el conservadurismo de nicho en murciélagos, por lo que se sugiere complementar estos estudios desde el enfoque propuesto por Peixoto et al. (2017) que sugiere el conservadurismo de nicho a partir de un punto medio del nicho de todo el grupo o clado.

Según Wiens et al. (2010) el patrón de conservadurismo filogenético de nicho que debe esperarse no siempre tiene que ser el típico, ya que muchos de estos patrones pueden tener bases muy antiguas y es posible que no se comprendan completamente estudiando solo las especies y las condiciones ecológicas actuales. Por lo que las especies de un grupo podrían mostrar similitud de nicho independientemente de su distancia filogenética. En este estudio se encontraron en total 11 similitudes y 2 equivalencias (nichos completamente indistinguibles), además de 5 pares de especies que casi resultaron similares y 1 casi equivalencia ( $p = 0.089-0.059$ ), pero estas similitudes se dan principalmente entre pares de especies que se encuentran en diferentes clados de la filogenia del género. Estos resultados se presentan tomando en cuenta ambas métricas, en general, los resultados de la métrica D no son muy diferentes de la métrica I. A pesar de que aparentemente se encontraron más



similitudes para la métrica D (10) que para la I (7), los índices donde difieren están muy cercanos a ser significativos ( $p= 0.089-0.059$ ) en prácticamente todos los casos, por lo que la elección de una métrica sobre otra no parece ser relevante (Warren et al. 2008).

Si se analiza el conservadurismo de nicho para las especies que pertenecen a un mismo clado, se encontró que el clado 4 presenta similitud y un alto grado de equivalencia entre *R. tumida* y *R. velilla* ( $D= 0.4964$ ;  $I= 0.6877$ ), estas dos especies no son hermanas, de hecho, filogenéticamente hablando *R. velilla* es la más diferenciada de éste el clado, aun así es similar en el nicho con *R. tumida* (además, es probable que si se incrementan los registros para *R. velilla* la equivalencia también resulte significativa). Esta similitud en el nicho se ve representada también en G, es decir, resulta interesante que la transferencia en el modelo para *R. tumida* prediga las áreas donde se tienen los registros para *R. velilla* (Ecuador), por lo que potencialmente *R. velilla* podría habitar un área más grande (aunque aun así restringida) de la que se tiene conocimiento. Por otro lado, las únicas especies hermanas de este clado son *R. tumida* y *R. aeneus*, sin embargo, no se encontró significancia en la similitud o equivalencia entre éstas, cabe resaltar que, *R. aeneus* es la especie con los índices D e I más bajos de todo el género, lo que sugiere que es la especie que al menos en el nicho ecológico es la especie más diferenciada del grupo; este resultado puede ser impulsado por una posición de nicho lejana al nicho ancestral del género (áreas en G nuevas recientemente ocupadas).

Las especies hermanas del clado 3 son *R. genowaysi* y *R. bickhami*, sin embargo, estos dos grupos no tienen nichos similares entre sí, ni con *R. io* (la otra especie integrante del clado). Este resultado es interesante debido a que estas especies hermanas son simpátricas en Huixtla, Chiapas, y por lo tanto se esperaría que hubiera cierta similitud en sus nichos. Por otro lado, se encontró un alto grado de similitud de nicho entre *R. io* y *R. bickhami* ( $D= 0.3969$ ;  $I= 0.6177$ ), tomando en cuenta que las pruebas de similitud son marginalmente significativas ( $D, p= 0.108$ ,  $I, p= 0.089$ ), existe la posibilidad de que si se incrementan la cantidad de registros mejorando los MNE y MDE para *R. bickhami* es probable que el índice de similitud resulte significativo, si se da este caso, se tendrían más especies no hermanas con nichos similares.

Los resultados del clado 3 pueden explicarse utilizando las curvas de respuesta de las variables climáticas de cada especie, complementado con el conservadurismo en un punto medio del nicho del clado (Peixoto et al. 2017). Las variables climáticas indican que todo el

clado 3 mantiene óptimos en las temperaturas cálidas y en las precipitaciones bajas, pero los rangos de tolerancia son distintos. *R. io* presenta rangos de tolerancia de temperaturas y precipitaciones relativamente altos, aunque sus óptimos son muy claros; mientras que *R. bickhami* solo tolerante con la temperatura, pero no con las precipitaciones altas; contrariamente, *R. genowaysi* tolera precipitaciones altas, pero no las temperaturas bajas (Anexos 2.3, 2.4 y 2.7). La variación en los rangos explicaría por qué las especies del clado 3 no son estadísticamente similares y además refuerza la idea de que tanto *R. genowaysi* como *R. bickhami* tienen nichos restringidos y especializados, sin embargo, el conservadurismo de nicho actúa manteniendo los óptimos de la especie basal (*R. io*), explicado por el conservadurismo de nicho en un punto medio del nicho del clado (Peixoto et al. 2017).

El clado 2 solo contiene dos especies (*R. parvula* y *R. mira*), contrario al caso anterior, se encontró que estas especies sí tienen nichos similares, pero no equivalentes ( $D= 0.563$ ;  $I= 0.752$ ). Estas especies comparten algunas variables climáticas relevantes, aunque los rangos son diferentes; en general, la especie con la amplitud de nicho más grande (*R. parvula*) presenta también mayores tolerancias, por ejemplo, Bio 4 (estacionalidad de la temperatura) varía entre un coeficiente de variación de 50 a 650, mientras que, para *R. mira* el rango está entre 80 y 230, para Bio 14 (precipitación del mes más seco) *R. parvula* presenta dos picos de idoneidad, uno entre 0-10mm de agua y otro entre 70 y 90 mm de agua, mientras que para *R. mira*, el rango está solo entre 0-10mm. El hecho de que la estacionalidad de la temperatura presente valores más bajos para *R. mira* que para *R. parvula*, indican que *R. mira* tiene menos tolerancia a los cambios de temperatura, por lo que se refuerza la idea de que tiene un nicho más restringido. Por otra parte, que los nichos de este clado no resulten equivalentes puede deberse a dos factores, uno es la limitada cantidad de registros para *R. mira*, sin embargo, es poco probable dado que el índice está muy lejano a ser significativo, la otra opción y la que se podría considerar la más probable es que el nicho restringido de *R. mira* en comparación del nicho amplio de su especie hermana, les impida ser indistinguibles.

Finalmente, en el clado 1 el nicho resultó ser similar y equivalente entre *R. alleni* y *R. gracilis* ( $D= 0.625$ ;  $I= 0.712$ ), estas especies son simpátricas, y no es el único ejemplo dentro del grupo que cuente con características semejantes, por ejemplo, *R. parvula* y *R. mira* también comparten distribución y además sus nichos son similares (pero no equivalentes); *R.*

*genowaysi* y *R. bickhami* son simpátricas en una región restringida en Chiapas, aunque estas especies carecen de ser similares en el nicho. Estos resultados contradicen en cierta medida uno de los principios del conservadurismo de nicho, que postula que antes de la especiación, surge una segregación en el espacio geográfico para evitar la competencia (Peterson et al. 1999; Wiens y Graham 2005), es decir, es probable que al no ser similares *R. genowaysi* se separara de *R. bickhami* por una diferencia en el nicho ecológico, no obstante, para *R. parvula*-*R. mira* y *R. alleni*-*R. gracilis* no parece ser el caso, por lo que existe la posibilidad de que las especies puedan evitar la competencia si no ocupan los mismos recursos como la alimentación o los refugios, también es probable que simplemente los recursos sean abundantes y por lo tanto suficientes para mantener ambas especies (Dhondt 1988; Monteluna et al. 2004). Ambas opciones darían como resultado un modelo de especiación simpátrica (Bush et al. 1969; Coyne y Orr 1996).

La hipótesis del ruido Eltoniano, afirma que los factores bióticos no son determinantes para delimitar distribución de una especie en una escala geográfica grande (Peterson et al. 2011), no obstante, recientemente se han mostrado ejemplos donde las interacciones bióticas no parecen ser triviales (Araujo et al. 2013; Freeman y Mason 2015; Atauchi et al. 2018). Si se considera que las especies son hermanas y que además son similares en el nicho ecológico, podríamos estar delante de ejemplos de especiación simpátrica. Estos resultados respaldan lo sugerido por Olalla-Tarraga et al. (2016), quienes destacaron la importancia del nicho Eltoniano. Por lo que se sugiere estudiar con otro enfoque de mecanismos (como el nicho Eltoniano) los pares de especies con características semejantes.

Además de las similitudes entre especies hermanas y las pertenecientes a un mismo clado, también se encontraron algunas similitudes de nicho entre especies filogenéticamente distantes; por ejemplo, en el caso de *R. io* y *R. velilla* que se encuentran en la filogenia en los clados 3 y 4 respectivamente (clados conocidos como el complejo de *R. tumida*; Baird et al. 2008), y se tienen nichos similares ( $D=0.359$ ;  $I=0.437$ ). Para tratar de explicar este resultado es necesario hipotetizar sobre la historia evolutiva del género, ya que no se tienen estudios al respecto, por ejemplo, si se toma en cuenta que existe una distancia geográfica muy grande entre *R. velilla* (distribuida en Ecuador) y el resto de especies correspondientes a su clado (*R. aeneus*, *R. tumida* y *R. menchue*) distribuidas en el centro y norte de América,

además que *R. velilla* y *R. io* comparten un ancestro común lejano es posible que ese ancestro común, entre estos dos clados se hubiera diversificado hasta originar a estas dos especies, y la similitud del nicho podría ser el resultado de un arrastre filogenético desde dicho ancestral en común. A este mismo arrastre filogenético se le sumaría *R. tumida*, especie muy cercana filogenéticamente a *R. velilla* y que manifiesta índices de superposición altos con ésta y *R. io*.

Aparentemente, *R. tumida* es la especie con el conservadurismo de nicho más fuerte, ya que es la especie con más similitudes encontradas (7 de las otras 11 especies modeladas), tan solo para las especies incluidas en la filogenia, se encontró similitud con *R. genowaysi* (D= 0.098, I= 0.309), con *R. parvula* (D= 0.448, I= 0.657), con *R. mira* (D= 0.249, I= 0.496), *R. bickhami* (D= 0.206, I= 0.449) y con *R. io* (D= 0.315, I= 0.402) aunque con estas dos últimas, por muy poco, no son estadísticamente significativos (D, p= 0.059; I, p= 0.059). Las curvas de respuesta para *R. tumida* indican que la especie tiene amplias tolerancias, por ejemplo, el rango para Bio 2 (rango medio diurno de la temperatura) está entre 6 y 18°C de variación a lo largo de un día, Bio 4 (estacionalidad de la temperatura) tiene un rango de coeficiente de variación entre 50 y 550 aproximadamente, y Bio 15 (estacionalidad de la precipitación) tiene un coeficiente entre 50 y 120 (con óptimo en 120). Las amplias tolerancias ambientales explicarían la similitud encontrada con diversas especies del grupo.

La similitud entre especies de diferentes clados más inesperada es la de *R. alleni* con *R. genowaysi* (D= 0.3001, I= 0.7123), ya que filogenéticamente están muy distantes. Una posible explicación puede ser el conservadurismo de nicho en un punto medio del grupo (Peixoto et al. 2017). Aunque pensar en esta opción es complicado, pero no descartable, debido a que solo se respalda por lo óptimos en las preferencias por las bajas precipitaciones, ya que los óptimos de temperaturas son muy contrastantes, *R. alleni* con preferencia en las temperaturas frías y *R. genowaysi* con preferencias en las temperaturas cálidas.

Con base en los supuestos del conservadurismo de nicho, es posible hipotetizar un comportamiento para *R. menchuae*, *R. hussoni* y *R. minutilla*, especies que no fueron incluidas en los análisis de conservadurismo de nicho. Para *R. menchuae* no fue posible generar su MNE, ya que no hay suficientes registros georreferenciados disponibles, pero sí se sabe que las dos localidades donde fueron colectados los especímenes son en Atlántida, Honduras y Los Amates, Guatemala, cerca del Lago de Izabal, Con esos datos posible

proponer dos hipótesis respecto a su posible distribución, una es asumir el conservadurismo de nicho con su especie hermana *R. aeneus*, y si se considera el mapa de la transferencia de *R. aeneus* (Anexo 1.1) se notan zonas de idoneidad cerca de las localidades correspondientes a *R. menchuae*. Otra opción es asumir el conservadurismo con *R. io* (similar a la relación de *R. velilla* con *R. io*), donde se observa que esta última (Anexo 1.7) también predice, e incluso en mayor área, las zonas de idoneidad donde potencialmente podría encontrarse *R. menchuae*.

Por otro lado, *R. hussoni* y *R. minutilla* sí fueron modeladas, sin embargo, no se conoce su relación filogenética. En el caso de *R. hussoni* se encontró significancia en la similitud con *R. tumida* por lo que potencialmente, podría ubicarse dentro del clado 4, sin embargo, esta opción es cuestionable debido a que *R. tumida* presenta similitudes con muchas especies del grupo por su amplia tolerancia ambiental. Otra posibilidad es que, por su cercanía en la distribución geográfica con *R. io*, y por los índices altos de superposición de nicho (casi similares) con *R. genowaysi* se ubique en el clado 3. Finalmente, una inesperada similitud de nicho fue encontrada entre *R. minutilla* y el clado 1 (*R. alleni* con *R. gracilis*). Si se asume el conservadurismo de nicho con este clado, *R. minutilla* sería la tercera especie que conformaría el género propuesto como *Baeodon*, sin embargo, no se descarta la posibilidad que por su simpatría en la distribución también se relacione con *R. io* o con *R. hussoni*. Estas interpretaciones deben tomarse con precaución, debido a que, si el conservadurismo de nicho no actúa de manera típica y en realidad se conserva en un punto medio del nicho de todo el grupo, no es de extrañar que las relaciones propuestas aquí, se comporten realmente de otra manera. La única manera de saber con certeza la relación evolutiva de estas especies es con un análisis filogenético.

### **8.3 Implicaciones en la conservación**

Los MNE y MDE han sido ampliamente utilizados para proponer estrategias de conservación de especies (Guisan y Zimmermann 2000; Franklin 2013), por ejemplo, se han utilizado para detectar zonas de alta riqueza de especies (Wiens y Donoghue 2004; Thuiller et al. 2006) o para predecir los posibles riesgos de las invasiones biológicas (Liu et al. 2020), así como para evaluar los efectos del cambio climático en el rango de las especies (Guisan y Thuiller 2005; Aráujo et al. 2006; Lawler et al. 2009; Rojas-Soto et al. 2012). Se ha predicho que las temperaturas irán en aumento a causa del cambio climático (Christensen et al. 2007), por lo que las especies que dependen de climas fríos y las que tienen distribución y amplitud

de nicho restringidos son las más vulnerables a estos efectos (Devictor et al. 2010; Rebelo et al. 2010; Botts et al. 2012; Jones y Rebelo 2013).

El conservadurismo de nicho se ha propuesto como el proceso que hace que el cambio climático sea un peligro para la biota mundial (Wiens y Graham 2005). A pesar de que estos efectos no se han evaluado directamente en el género *Rhogeessa*, los análisis generados en este trabajo permitieron identificar que al menos 5 especies presentan amplitud de nicho y distribución restringida (*R. aeneus*, *R. genowaysi*, *R. mira*, *R. bickhami* y *R. velilla*), además de dos especies que mantienen preferencias climáticas al frío (*R. alleni* y *R. gracilis*). Por ejemplo, una especie con las características ecológicas de *R. aeneus*, tendría que desplazar su rango de distribución a consecuencia del calentamiento global, debido que las regiones de menor idoneidad se encuentran en el centro de la península de Yucatán, mientras que las de mayor idoneidad se encuentran en las costas de la península, por lo que para esta especie sería imposible continuar moviéndose más allá de la costa (Serrano-Rodríguez et al. 2018). Por el contrario, las especies con una amplitud de nicho grande, en teoría podrían tolerar más los efectos del cambio climático, pero solo si las condiciones de mayor idoneidad estarán disponibles y accesibles en el futuro (Jackson y Overpeck 2000), como el caso de *R. minutilla* donde se observa que tiene una gran amplitud de nicho, pero su MDE no predice una gran área como se esperaría, lo que podría indicar que gran parte de su nicho fundamental no está actualmente disponible en la geografía. Aunque el nicho amplio de esta especie le otorga una ventaja en la respuesta al cambio climático, su persistencia dependerá de que las condiciones de su nicho existan y sean accesibles en el futuro. Esto se puede evaluar proyectando los nichos de las especies hacia los posibles escenarios futuros; además, identificar las áreas donde estarán estas condiciones permitiría tomar medidas de conservación a futuro (Tingley et al. 2009; Ackerly et al. 2010).

El cambio climático afecta de manera intrínseca y extrínseca a las especies de murciélagos, es decir, descartando a las especies del clado 1, los óptimos climáticos de las especies del género *Rhogeessa* son las precipitaciones bajas y las temperaturas altas, además, la mayor idoneidad se ubica principalmente en las regiones costeras. Aunque podría parecer benéfico que las especies del género prefieran temperaturas cálidas, los climas extremos pueden resultar perjudiciales y las especies que ocupan regiones tropicales y subtropicales corren mayor riesgo de sufrir alteraciones meteorológicas en forma de tormentas tropicales

o de temperaturas extremas (Jones y Rebelo 2013). Aunque no se ha estudiado particularmente en especies del género *Rhogeessa*, para otras especies como el zorro volador (*Pteropus spp.*) se detectó que las temperaturas superiores a los 42 °C causaron la muerte de más de 3500 individuos (Welbergen et al. 2008). Por otro lado, el aumento en el nivel del mar a consecuencia del cambio climático afecta particularmente a las especies costeras o isleñas (Jones y Rebelo 2013), ya que pueden restringir el acceso a los refugios como las cuevas costeras (Goodwin 1970).

Otro enfoque que contribuye a la conservación de las especies del género *Rhogeessa* parte de utilizar la filogenia junto con los supuestos del conservadurismo de nicho. Por ejemplo, en este estudio se encontró que solo el clado 1 mantiene preferencias por las temperaturas y precipitaciones bajas, esto puede sugerir un problema, ya que el aumento en las precipitaciones puede inhibir el vuelo de insectos, reduciendo la disponibilidad para el forrajeo de los murciélagos (Anthony et al. 1981). Aunado a esto, las dos especies que componen el clado están arraigadas por un fuerte conservadurismo de nicho, así que es probable que coexistan diferenciando sus dietas (Olalla-Tarraga et al. 2016), por lo que es indispensable generar más estudios enfocados en el análisis de sus preferencias alimenticias, hábitats y selección de refugios para poder generar estrategias de conservación efectivas.

Para el clado 2 se encontró con *R. mira*, es similar pero no equivalente con su especie hermana (*R. parvula*), la transferencia en el modelo para *R. mira* indica zonas de alta idoneidad donde se distribuye su especie hermana, no obstante, solo se tiene registro de la presencia de *R. mira* en un área restringida, poco más grande que la Reserva de la Biósfera Zicuiran-Infiernillo entre los Estados de Michoacán y Guerrero (Suárez-Suárez et al. 2014). Es posible que *R. mira* no pueda invadir zonas mayores a su distribución por competencia con *R. parvula*, debido a que las variables climáticas relevantes para ambas especies tienen rangos muy similares (Anexos 2.9 y 2.10). Otra opción y como constantemente se ha visto en este grupo, es probable que *R. mira* y *R. parvula* no compitan, sino que *R. mira* sea especialista de hábitat o de dieta y sus requerimientos solo se encuentren restringidos a las zonas donde se tienen registros. *R. mira* se encuentra bajo protección especial por la NOM-059 de la SEMARNAT-2010, mientras que para la IUCN solo se cataloga como vulnerable, no obstante, dadas sus características y su escasa información, se recomienda se reconsidere ésta última clasificación.

En el clado 3 se tiene que *R. genowaysi* es endémica de México y es la única especie del género que está catalogada en peligro de extinción para la IUCN, comparte su distribución en Chiapas con su especie hermana, *R. bickhami*, debido sus diferencias entre las tolerancias de temperaturas y precipitaciones mencionadas anteriormente, *R. genowaysi* y *R. bickhami* no son similares en el nicho, no obstante, sus óptimos climáticos son muy parecidos. Si se incluye a la tercer especie de este clado, *R. io*, se observa que a pesar de que su transferencia modela muy pocas regiones por arriba de Centro América, parece recuperar bastante bien algunas regiones de Centro América (donde se tiene registro de *R. bickhami*) y Chiapas (Estado donde *R. genowaysi* es endémica). Actualmente no es muy claro el rango de distribución de *R. bickhami* y de *R. genowaysi*, por lo que hacen falta estudios que los esclarezcan, los esfuerzos generados en este trabajo podrían funcionar como punto de partida, si se consideran las áreas potenciales próximas a las que se tiene conocimiento y se comparan con la transferencia generada para *R. io*, se podría corroborar la presencia de estas especies en áreas no registradas. Además, los rangos de tolerancia climática encontrados para *R. io*, envuelven los óptimos de nicho de las otras dos especies, por lo que preservar las áreas donde se encuentran dichas condiciones óptimas, es crucial para la conservación de las tres especies de este clado.

Las especies que conforman el clado 4, presentan distribuciones disyuntas y sus MDE no se sobreponen. La única similitud encontrada en este clado es la de *R. tumida* y *R. velilla*, donde se observa que *R. tumida* recupera muy bien las áreas potenciales de distribución de *R. velilla*, las cuales son más grandes que las reportadas previamente. Por lo que se recomienda explorar y conservar estas nuevas áreas potenciales para *R. velilla*, ya que esta especie es de distribución y amplitud de nicho muy restringidas y además no se encuentra catalogada bajo ninguna categoría de riesgo por la IUCN. También se recomienda que se revise el estado actual de *R. aeneus* ya que actualmente está catalogada como en preocupación menor por la IUCN, sin embargo, dado que su amplitud de nicho es muy reducida, se vuelve más vulnerable a las presiones ambientales, además, su nicho parece ser el más diferenciado de todas las especies del grupo, por lo que necesitaría estrategias muy particulares. Por último, se recomienda generar más información *R. menchuae*, debido a que no se pudo incluir en los análisis de este trabajo, además, actualmente no está catalogada en ninguna categoría de riesgo.



## 9. Literatura citada.

- Ackerly, D. D., Loarie, S. R., Cornwell, W. K., Weiss, S. B., Hamilton, H., Branciforte, R. y Kraft, N. J. B. (2010). The geography of climate change: implications for conservation biogeography. *Diversity and Distributions* 16: 476-487.
- Aguilar, L. M. S., Bernard, E., Ribeiro, V. Machado, R. B. y Jones, G. (2016). Should I stay or should I go? Climate change effects on the future of Neotropical Savannah bats. *Global Ecology and Conservation* 5: 22-33.
- Aires, C. C., do Nascimento, F. O. y Césari, A. (2011). Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae, *Rhogeessa hussoni* Genoways and Backer, 1996: Distribution extension and taxonomic notes. Check list. Volume 7, Issue 2.
- Allen, H. (1866). Notes on the Vespertilionidae of tropical South America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 18:279-288.
- Anderson, R. P. y González, J. I. (2010). Species-specific tuning increases robustness to sampling bias in models of species distributions: An implementation with Maxent. *Ecological Modelling*. 222: 2796-2811.
- Araujo, M. B., Thuiller, W. y Pearson, R. (2006). Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33, 1712-1728.
- Araujo, C. B., Marcondes-Machado, L. O. y Costa, G. C. (2014). The importance of biotic interactions in species distribution models: a test of the Eltonian noise hypothesis using parrots. *J. Biogeogr.* 41: 513–523.
- Arroyo-Cabrales, J. y Ospina-Garces, S. (2016). *Rhogeessa mira*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T19683A22007311.
- Arroyo-Cabrales, J. (2016). *Rhogeessa genowaysi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T19680A21989676.
- Atauchi, P. J., Peterson, A. T. y Flanagan, J. (2018). Species distribution models for Peruvian Plantcutter improve with consideration of biotic interactions. *J. Avian Biol.* 49: jav-01617.
- Atwater, D. Z., Ervine, C., y Barney, J. N. (2018). Climatic niche shifts are common in introduced plants. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1), 34-43.
- Audet, D., Engstrom, M. D. y Fenton, M. B. (1993). Morphology, karyology, and echolocation calls of *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae) from the Yucatan Peninsula. *Journal of Mammalogy* 74:498-502.
- Baird, A., Hillis, D., Patton, J. C. y Bickham, J. (2008). Evolutionary history of the genus *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae) has revealed by mitochondrial DNA sequences. *Journal of mammalogy*, 89 (3): 744-754
- Baird, A., Pérez, S., Marchan, M. R. y Baker, R. J. (2012). Morphological analysis and description of two new species of *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae) from the Neotropics IMF Occasional Papers 307:1-25.
- Baker, R. J. (1984). Mammalian sympatric, cryptic species: A new species of *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Systematic Zoology* 32:178-183.

- Baker, R. J., y Bickham, J. W. (1986). Speciation by monobrachial centric fusions. *Proceedings of the National Academy of Science* 83:8245-8248.
- Baker, R. J., Bickham, J. W. y Arnold, M. L. (1985). Chromosomal evolution in *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae): Possible speciation by centric fusions. *Evolution* 39:233-243.
- Baker., J. y . Patton, J. L. (1967). Karyotypes and karyotypic variation in North American vespertilionid bats. *Journal of Mammal.* 48:270-286.
- Bean, W. T., Stafford, R. y Brashares, J. S. (2012). The effects of small sample size and sample bias on threshold selection and accuracy assessment of species distribution models. *Ecography* 35: 250-258.
- Barve, N. (2008), Tool for Partial-ROC (Biodiversity Institute, Lawrence, KS), ver 1.0.
- Bickham, J. W. (1979). Chromosomal variation and evolutionary relationships of vespertilionid bats. *Journal of Mammalogy* 60:350-363.
- Botts, E. A., Barend, F. N. E. y Graham, J. A. (2012). Small range size and narrow niche breadth predict range contractions in South African frogs. *Global Ecology and Biogeography* (22): 567-576.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., Thuiller, W., Fortin, M. j., Randin, C., Zimmermann, N. E., Graham, C. H. y Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 481-497.
- Buckley, L. B., Davies, T. J., Ackerly, D. D., Kraft, N. J. B., Harrison, S. P., Anacker, B. L., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Grytnes, J. A., Hawkins, B. A., McCain, C. M., Stephens, P. R. y Wiens, J. J. (2010). Phylogeny, niche conservatism and latitudinal diversity gradient in mammals. *Proc. R. Soc. B.*
- Burgin, C. J., Coella, J. P., Kahn, P. L. y Upham, N. S. (2018). How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy*. 99(1): 1-14.
- Burles, D. W., Brigham R. M., Ring R. A. y Reimchen T. E. (2009). Influence of weather on two insectivorous bats in a temperate Pacific Northwest rainforest. *Canadian Journal of Zoology* 87: 132-138.
- Busby, J. R. (1991). BIOCLIM - A Bioclimatic Analysis and Prediction System. *Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis*. Margules CR, Austin MP eds. pp. 64-68. CSIRO, Canberra.
- Bush, G. L. (1969). Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae). *Evolution* 23: 237-251.
- Campana, M. G., Corvelo, A., Shelton, J., Callicrate, T. E., Bunting, K. L., Riley-Gillis, B., Frank Wos, F., DeGrazia, J., Jarvis, E. D. y Fleischer, R. C. (2020) Adaptive Radiation Genomics of Two Ecologically Divergent Hawai‘ian Honeycreepers: The ‘akiapōlā‘au and the Hawai‘i ‘amakihi, *Journal of Heredity*, Volume 111 (1): Pages 21-32.

- Cardillo, M. (2011). Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales: Linking phylogenetic community ecology with macroecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 366, 2545-2553.
- Cardillo, M., Dinnage, R. y McAlister, W. (2018). The relationship between environmental niche breadth and geographic range size across plant species. *Journal of Biogeography*. 46: 97-109.
- Christensen, J. H. et al. (2007) Regional climate projections. In: Solomon S et al (eds) *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 847-940.
- Clavel, J., Julliard, R. y Devictor, V. (2011) Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Front Ecol Environ*. 9(4): 222-228.
- Cobos, M. E., Peterson, A.T., Barve, N., y Osorio-Olvera, L. (2019) kuenm: an R package for detailed development of ecological niche models using Maxent. *PeerJ* 7: e6281.
- Colwell, R. K. y Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. (106): 19644-19650.
- Corbett, G. B., y Hill, J. E. (1991). *A world list of mammalian species*. 3rd ed. British Museum (Natural History), London, United Kingdom.
- Coyne, J. A. y Orr, H. A. (1997). Patterns of speciation. revisited. *Evolution* 51: 295-303.
- Crisp, M. D. y Cook, L. G. (2012). Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes? *New Phytologist* 196: 681-694.
- Darriba, D., Taboada, G., Doallo, R., y Posada, D. (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat Methods* (9): 772.
- Davis, M.B. y Shaw, R. G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science* 292, 673-679.
- Dawson, T. P., Jackson, S. T., House, J. I., Prentice, I. C., y Mace, G. M. (2011). Beyond Predictions: Biodiversity Conservation in a Changing Climate. *Science*, 332(6025), 53-58.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thullier, W., Venail, P., Villéger, S. y Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* (47): 15-25.
- Dhondt, A. (1988). Carrying capacity: a confusing concept. *Ecol. Gener.* 9(4): 337-346.
- Díaz, S. et al. (2019). "Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services" (IPBES Secretariat, Bonn, Germany, 2019).
- Dorey, J. B., Grom, S. V. C., Freedman, E. H., Matthews, C. S., Davies, O. K., Deans, E. J., Stevens, M. I., Lee, M. S. Y. y Schwarz, M. P. (2020) Radiation of tropical island bees and the role of phylogenetic niche conservatism as an important driver of biodiversity. *Proc. R. Soc. B* 287: 20200045.

- Dumont, E. et al. (2014). Selection for mechanical advantage underlies multiple cranial optima in New World leaf-nosed bats. *Evolution* 68: 1436-1449.
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Reseach.* 32(5): 1792-1797.
- Elith, J., Graham, C. H., Anderson, R. P., Dudik, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R. J., Huettmann, F., Leathwick, J. R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L. G., Loiselle, B. A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J. McC., Peterson, A. T., Phillips, S. J., Richardson, K. S., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R. E., Sobero'n, J., Williams, S., Wisz, M. S. and Zimmermann, N. E. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. Sedgwick and Jackson, London.
- Escalante, T. Rodríguez-Tapia, G., Linaje, M., Illoldi-Rangel, P. y González-López, R. (2013). Identification of areas of endemism from species distribution models: threshold selection and Nearctic mammals. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 16(1): 5-17.
- Escobar, L. E., Lira-Noriega, A., Medina-Volgel, G. y Peterson, A. T. (2014). Potential for spread of the White-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. *Geospatial Health* 9 (1): 221-229.
- Escoriza, D. (2010) Ecological niche modeling of two Afrotropical snakes: is the Sahara desert a true barrier for these species? *Rev. Esp. Herp.* 24:93-100.
- Fatima, V. y Marjorie, C. M. S. (2007). Determinación de la dieta de algunas especies de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) de la Cordillera Central de Venezuela. *Revista FARAUTE de Ciencias y Tecnología*, 2:5-15.
- Franklin, J. (2013). Species distribution models in conservation biogeography: developments and challenges. *Diversity and Distributions*, 19:1217-1223
- Freeman, B. G. y Mason, N. A. (2015). The geographic distribution of a tropical montane bird is limited by a tree: Acorn Woodpeckers (*Melanerpes formicivorus*) and Colombian oaks (*Quercus humboldtii*) in the Northern Andes. *PLoS One* 10: e0128675.
- Genoways, H. H., y Baker, R. J. (1996). A new species of the genus *Rhogeessa*, with comments on geographic distribution and speciation in the genus. Pp. 83-87 in *Contributions to Mammalogy: A Memorial Volume Honoring Dr. J. Knox Jones, Jr.* (H. H. Genoways and R. J. Baker, eds.). Museum of Texas Tech University, Lubbock, Texas.
- Giannini, T. C., Lira-Saade, R., Ayala, R., Saraiva, A. M y Alves-dos-Santos, I. (2011). Ecological niche similarities of Peponapis bees and non-domesticated Cucurbita species. *Ecol Model* 222:2011-2018.
- Gillespie, R. G. (2016). Island time and the interplay between ecology and evolution in species diversification. *Evolutionary Applications* 9: 53-73.
- Goodwin, G. G. (1958). Bats of the genus *Rhogeessa*. *Amer. Mus. Novitates*, 1923:1-17.

- Goodwin, R. E. (1970). The ecology of Jamaican bats. *Journal of Mammalogy* 51: 571–579.
- Graham, C. H., Ron, S. R., Santos, J. C., Schneider, C. J. y Moritz, C. (2004). Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58:1781-1793.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, 34, 427-433.
- Guisan, A. y Zimmerman, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Guisan, A., y Thullier, W. (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*. 8, 993-1009.
- Guisan, A., Petitpierre, B., Broennimann, O., Daehler, C., y Kueffer, C. (2014). Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(5), 260-269.
- Gunnell, G. y Simmons, N. (2005). Fossil evidence and the origin of bats. *J. Mamm. Evol.* 12: 209-246.
- Gutierrez, E. E., Boria, R. A., y Anderson, R. P. (2014). Can biotic interactions cause allopatry? Niche models, competition, and distributions of South American mouse opossums. *Ecography*, 37: 1-13.
- Hall, E. R. (1952). Taxonomic notes on Mexican bats of the genus *Rhogeessa*. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 5:227-232.
- Hall, E. R. y Kelsox, K. R. (1959). *The mammals of North America*. Ronald Press, New York, 546-579 pp.
- Hernandez, P. A., Graham, C. H., Master, L. L. y Albert, D. L. (2006). The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785.
- Hernández-Canchola, G. y León-Paniagua, L. (2017). Genetic and ecological processes promoting early diversification in the lowland Mesoamerican bat *Sturnira parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* (114) 334-345.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G. y Jarvis, A. (2005). Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.
- Hiller, A. E., Koo, M. S., Goodman, K. R., Shaw, K. L., O'Grady, P. M. y Gillespie, R. G. (2019). Niche conservatism predominates in adaptive radiation: comparing the diversification of Hawaiian arthropods using ecological niche modelling. *Biological Journal of the Linnean Society*, 127 (2): 479-492.
- Hofer, S. R., y Van Den Bussche, R. A. (2003). Molecular phylogenetics of the chiropteran family Vespertilionidae. *Acta Chiropterologica* 5 (Suppl.):1-63.
- Holt, R. D. (1990). The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(9).
- Howell, D. J. y Burch, D. (1974). Food habits of some costa rican bats. *Rev. Biol. Trop.* 21: 281-294.
- Huelsenbeck, J. P. y Ronquist, F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatic Applications note*. 17(8): 754-755.

- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology 22: 415-427.
- Jackson, S. T. y Overpeck, J. T. (2000). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 26(Sp4.), 194-220.
- James, H. F. (2004). The osteology and phylogeny of the Hawaiian finch radiation (Fringillidae: *Drepanidini*), including extinct taxa. *Zool J Linn Soc.* 141:207-255.
- Jarnevich, C. S. y Young, N. (2015). Using the MAXENT Program for Species Distribution Modelling to Assess Invasion Risk. *Pest Risk Modelling and Mapping for Invasive Alien Species*, pp. 65-81.
- Jones, J. K., Arroyo-Cabrales, J. y Owen, R. D. (1988). Revised checklist of bats (Chiroptera) of Mexico and Central America. *Occasional Papers, The Museum, Texas*.
- Jones, G. y Rebelo, H. (2013). Rasponce of bats to climate change: Learning from the past and predicting the future. R.A. Adams and S.C. Pedersen (eds.), *Bat Evolution, Ecology, and Conservation*, Chapter 2.
- Jezkova, T., y Wiens, J. J. (2016). Rates of change in climatic niches in plant and animal populations are much slower than projected climate change. *Proc. Biol. Sci.* 283, 20162104.
- Kalyaanamoorthy, S., Minh, B. Q., Wong, T. K. F., von Haeseler, A., y Jermin, L. S. (2017). ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, 14(6): 587-589.
- Knope, M. L., Funk, V. A., Johnson, M. A., Wagner, W. L., Datlof, E. M., Johnson, G., Carwford, D., Bonifacino, J. M., Morden, C.W., Lorence, D. H., Wood, K. R., Meyer, J. Y. y Carlquist, S. (2020). Dispersal and adaptive radiation of *Bidens* (Compositae) across the remote archipelagoes of Polynesia. *Journal of Systematics and Evolution*.
- Knouft, J. H., Losos, J. B., Glor, R. E., y Kolbe, J. J. (2006). Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology*, 87, 29-38.
- Laval, R. K. (1973). Systematics of the genus *Rhogeessa* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist., Univ. Kansas*, 19: 1-47.
- Lawler, J. J., Shafer, S. L., White, D., Kareiva, P., Maurer, E. P., Blaustein, A. R. y Bartlein, P. J. (2009). Projected climate induced faunal change in the Western Hemisphere. *Ecology* (90) 588-597.
- Lerner H. R., Meyer M., James H.F., Hofreiter M., Fleischer, R. C. (2011). Multilocus resolution of phylogeny and timescale in the extant adaptive radiation of Hawaiian honeycreepers. *Curr Biol.* 21:1838-1844.
- Liu, C., Wolter, C., Xian, W. y Jeschke, J. M. (2020). Most invasive species largely conserve their climatic niche. *PNAS* 117 (38): 23643-23651.
- Llopart, M., Coppola, E., Giorgi, F., Rocha, R. P. y Cuagra, V. (2014). Climate change impact on precipitation for the Amazon and La Plarta basins. *Climatic Change*. DOI 10.1007/s10584-014-1140-1.
- Loera-Padilla, F. J., Díaz-Pacheco, I., Arroyo-Cabrales, J., López-Barbosa, E. C., León-Paniagua, L. S. y Tena-Morelos, C. A. (2017). Hábitos alimenticios del murciélago

- microendémico *Rhogeessa mira* Laval, 1973 (Chiroptera: Vespertilionidae) Michoacán, México. *Revista mexicana de mastozoología*, año 7 (1): 35-51.
- López-González, C., Presley, S. J., Lozano, A., Stevens, R. D. y Higgins, C. L. (2015). Ecological biogeography of Mexican bats: the relative contributions of habitat heterogeneity, beta diversity, and environmental gradients to species richness and composition patterns. *Ecography* 38: 261-272.
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995-1003.
- Martínez-Meyer, E. y Peterson, A. T. (2006). Conservatism of ecological niche characteristics in North American plant species over the Pleistocene-to-Recent transition. *Journal of Biogeography* (33): 1779-1789.
- Maguire, B. Jr. (1967). A partial analysis of the niche. *Am. Nat.* 101: 515-526.
- Merow, C., Smith, M. J. y Silander J. A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography* 36:1058-1069.
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., y Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees in Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE). pp 1-8.
- Miller, B., Reid, F., Arroyo-Cabrales, J., Cuarón, A. D. y de Grammont, P. C. (2016). *Rhogeessa tumida*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T19685A22006890.
- Miller, G. S. (1897). Description of a new bat from Margarita Island, Venezuela. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 11:139.
- Miller, G. S. (1897). Revision of the North American bats of the family Vespertilionidae. *N. Amer. Fauna*, 13:1-135.
- Miller, G. S. (1906). Twelve new genera of bats. *IhichL*, 19:83-86.
- Morin, X., y Lechowicz, M. J. (2013). Niche breadth and range area in North American trees. *Ecography*, 36, 300-312.
- Monte-Luna, P., Book, B., Zetina-Rejón, M. J. y Cruz-Escalona, V. H. (2004). The carrying capacity of ecosystems. *Global Ecology and Biogeography* 13: 485-495.
- Morales, A., Villalobos, F., Velazco, P. M., Simmons, N. B. y Piñero, D. (2016). Environmental niche drives genetic and morphometric structure in a widespread bat. *Journal of Biogeography* (43) 1057-1068.
- Muscarella, R., Galante, P. J., Soley-Guardia, M., Boria, R. A., Kass, J. M., Uriarte, M. y Anderson, R. P. (2014). ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 1198-1205.
- Olalla-Tárraga, M. A., González-Suárez, M., Bernardo-Madrid, R., Revilla, E., y Villalobos, F. (2016). Contrasting evidence of phylogenetic trophic niche conservatism in mammals worldwide. *Journal of Biogeography*, 44, 99-110.
- Ortega Rodríguez, J. M. (2015). Mapas de distribución potencial del murciélago amarillo del Balsas (*Rhogeessa mira*) endémico de Michoacán. Universidad Michoacana de San

- Nicolás de Hidalgo. Facultad de Biología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. JM025. México, D.F.
- Osorio-Olvera L., Lira-Noriega, A., Soberón, J., Townsend Peterson, A., Falconi, M., Contreras-Díaz, R. G., Martínez-Meyer, E., Barve, V. y Barve, N. (2020), ntbox: an R package with graphical user interface for modeling and evaluating multidimensional ecological niches. *Methods Ecol Evol.* 11, 1199–1206. doi:10.1111/2041-210X.13452. <https://github.com/luismurao/ntbox>
- Parmesan, C. y Yohe, G. (2003). Aglobally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.
- Patten, M. A. (2004). Correlates of species richness in North American bat families. *Journal of Biogeography*, 31(6), 975–985.
- Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O. y Randin, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends Ecol. Evol.* 23, 149-158.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. y Peterson, A. T. (2007). Predicting species distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*. 34:102-107
- Pereira, M. J. R., y Palmeirim, J. M. (2013). Latitudinal diversity gradients in new world bats: Are they a consequence of niche conservatism? *PLoS One*, 8, e69245.
- Peterson, A. T., Soberón J. y Sanchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265-67.
- Peterson, A. T., Ortega-Huerta, M., Bartley, J., Sanchez-Cordero, V., Soberón, J., Buddeimer R. H. y Stockwell, D. R. (2002). Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. *Nature* 416: 626-29.
- Peterson, A. T. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *Quarterly Review of Biology* 78:419-433.
- Peterson, A. T., y Holt, R. D. (2003). Niche differentiation in Mexican birds: using point occurrences to detect ecological innovation. *Ecol. Lett.* 6:774-782.
- Peterson, A. T., Papes, M. y Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*. 213: 63-72
- Peterson A. T., Soberón J., Pearson R. G., Anderson R. P., Martínez-Meyer E., Nakamura M. y Araújo M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton: Princeton University Press.
- Phillips, S. J., Anderson, R. y Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dudík, M., Schapire, R. E. y Blair, M. E. (2017). Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography*. 40: 887-893.
- Pigot, A. L., y Tobias, J. A. (2013). Species interactions constrain geographic range expansion over evolutionary time. *Ecology Letters*, 16, 330-338.
- Prinzig, A., Durka, W., Klotz, S. y Brandl, F. (2001). The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proc. R. Soc. London Ser. B* 268: 2383-89.



- Qiao, H., Peterson, A. T., Campbell, L. P., Soberón, J., Ji, L. y Escobar L. E. (2016) NicheA: creating virtual species and ecological niches in multivariate environmental scenarios. *Ecography* 39:805-813.
- R Core Team. (2018). R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Radosavljevic, A. y Anderson, R. P. (2014). Making better Maxen models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*. 41: 629-643.
- Rambaut, A. (2018). FigTree v 1.4.4. [Online]. Disponible en: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Ramos-Pereira, M. J., y Palmeirim, J. M. (2013). Latitudinal Diversity Gradients in New World Bats: Are They a Consequence of Niche Conservatism? *PLoS ONE*, 8(7).
- Rebelo H., Tarroso P. y Jones G. (2010.) Predicted impact of climate change on European bats in relation to their biogeographic patterns. *Glob Change Biol* 16:561-576.
- Renner, I. W. y Warton, D. I. (2012). Equivalence of MAXENT and Poisson point process models for species distribution modeling in ecology. *Biometrics* in press.
- Rhogeessa* H. Allen, 1866 in GBIF Secretariat (2019). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omeia> accessed via GBIF.org on 2021-02-20.
- Ricklefs, R. E. y Latham R. R. (1992). Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. *Am. Nat* 139: 1305-21.
- Rolland, J., Silvestro, D., Schluter, D., Guisan, A., Broennimann, O y Salamin, N. (2018). The impact of endothermy on the climatic niche evolution and the distribution of vertebrate diversity. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 459-464.
- Ronquist, F. y Huelsenbeck, J. P. (2003). MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- Rojas-Soto, O, R., Sosa, V. y Ornelas, J. F. (2012). Forecasting cloud forest in eastern and southern Mexico: conservation insights under future climate change scenarios. *Biodiversity and Conservation* (21): 2671-2690.
- Ruedas, L. A., Bickham, J. W. (1992). Morphological differentiation between *Rhogeessa minutilla* and *R. tumida* (mammalia: chiroptera: vespertilionidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 105(2): 403-409
- Sánchez-Cordero, V., Botello, F., Flores-Martínez, J. J., Gómez-Rodríguez, R. A., Guevara, L., Gutiérrez-Granados, G. y Rodríguez-Moreno, A. (2014). Biodiversidad de Chordata (Mammalia) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: S496-S504.
- Santana, S. E., Grosse, I. R., y Dumont, E. R. (2012). Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. *Evolution*, 66(8): 2587-2598.
- Schluter, D. (2000). Ecological character displacement in adaptive radiation. *Am. Nat.* 156, S4-S16.
- Schluter, D. (2009). Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science* 323: 737-741.
- Schoener, T. W. (1968). Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704-726.

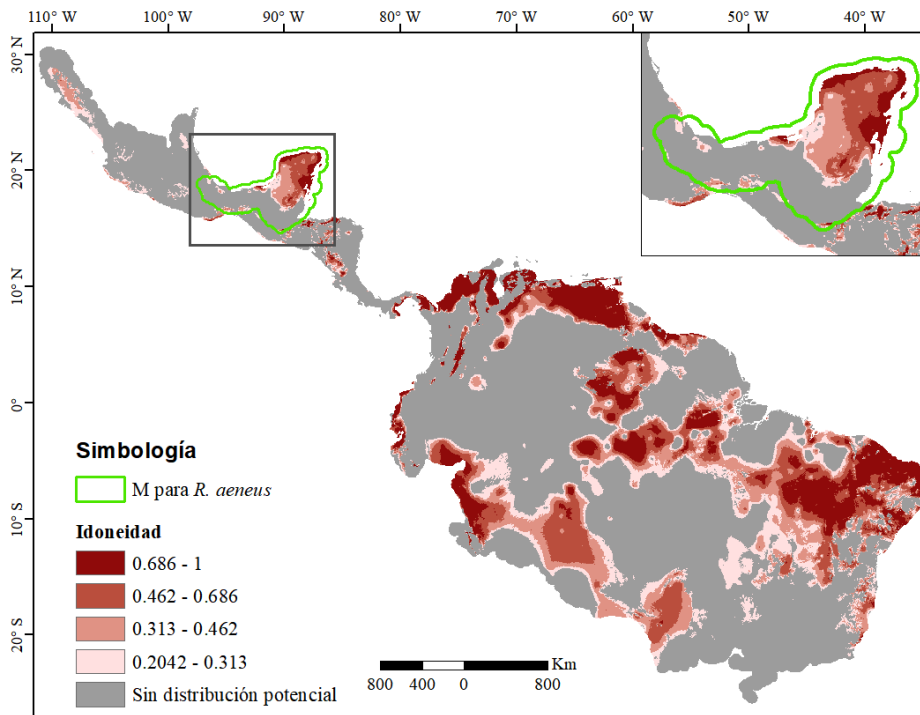
- Searcy C. A. y Shaffer H. B. (2016). Do ecological niche models accurately identify climatic determinants of species ranges? *American Naturalist* 187:423-435.
- Serrano-Rodríguez, A., Escalona-Segura, G., Elias, E. E. I., Rodríguez, A. S., Uriostegui, J. M., y Aguilar, A. C. M. D. O. (2018). Potential distribution and climatic niche of seven species of *Campylorhynchus* (Aves, Troglodytidae): conservation implications for *C. yucatanicus*. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130(1), 13–22.
- Sexton, J. P., Montiel, J., Shay, J. E., Stephens, M. R. y Slatyer, R. A. (2017). Evolution of ecological niche breadth. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 48, 183-206.
- Sherwin, H. A., Montgomery, W. I., y Lundy, M. G. (2012). The impact and implications of climate change for bats. *Mammal Review*.
- Silva, D., Aires, A. E., Zurano, J. P., Olalla-Tárraga, M. A., y Martínez, P. A. (2020). Changing Only Slowly: The Role of Phylogenetic Niche Conservatism in Caviidae (Rodentia) Speciation. *Journal of Mammalian Evolution*.
- Slatyer, R. A., Hirst, M., y Sexton, J. P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16, 1104-1114.
- Soberón, J., y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- Soberón, J., y Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: Concepts, methods and assumptions. *PNAS*, 106: 19644-19650.
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L. y Peterson, A. T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* (88): 437-441.
- Solari, S. (2019). *Rhogeessa parvula*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2019: e.T19684A22007495.
- Sosa, M., Ascencao, A. Soriano, P. J. (1996). Dieta y patrón reproductivo de *Rhogeessa minutilla* (Chiroptera: Vespertilionidae) en una zona árida de Los Andes de Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 44(2): 867-875.
- Spear, R. C. (1997). Large simulation models: calibration, uniqueness and goodness of fit. *Environmental Modelling & Software* 12:219-228
- Stamatakis, A. (2014) RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. In *Bioinformatics*. 30(9): 1312-1313.
- Stevens, R. D. (2006). Historical processes enhance patterns of diversity along latitudinal gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 2283-2289.
- Stevens, R. D. (2011). Relative effects of time for speciation and tropical niche conservatism on the latitudinal diversity gradient of phyllostomid bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 2528-2536.
- Stockman, A. K., Danell, R. M. y Bond, J. E. (2008). D-NOVL: a program to simulate overlap between two niche-based distribution models. *Mol. Ecol. Resources* 8:290-294.

- Stockwell, D. B. R., y Peters, D. (1999). The GARP modeling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13: 143-158.
- Stroud, J. T., y Losos, J. B. (2019). Bridging the Process-Pattern Divide to Understand the Origins and Early Stages of Adaptive Radiation: A Review of Approaches With Insights From Studies of Anolis Lizards. *Journal of Heredity*.
- Suárez-Suárez, M. M. (2014). Distribución actual y potencial del murciélago amarillo *Rhogeessa mira* en la Depresión del Balsas, Michoacán, México. Tesis profesional Universidad Michoacana San Nicolas de Hidalgo
- Tate, G. H. H. (1942). Results of the Archbold Expeditions. No. 47. Review of the vespertilionine bats, with special attention to genera and species of the Archbold Collections. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 80: 221-297.
- Tingley, M. W., Monahan, W. B., Belssinger, S. R. y Moritz, C. (2009). Birds track their Grinnellian niche through a century of climate change. *PNAS*. 106(2): 19637-19643.
- Tingley, R., Vallinoto, M., Sequeira, F. y Kearney, M. R. (2014). Realized niche shift during a global biological invasion. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111, 10233-10238.
- Thomas, O. (1892). Description of a new Mexican bat. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (6)10: 477-478.
- Thomas, O. (1903). Two South American forms of *Rhogeessa*. *Ihicl*, (7) 11:382-383.
- Thomas, O. (1913). New mammals from South America. *Ihid.*, (8) 12:567-574.
- Thomas, C. D., Bodsworth, E. J., Wilson, R. J., Simmons, A. D., Davies, Z. G., Musche, M. y Conradt, L. (2001). Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 411, 577-581.
- Thomas C. D., Cameron A., Green R. E., Bakkenes M., Beaumont L. J., et al. (2004). Extinction risk from climate change. *Nature* 427:145-148.
- Thuiller, W., Midgley, G. F., Rouget, M. y Cowling, M. (2006). Predicting patterns of plant species richness in megadiverse South Africa. *Ecography* 29: 733-744.
- Van der Vaart, A. W. (1998). *Asymptotic statistics*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- Varzinczak, L. H. (2020). Understanding the relationship between climatic niches and dispersal through the lens of bat wing morphology. *Journal of Zoology*. Print ISSN 0952-8369.
- Warren, D. L., Glor, R. E. y Turelli, R. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62-11: 2868-2883.
- Warren, D. L., Wright, A. N., Seifert, S. N. y Shaffer, H. B. (2014). Incorporating model complexity and spatial sampling bias into ecological niche models of climate change risks faced by 90 California vertebrate species of concern. *Diversity and Distributions* 20:334-343.
- Welbergen, J. A., Klose S. M., Markus, N. y Eby, P. (2008). Climate change and the effects of temperatura extremes on Australian flying-foxes. *Proceedings of the Royal Society Series B, Biological Sciences* 275: 419-425.

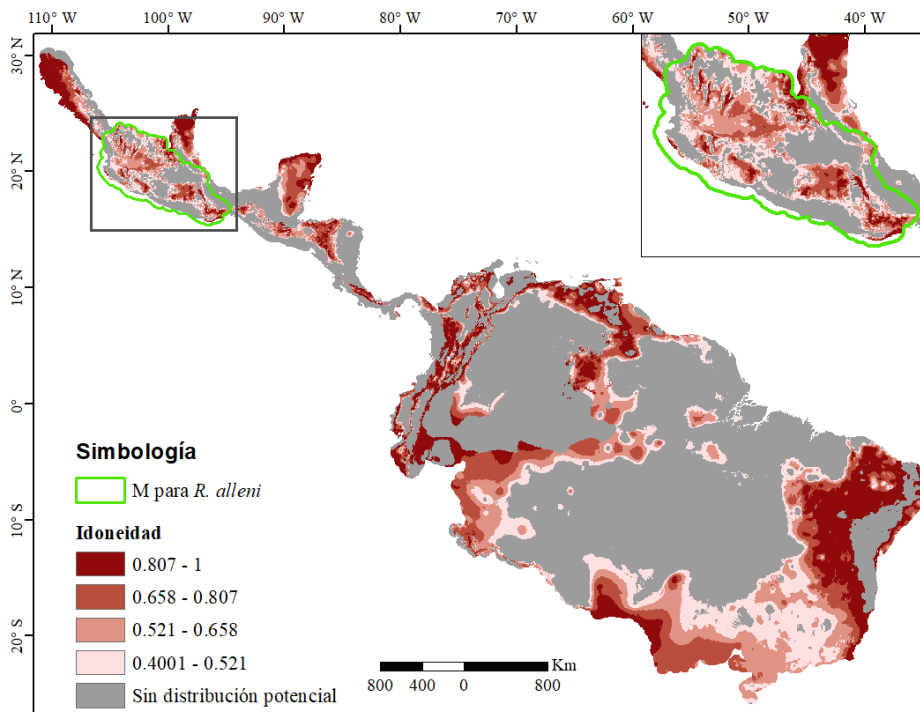
- Wiens, J. J., y Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 639-644.
- Wiens, J. J. y Graham, A. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36: 519-539.
- Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Davies, T. J., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M y Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* (13): 1310-1324.

## 10. Anexos

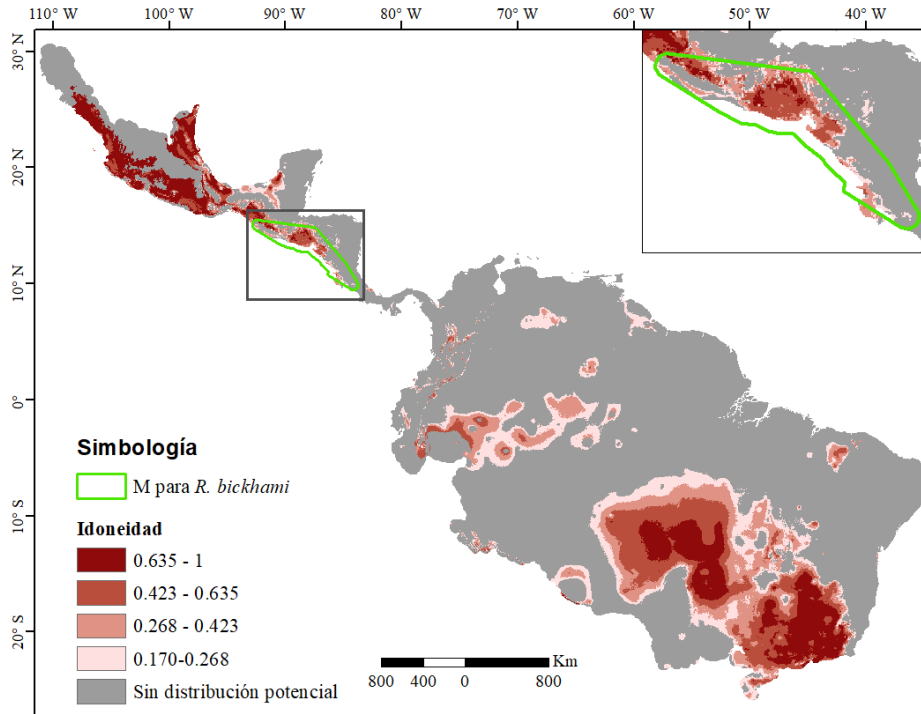
### 10.1 Anexo 1 Transferencias de los MDE a la M definida para el género.



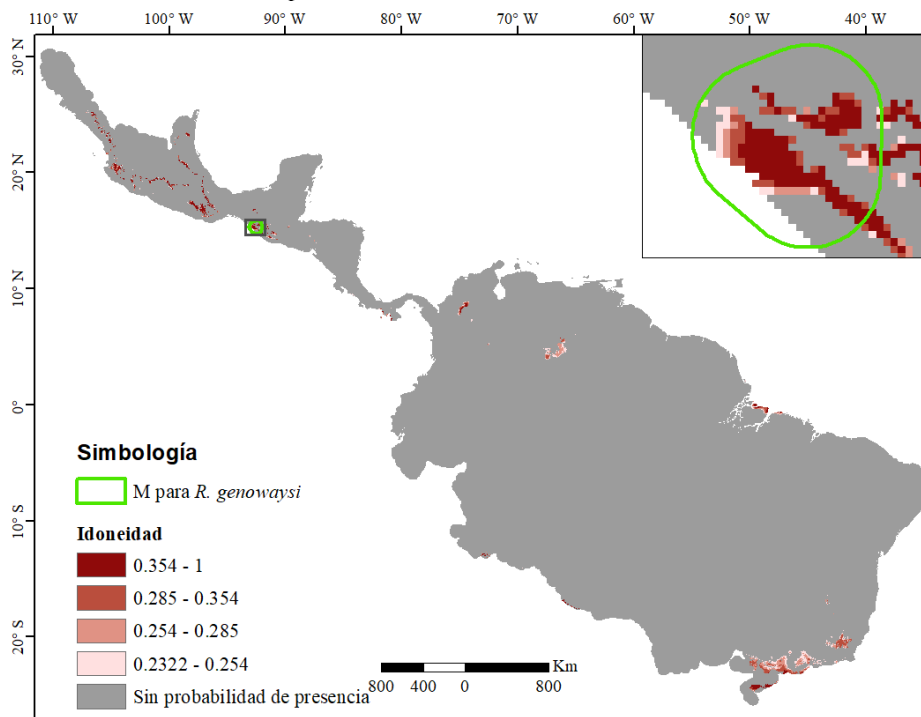
1. 1 Transferencia de modelo para *R. aeneus*



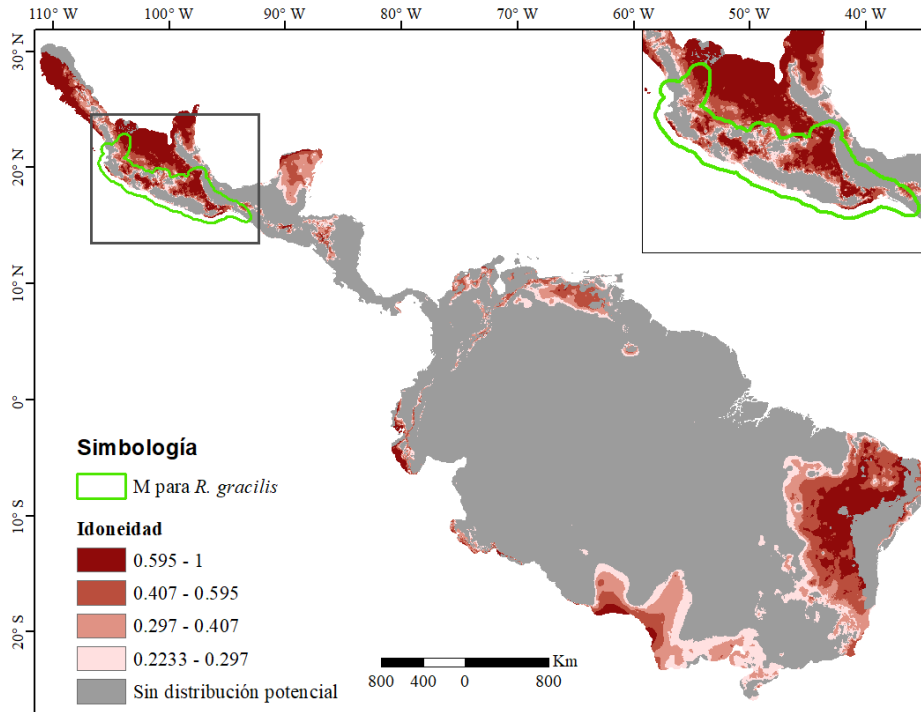
1. 2 Transferencia de modelo para *R. alleni*



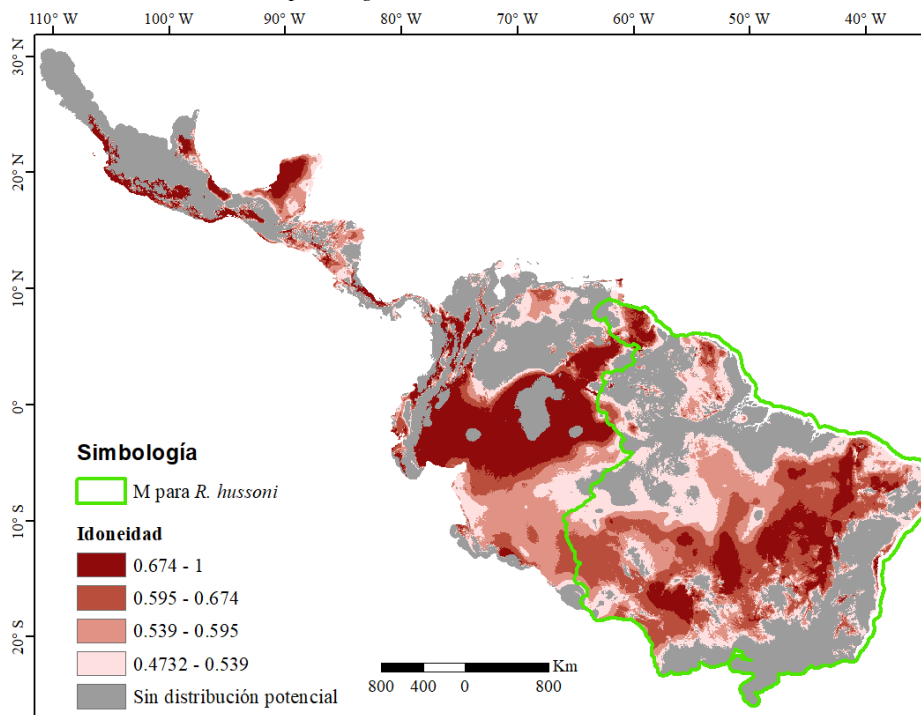
1. 3 Transferencia de modelo para *R. bickhami*



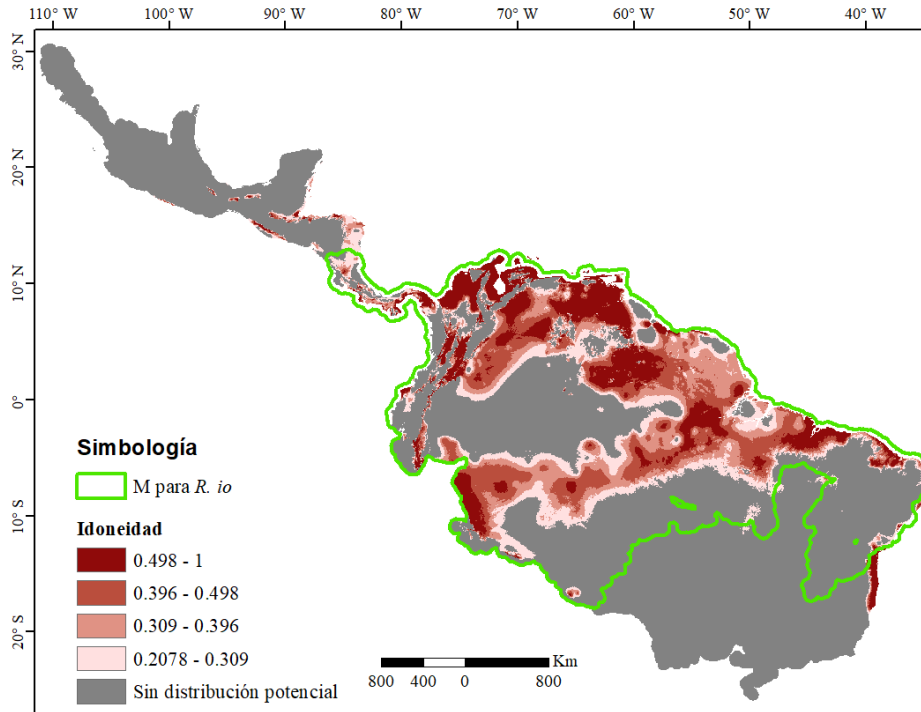
1. 4 Transferencia de modelo para *R. genowaysi*



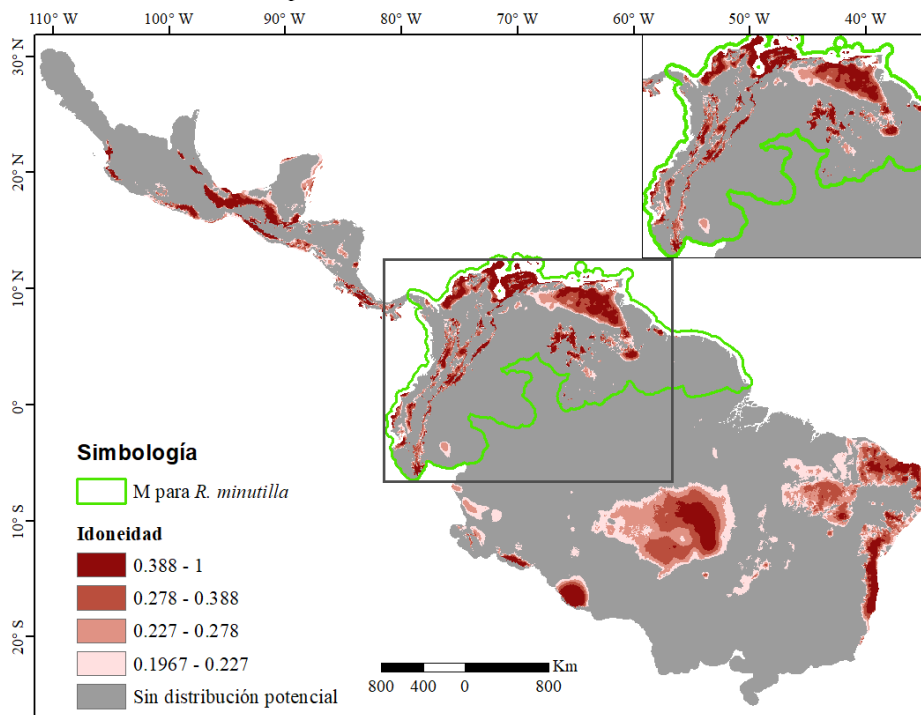
1. 5 Transferencia de modelo para *R. gracilis*



1. 6 Transferencia de modelo para *R. hussoni*

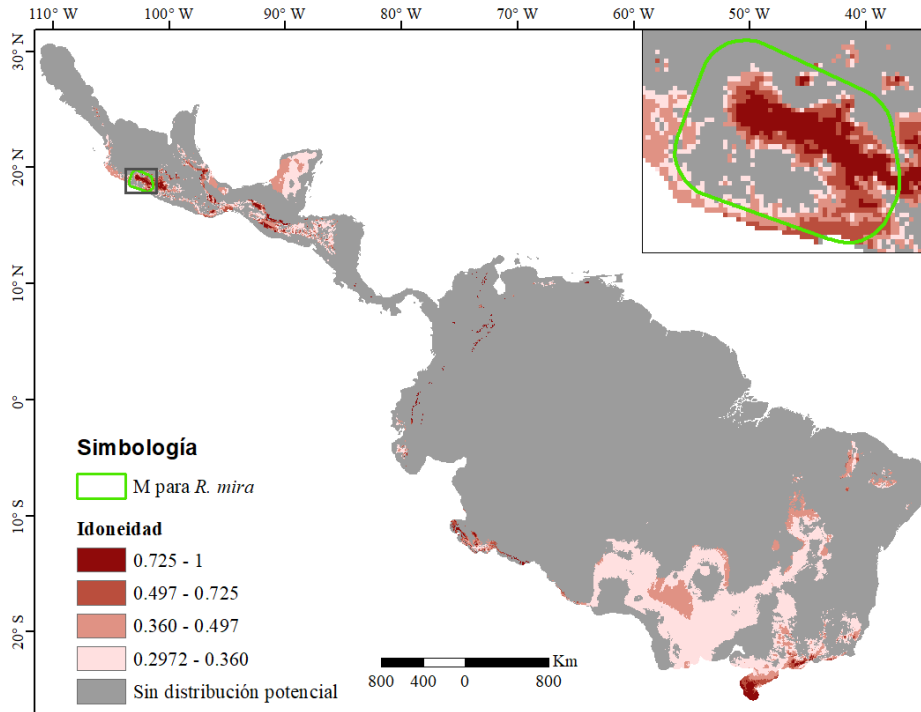


1. 7 Transferencia de modelo para *R. io*

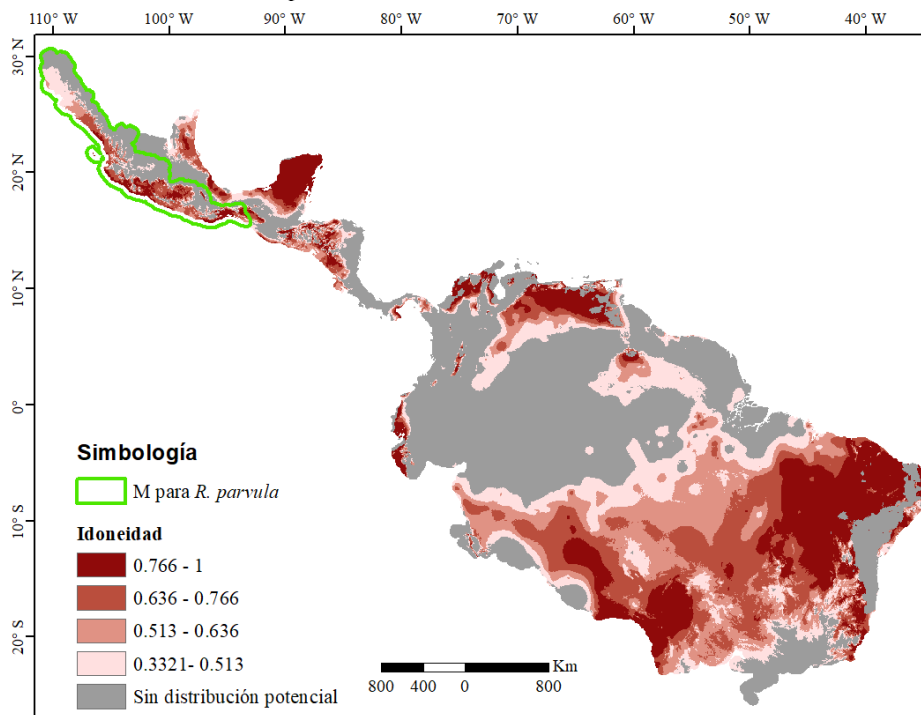


1. 8 Transferencia de modelo para *R. minutilla*

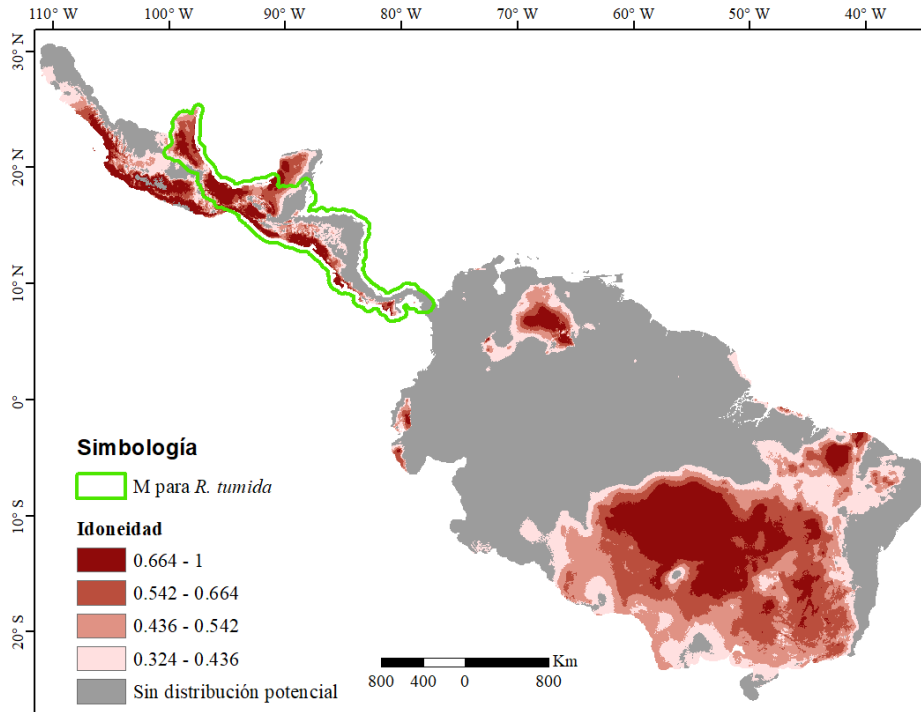




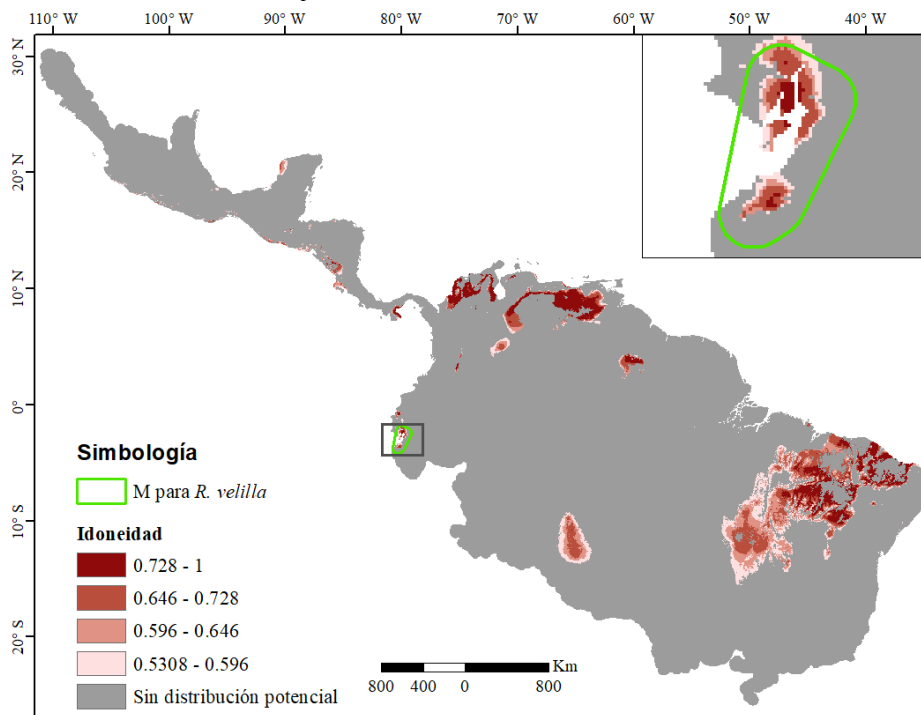
1. 9 Transferencia de modelo para *R. mira*



1. 10 Transferencia de modelo para *R. parvula*

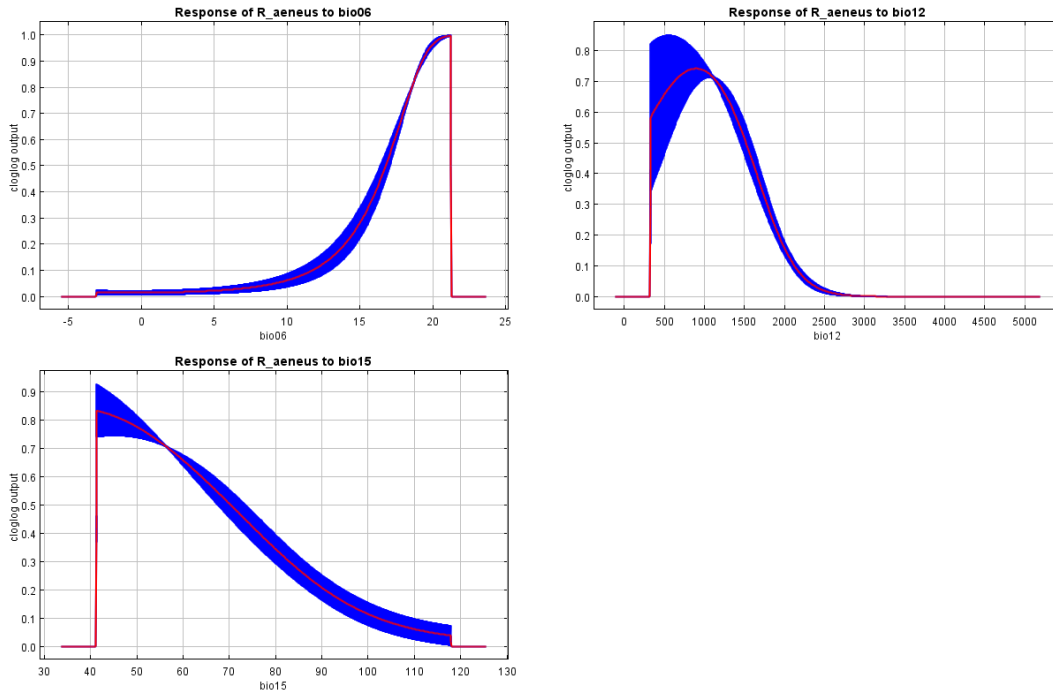


1. 11 Transferencia de modelo para *R. tumida*

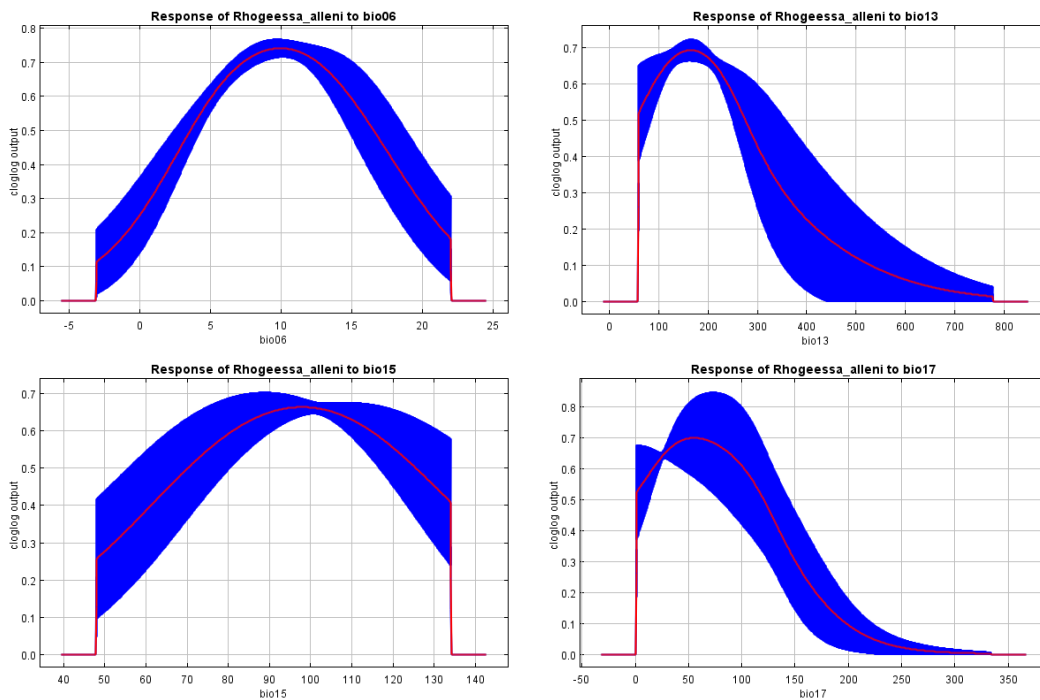


1. 12 Transferencia de modelo para *R. velilla*

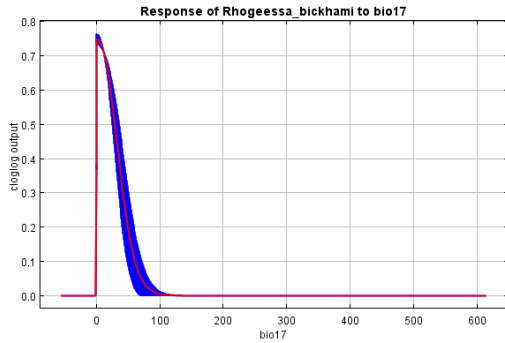
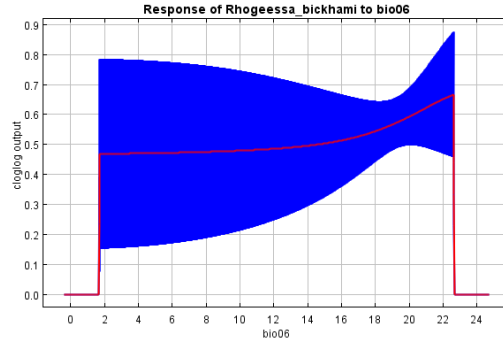
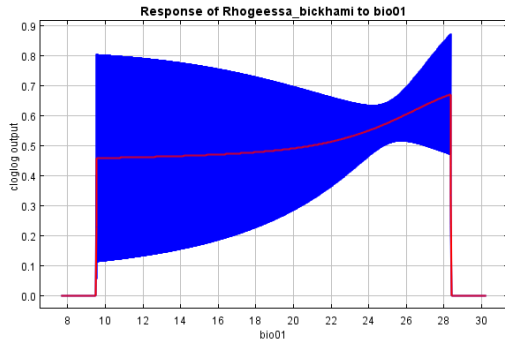
## 10.2 Anexo 2 Curvas de respuesta de las especies modeladas



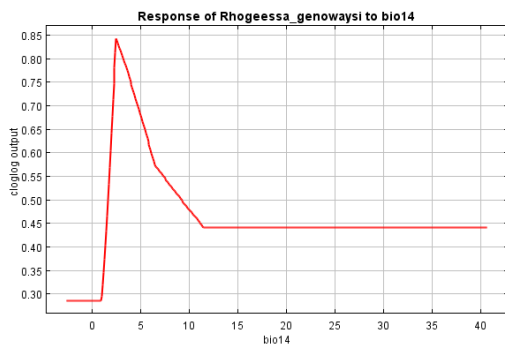
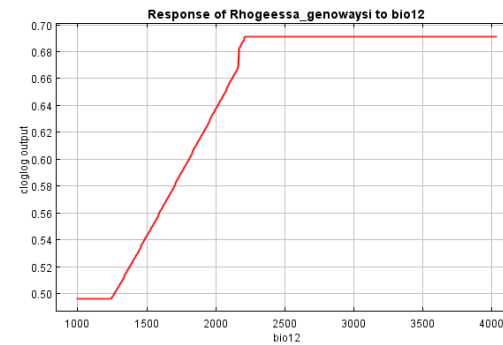
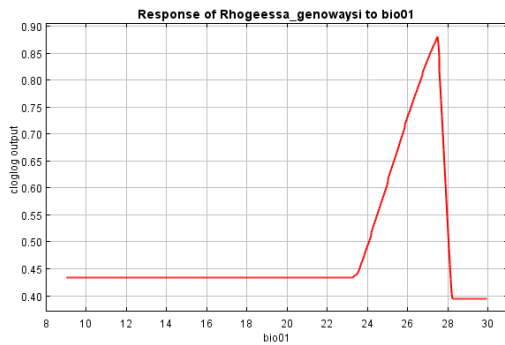
2. 1 Curvas de respuesta para *R. aeneus*. Bio6 = Temperatura mínima del mes más frío; Bio12 = Precipitación total anual; Bio15 = Estacionalidad de la precipitación.



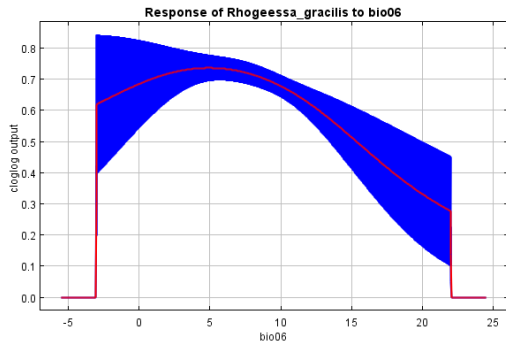
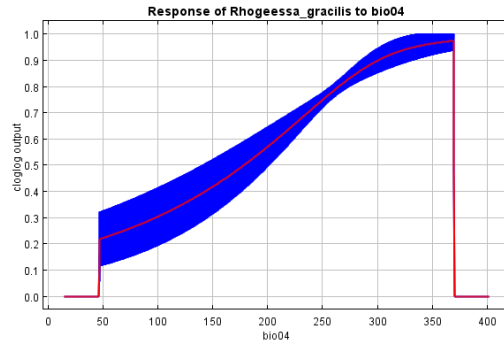
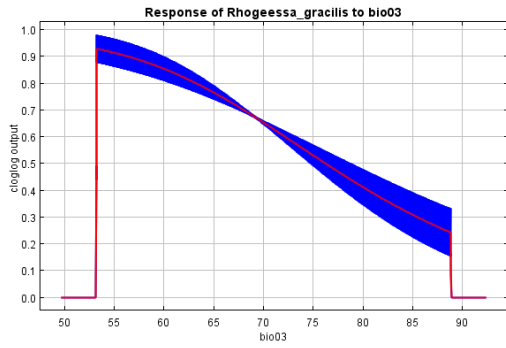
2. 2 Curvas de respuesta para *R. alleni*. Bio6 = Temperatura mínima del mes más frío; Bio13 = Precipitación del mes más húmedo; Bio15 = Estacionalidad de la precipitación; Bio17 = Precipitación del cuatrimestre más seco.



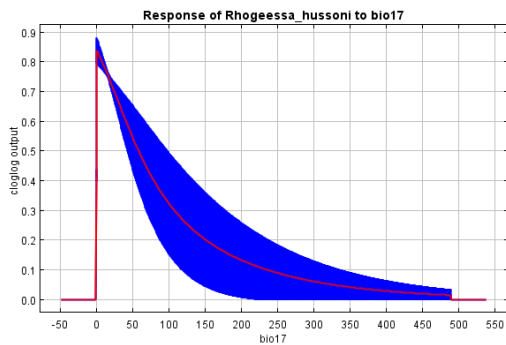
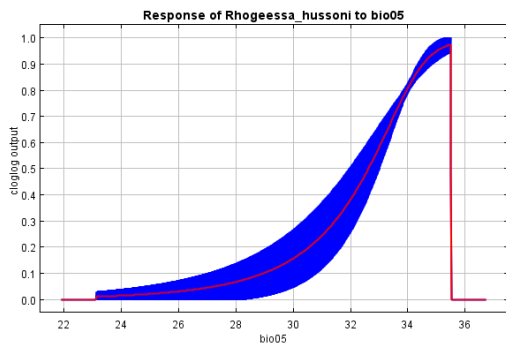
2. 3 Curvas de respuesta para *R. bickhami* Bio1 = Temperatura promedio anual; Bio6 = Temperatura mínima del mes más frío; Bio17 = Precipitación del cuatrimestre más seco.



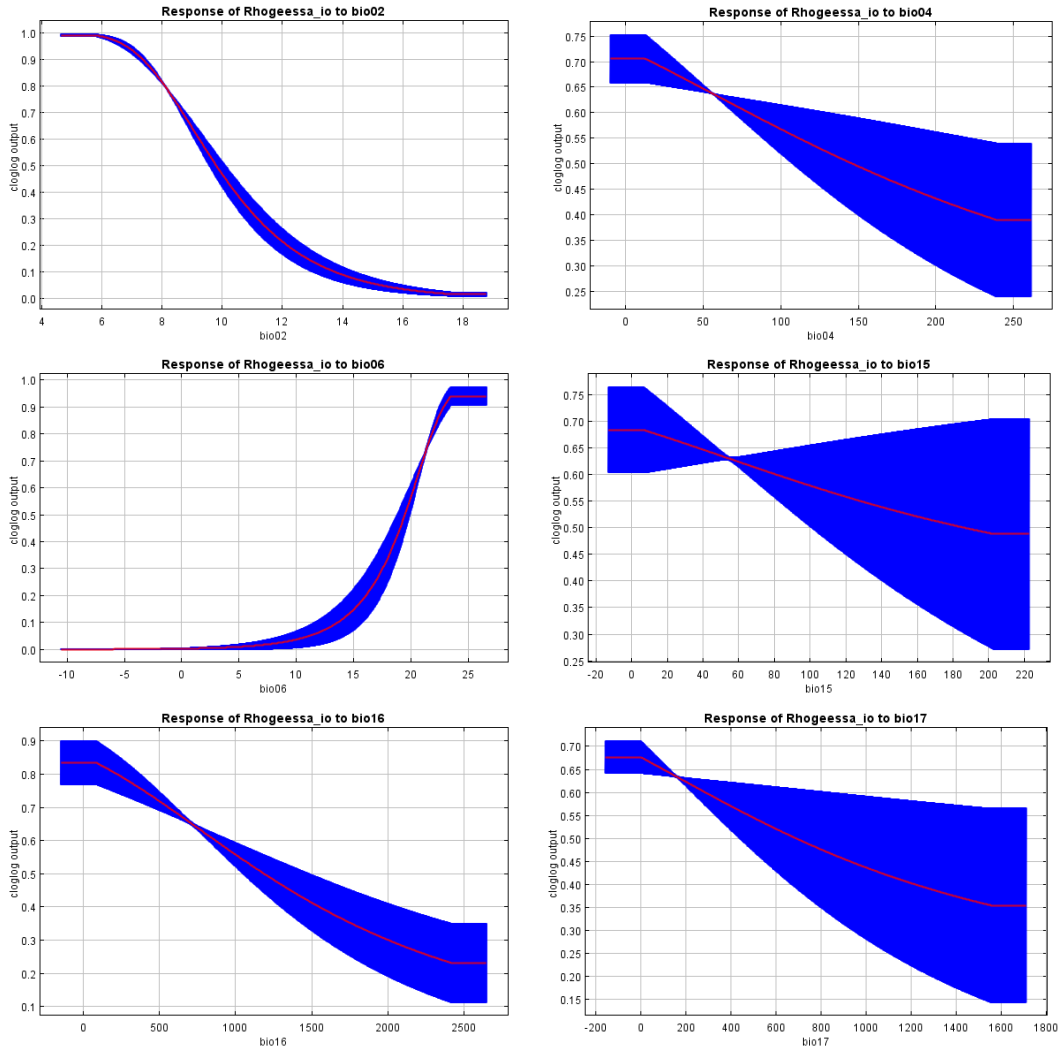
2. 4 Curvas de respuesta para *R. genowaysi*. Bio1 = Temperatura promedio anual; Bio12 = Precipitación total anual; Bio14 = Precipitación del mes más seco.



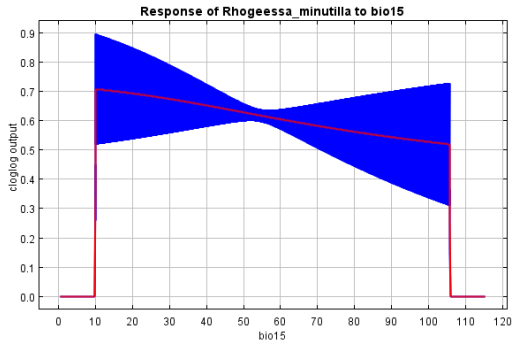
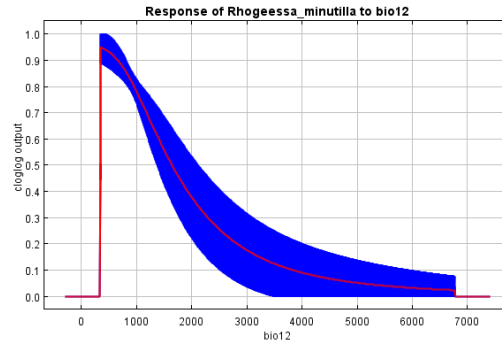
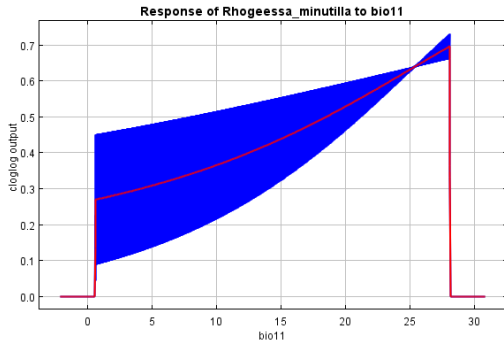
2. 5 Curvas de respuesta para *R. gracilis*. Bio3 = Isotermalidad; Bio4 = Estacionalidad de la temperatura; Bio6 = Temperatura mínima del mes más frío.



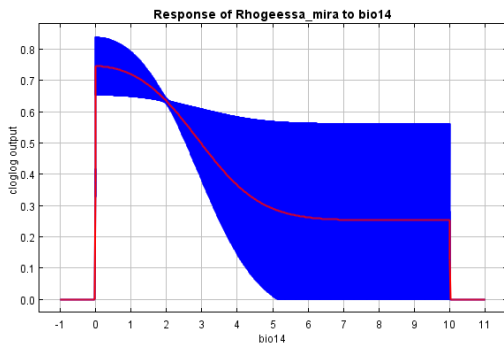
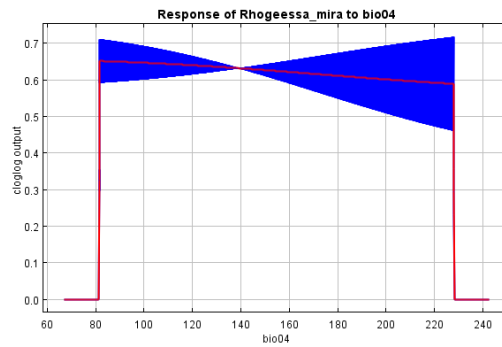
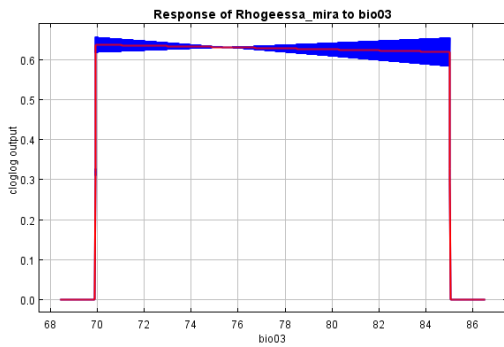
2. 6 Curvas de respuesta para *R. hussoni*. Bio5 = Temperatura máxima del mes más frío; Bio16 = Precipitación del cuatrimestre más húmedo; Bio17 = Precipitación del cuatrimestre más seco.



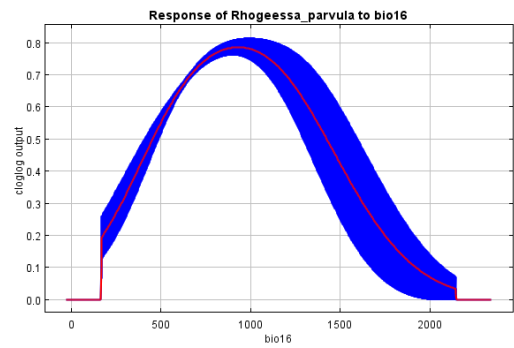
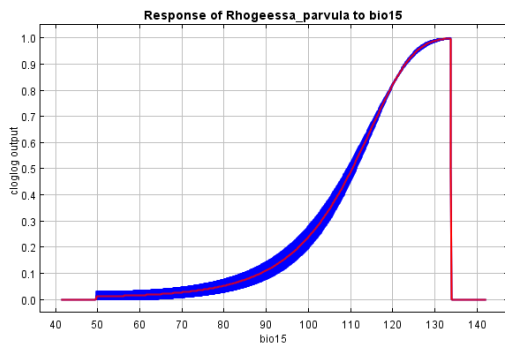
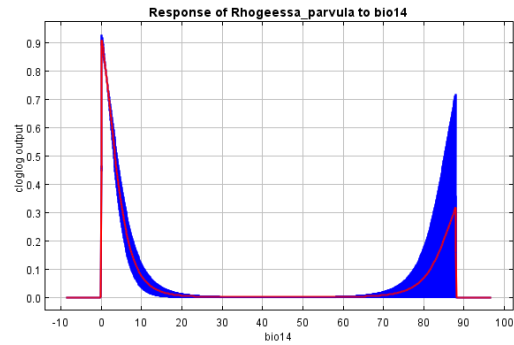
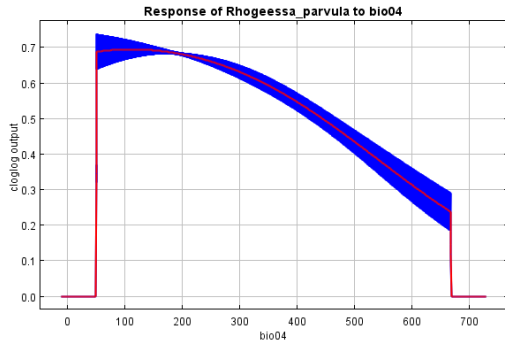
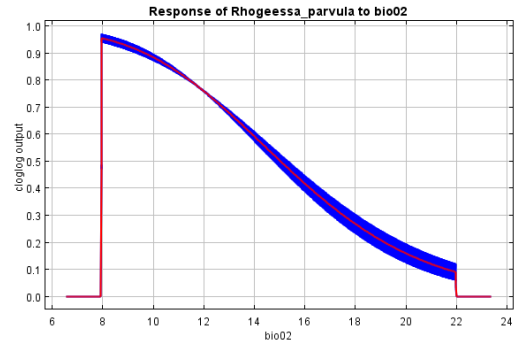
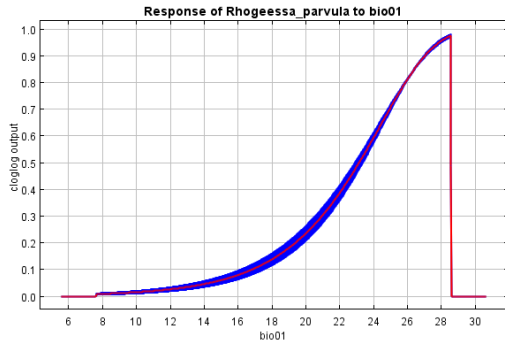
2. 7 Curvas de respuesta para *R. io*. Bio2 = Rango de la temperatura medio diario; Bio4 = Estacionalidad de la temperatura; Bio6 = Temperatura mínima del mes más frío; Bio15 = Estacionalidad de la precipitación; Bio16 = Precipitación del cuatrimestre más húmedo; Bio17 = Precipitación del cuatrimestre más seco.



2. 8 Curvas de respuesta para *R. minutilla*. Bio11 = Temperatura del cuatrimestre más frío; Bio12 = Precipitación total anual; Bio15 = Estacionalidad de la precipitación.

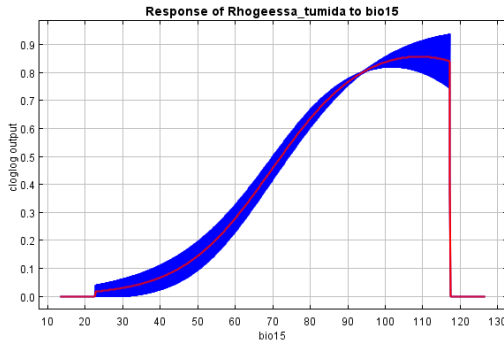
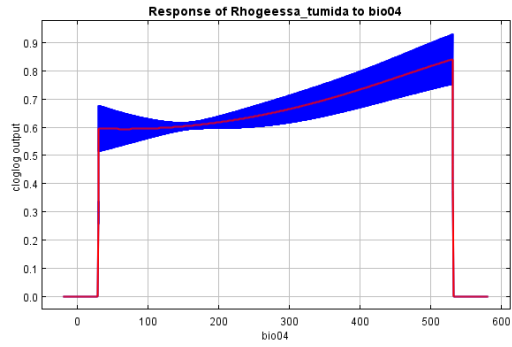
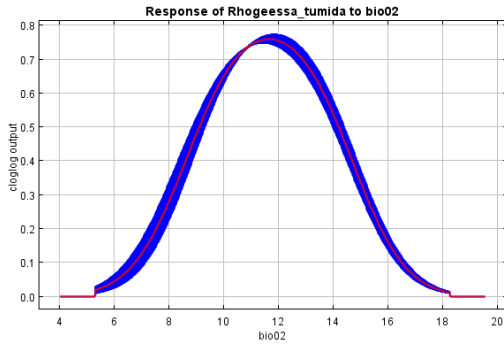


2. 9 Curvas de respuesta para *R. mira*. Bio3 = Isotermalidad; Bio4 = Estacionalidad de la temperatura; Bio14 = Precipitación del mes más seco.

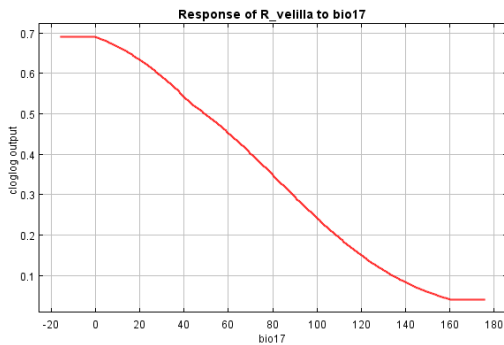
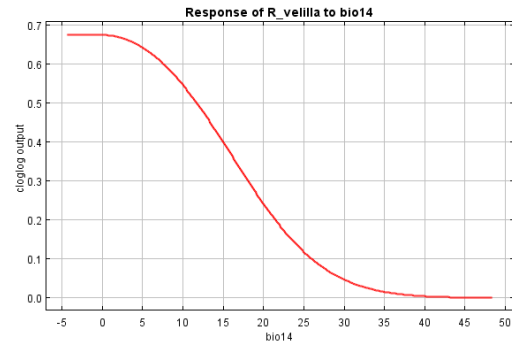
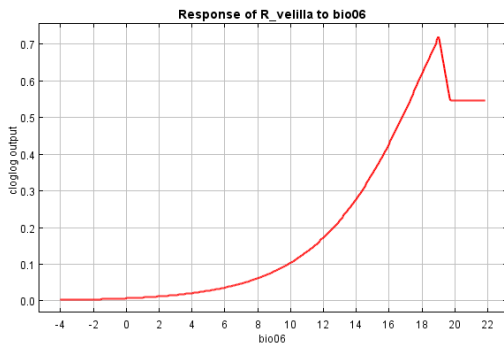


2. 10 Curvas de respuesta para *R. parvula*. Bio1 = Temperatura promedio anual; Bio2 = Rango de la temperatura medio diario; Bio4 = Estacionalidad de la Temperatura; Bio14 = Precipitación del mes más seco; Bio15 = Estacionalidad de la precipitación; Bio16 = Precipitación del cuatrimestre más húmedo





2. 11 Curvas de respuesta para *R. tumida*. Bio2 = Rango de la temperatura medio diario; Bio4 = Estacionalidad de la temperatura; Bio15 = Estacionalidad de la precipitación.



2. 12 Curvas de respuesta para *R. vellilla*. Bio6 = Temperatura mínima del mes más frío; Bio14 = Precipitación del mes más seco; Bio17 = Precipitación del cuatrimestre más seco.

### 10.3 Anexo 3. Matrices completas de las métricas D e I y de las pruebas de similitud y equivalencia de nicho

| Especie             | <i>R. aeneus</i> | <i>R. alleni</i> | <i>R. bickhami</i> | <i>R. genowaysi</i> | <i>R. gracilis</i> | <i>R. hussoni</i> | <i>R. io</i> | <i>R. minutilla</i> | <i>R. mira</i> | <i>R. parvula</i> | <i>R. tumida</i> | <i>R. velilla</i> |
|---------------------|------------------|------------------|--------------------|---------------------|--------------------|-------------------|--------------|---------------------|----------------|-------------------|------------------|-------------------|
| <i>R. aeneus</i>    | 1                | 0.0088           | 0.0029             | 0.0035              | 0.0185             | 0.0012            | 0.0031       | 0.0241              | 0.0032         | 0.0060            | 0.0013           | 0.0001            |
| <i>R. alleni</i>    | 0.0692           | 1                | 0.1801             | 0.3001              | 0.6247             | 0.1911            | 0.2079       | 0.7094              | 0.0508         | 0.0776            | 0.0577           | 0.0325            |
| <i>R. bickhami</i>  | 0.0474           | 0.3387           | 1                  | 0.1076              | 0.1515             | 0.2481            | 0.3969       | 0.2367              | 0.0401         | 0.0494            | 0.2065           | 0.2743            |
| <i>R. genowaysi</i> | 0.0408           | 0.3548           | 0.1574             | 1                   | 0.1481             | 0.3360            | 0.1115       | 0.1889              | 0.1159         | 0.0997            | 0.0982           | 0.0872            |
| <i>R. gracilis</i>  | 0.1112           | 0.7123           | 0.3169             | 0.2131              | 1                  | 0.1016            | 0.1538       | 0.6554              | 0.0407         | 0.0744            | 0.0541           | 0.0166            |
| <i>R. hussoni</i>   | 0.0272           | 0.3940           | 0.2911             | 0.5271              | 0.2488             | 1                 | 0.2339       | 0.1653              | 0.0406         | 0.0429            | 0.1926           | 0.2767            |
| <i>R. io</i>        | 0.0458           | 0.4517           | 0.6177             | 0.2210              | 0.3572             | 0.3122            | 1            | 0.2145              | 0.0430         | 0.0810            | 0.3152           | 0.3591            |
| <i>R. minutilla</i> | 0.1448           | 0.8025           | 0.4195             | 0.2546              | 0.7184             | 0.3414            | 0.4519       | 1                   | 0.0469         | 0.0909            | 0.0685           | 0.0381            |
| <i>R. mira</i>      | 0.0502           | 0.1009           | 0.0456             | 0.1692              | 0.1001             | 0.0480            | 0.0561       | 0.1013              | 1              | 0.5634            | 0.2496           | 0.0065            |
| <i>R. parvula</i>   | 0.0723           | 0.1722           | 0.0712             | 0.1762              | 0.1864             | 0.0635            | 0.1136       | 0.1974              | 0.7525         | 1                 | 0.4482           | 0.0160            |
| <i>R. tumida</i>    | 0.0329           | 0.2104           | 0.4497             | 0.3097              | 0.2205             | 0.4248            | 0.4026       | 0.2396              | 0.4963         | 0.6573            | 1                | 0.4964            |
| <i>R. velilla</i>   | 0.0048           | 0.1273           | 0.5071             | 0.2694              | 0.0817             | 0.5078            | 0.4371       | 0.1431              | 0.0168         | 0.0251            | 0.6877           | 1                 |

3. 1 Matriz de métricas D (diagonal superior) e I (diagonal inferior) de las distancias ambientales de Broennimann.

| Especie             | <i>R. aeneus</i> | <i>R. alleni</i> | <i>R. bickhami</i> | <i>R. genowaysi</i> | <i>R. gracilis</i> | <i>R. hussoni</i> | <i>R. io</i> | <i>R. minutilla</i> | <i>R. mira</i> | <i>R. parvula</i> | <i>R. tumida</i> | <i>R. velilla</i> |
|---------------------|------------------|------------------|--------------------|---------------------|--------------------|-------------------|--------------|---------------------|----------------|-------------------|------------------|-------------------|
| <i>R. aeneus</i>    | -                | 0.257            | 0.376              | 0.405               | 0.287              | 0.475             | 0.386        | 0.188               | 0.495          | 0.396             | 0.455            | 0.534             |
| <i>R. alleni</i>    | 0.217            | -                | 0.207              | 0.039               | 0.059              | 0.089             | 0.168        | 0.029               | 0.306          | 0.277             | 0.297            | 0.168             |
| <i>R. bickhami</i>  | 0.396            | 0.207            | -                  | 0.217               | 0.188              | 0.178             | 0.108        | 0.178               | 0.396          | 0.445             | 0.059            | 0.079             |
| <i>R. genowaysi</i> | 0.445            | 0.069            | 0.237              | -                   | 0.178              | 0.099             | 0.297        | 0.178               | 0.346          | 0.207             | 0.039            | 0.326             |
| <i>R. gracilis</i>  | 0.207            | 0.029            | 0.237              | 0.188               | -                  | 0.297             | 0.158        | 0.019               | 0.366          | 0.366             | 0.227            | 0.386             |
| <i>R. hussoni</i>   | 0.574            | 0.118            | 0.168              | 0.069               | 0.316              | -                 | 0.118        | 0.326               | 0.524          | 0.495             | 0.029            | 0.108             |
| <i>R. io</i>        | 0.475            | 0.247            | 0.089              | 0.217               | 0.287              | 0.138             | -            | 0.247               | 0.396          | 0.465             | 0.059            | 0.039             |
| <i>R. minutilla</i> | 0.267            | 0.019            | 0.207              | 0.108               | 0.039              | 0.207             | 0.267        | -                   | 0.415          | 0.366             | 0.277            | 0.336             |
| <i>R. mira</i>      | 0.524            | 0.227            | 0.445              | 0.188               | 0.415              | 0.554             | 0.386        | 0.425               | -              | 0.009             | 0.019            | 0.504             |
| <i>R. parvula</i>   | 0.336            | 0.277            | 0.544              | 0.267               | 0.376              | 0.425             | 0.534        | 0.436               | 0.009          | -                 | 0.029            | 0.524             |
| <i>R. tumida</i>    | 0.544            | 0.267            | 0.059              | 0.099               | 0.188              | 0.059             | 0.079        | 0.257               | 0.039          | 0.069             | -                | 0.009             |
| <i>R. velilla</i>   | 0.534            | 0.198            | 0.138              | 0.306               | 0.485              | 0.108             | 0.029        | 0.405               | 0.683          | 0.574             | 0.009            | -                 |

3. 2 Matriz del análisis de similitud de nicho para la métrica D. Valores de  $p < 0.05$  se rechaza la hipótesis y las especies son más similares que lo esperado.

| Especie             | <i>R. aeneus</i> | <i>R. alleni</i> | <i>R. bickhami</i> | <i>R. genowaysi</i> | <i>R. gracilis</i> | <i>R. hussoni</i> | <i>R. io</i> | <i>R. minutilla</i> | <i>R. mira</i> | <i>R. parvula</i> | <i>R. tumida</i> | <i>R. velilla</i> |
|---------------------|------------------|------------------|--------------------|---------------------|--------------------|-------------------|--------------|---------------------|----------------|-------------------|------------------|-------------------|
| <i>R. aeneus</i>    | -                | 1                | 1                  | 1                   | 1                  | 1                 | 1            | 1                   | 1              | 1                 | 1                | 1                 |
| <i>R. alleni</i>    | 1                | -                | 0.228              | 0.446               | 0.039              | 0.693             | 0.921        | 0.0099              | 0.921          | 1                 | 1                | 0.941             |
| <i>R. bickhami</i>  | 1                | 0.339            | -                  | 0.396               | 0.713              | 0.139             | 0.188        | 0.307               | 0.366          | 0.416             | 0.376            | 0.624             |
| <i>R. genowaysi</i> | 1                | 0.733            | 0.683              | -                   | 0.693              | 0.139             | 0.366        | 0.257               | 0.267          | 0.248             | 0.366            | 0.743             |
| <i>R. gracilis</i>  | 1                | 0.139            | 0.723              | 0.832               | -                  | 0.723             | 0.743        | 0.059               | 0.95           | 0.911             | 0.99             | 0.802             |
| <i>R. hussoni</i>   | 1                | 0.574            | 0.238              | 0.109               | 0.673              | -                 | 0.307        | 0.287               | 0.743          | 0.752             | 0.614            | 0.772             |
| <i>R. io</i>        | 1                | 0.911            | 0.168              | 0.703               | 0.802              | 0.505             | -            | 0.673               | 0.941          | 1                 | 0.99             | 0.208             |
| <i>R. minutilla</i> | 1                | 0.0099           | 0.317              | 0.485               | 0.079              | 0.149             | 0.644        | -                   | 0.921          | 0.842             | 0.96             | 0.614             |
| <i>R. mira</i>      | 1                | 1                | 0.95               | 0.465               | 0.99               | 0.97              | 1            | 0.96                | -              | 0.248             | 0.584            | 0.941             |
| <i>R. parvula</i>   | 1                | 1                | 1                  | 0.624               | 1                  | 1                 | 1            | 1                   | 0.248          | -                 | 1                | 0.782             |
| <i>R. tumida</i>    | 1                | 1                | 0.376              | 0.376               | 0.99               | 0.574             | 1            | 0.96                | 0.584          | 1                 | -                | 0.089             |
| <i>R. velilla</i>   | 1                | 0.98             | 0.604              | 0.762               | 0.861              | 0.782             | 0.267        | 0.663               | 0.98           | 1                 | 0.089            | -                 |

3. 3 Matriz del análisis de equivalencia de nicho (métrica D diagonal superior, I diagonal inferior). Valores de  $P < 0.05$  se rechaza la hipótesis y las especies son equivalentes.