

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/360309502>

DESMODUS ROTUNDUS – BIOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO

Chapter · January 2022

DOI: 10.37885/220308371

CITATIONS

0

READS

72

9 authors, including:



Karin Scheffer

Secretariat of Health, Sao Paulo

131 PUBLICATIONS 393 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Keila Iamamoto Nogi

Instituto Pasteur de São Paulo

50 PUBLICATIONS 221 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Enio Mori

Secretariat of Health, Sao Paulo

88 PUBLICATIONS 443 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Karen Asano

University of São Paulo

54 PUBLICATIONS 162 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Silenciamento gênico pós-transcricional por interferência por RNA (RNAi) como terapia antiviral para a raiva [View project](#)



RT-PCR em tempo real (RT-qPCR) para diagnóstico antemortem de raiva humana [View project](#)

Desmodus rotundus – biología y comportamiento

| **Karin Corrêa Scheffer**
Instituto Pasteur

| **Rodrigo Fernandes de Barros**
Instituto Pasteur

| **Keila Iamamoto**
Instituto Pasteur

| **Enio Mori**
Instituto Pasteur

| **Karen Miyuki Asano**
Instituto Pasteur

| **Jonas Yoshitaka de Oliveira Lima**
Instituto Pasteur

| **Andrea Isabel Estevez Garcia**
Médica Veterinaria

| **Rene dos Santos Cunha Neto**
Instituto Pasteur

| **Willian de Oliveira Fahl**
Instituto Pasteur

RESUMEN

El murciélago hematófago *Desmodus rotundus* tiene un papel preponderante como especie transmisora del virus de la rabia en América Latina, por tal razón este artículo se propuso hacer una revisión sobre aspectos de su anatomía, fisiología, etología e inmunología, procurando una conexión entre dichas características y su influencia potencial o comprobada en el éxito de los programas de control de esta zoonosis. También se hace una descripción detallada de aspectos morfológicos esenciales para su correcta identificación, evitando así la eliminación innecesaria de otras especies de quirópteros benéficas para el ecosistema. La información aquí compilada es de interés para quienes trabajan precisamente en los programas oficiales de control poblacional de esta especie en toda América Latina.

Palabras-clave: Murciélagos, Hematófagos, Biología, Comportamiento, *Desmodus rotundus*.

■ INTRODUCCIÓN

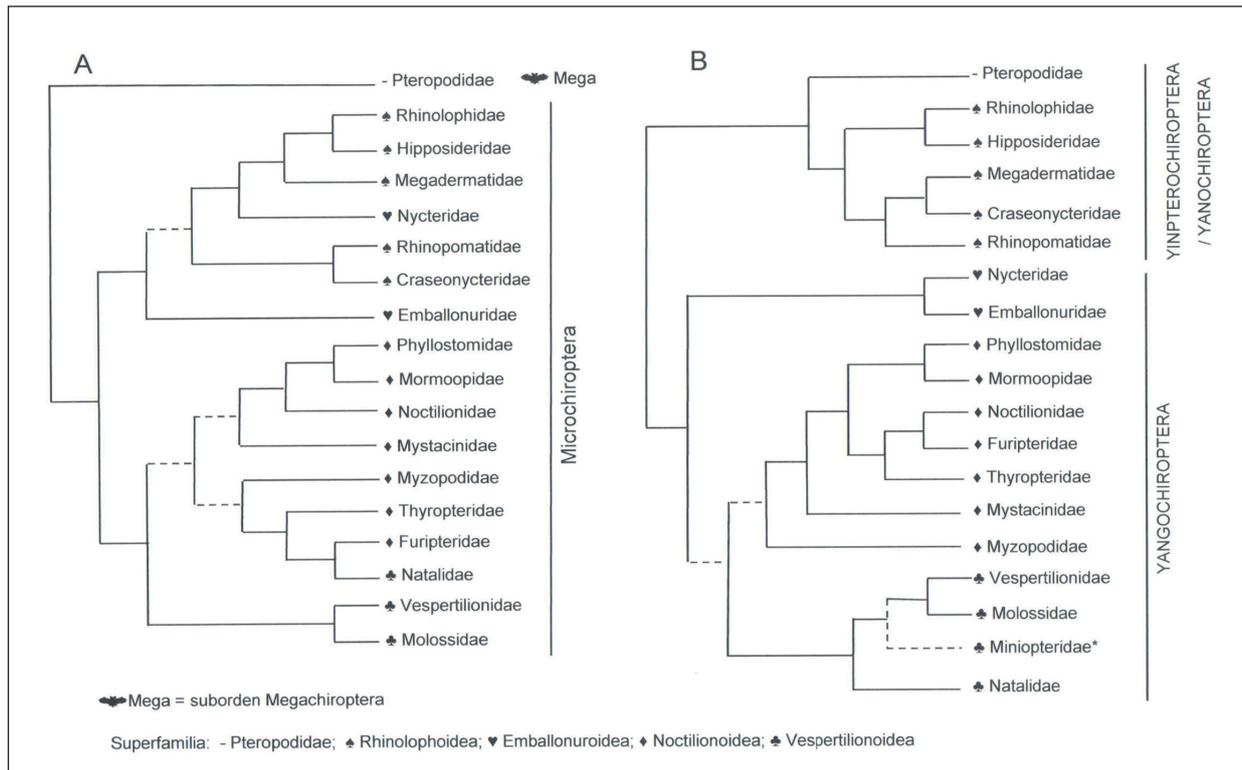
Los mamíferos despiertan gran curiosidad en las personas, debido a su diversidad, belleza, utilidad, así como posibles problemas y enfermedades que pueden causar. Dentro de la clase taxonómica *Mammalia* (mamíferos), el orden *Chiroptera*, es uno de los más llamativos por presentar estructuras anatómicas especializadas que permiten vuelo verdadero.

Este orden es el segundo en diversidad, agrupando alrededor de 1200 especies existentes (SIMMONS, 2005), lo cual representa aproximadamente un cuarto de la diversidad total de mamíferos en el mundo (21%). Presenta distribución mundial, ausente únicamente en las regiones polares y algunas islas oceánicas. Gran parte de las especies de murciélagos habitan regiones tropicales y subtropicales, aunque pueden ser encontrados en regiones de clima templado. Son animales longevos, viven en colonias cuyo tamaño varía, de pocos a millares de individuos, dependiendo de la especie y raramente son solitarios (NOWAK, 1991).

De acuerdo con las características morfológicas, el orden *Chiroptera* es dividido tradicionalmente en dos subordenes: *Megachiroptera* y *Microchiroptera* (Figura 1A).

Los megaquirópteros, también conocidos como zorros voladores, son encontrados exclusivamente en el Viejo Mundo, generalmente viviendo en grandes colonias, en árboles, en África, Asia y Oceanía. Conforman una única familia, la *Pteropodidae*, cuyas especies son frugívoras o nectarívoras, al carecer de ecolocalización laríngea, se valen de pistas visuales y olfativas para el forrajeo (SIMMONS & GEISLER, 1998). Dentro de esta familia se destaca el género *Rousettus*, cuyos individuos presentan un segundo tipo de ecolocalización, mediante chasquidos producidos con la lengua (HOLLAND *et al.*, 2004).

Figura 1. Clasificación filogenética del orden *Chiroptera*. A) Clasificación filogenética basada en características morfológicas y fisiológicas; B) Clasificación filogenética basada en evidencias moleculares.



* Autores sugieren que el género *Miniopterus* sea ascendido al estatus de Familia (*Miniopteridos*) (adaptado de JONES; TEELING, 2006; GUTIERREZ; HELGEN, 2013).

En el suborden de los microquirópteros, existen 17 familias organizadas en cuatro superfamilias *Rhinolophoidea* (*Rhinolophidae*, *Rhinopomatidae*, *Megadermatidae*, *Craseonycteridae* e *Hipposideridae*); *Emballonuroidea* (*Emballonuridae* y *Nycteridae*); *Noctilionoidea* (*Phyllostomidae*, *Noctilionidae*, *Mormoopidae*, *Thyropteridae*, *Furipteridae*, *Mystacinidae* y *Myzopodidae*) y *Vespertilionoidea* (*Vespertilionidae*, *Molossidae* y *Natalidae*) (JONES *et al.*, 2002; TEELING *et al.*, 2005; WILSON & MITTERMEIER, 2019). Los microquirópteros están ampliamente distribuidos en el mundo, presentan ecolocalización laríngea, utilizada tanto para el vuelo como para el forrajeo (ALTRINGHAM, 2011). Son principalmente insectívoros a pesar de presentar grupos con hábitos alimenticios diversificados: frugívoros (frutas), nectarívoros (néctar y polen), granívoros (semillas y granos), herbívoros (brotes de plantas, partes de flores), carnívoros (pequeños vertebrados, sapos, lagartos, murciélagos), piscívoros (peces), omnívoros y hematófagos (sangre) (GARDNER, 1977).

Durante mucho tiempo existieron controversias sobre el monofiletismo del orden *Chiroptera*. Algunos estudios sugerían que los megaquirópteros estaban más relacionados con lémures que con los microquirópteros (PETTIGREW, 1986), sin embargo, estudios moleculares rechazan esta hipótesis y apoyan el monofiletismo (SIMMONS & GEISLER, 1998; TEELING, 2000; JONES *et al.*, 2002; TEELING, 2002; TEELING *et al.*, 2005; WILSON & MITTERMEIER, 2019).

La clasificación actual del orden *Chiroptera*, basado en inferencias filogenéticas, no validó la separación de los murciélagos en *Microchiroptera* y *Megachiroptera*. Estudios paleontológicos y filogenéticos basados en las secuencias de ADN nuclear y mitocondrial, incluyendo miembros de todas las familias de quirópteros existentes, demostraron que el suborden *Microchiroptera* no es monofilético, pues algunos murciélagos con capacidad de ecolocalización están más relacionados con los del suborden *Megachiroptera*, estableciendo por lo tanto, una nueva clasificación filogenética (TEELLING, 2002; VAN DEN BUSSCHE & HOOFFER, 2004; TEELLING *et al.*, 2005; WILSON & MITTERMEIER, 2019).

En concordancia con esta clasificación, la super familia Rhinolophoidea (compuesta por las familias *Rhinolophidae*, *Hipposideridae*, *Megadermatidae*, *Craseonycteridae* y *Rhinopomatidae*), antiguamente clasificada dentro de los microquirópteros, mostró ser un grupo más emparentado con los zorros voladores. De esta manera, los miembros de la superfamilia *Rhinolophoidea* y de la familia *Pteropodidae*, son actualmente agrupados en el suborden *Yinpterochiroptera*. Las 12 familias restantes están incluidas en el suborden *Yangochiroptera* (Figura 1B) (JONES & TEELLING, 2006).

Los murciélagos hematófagos conforman la familia *Phyllostomidae*, subfamilia *Desmodontinae* e incluye tres especies: *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810), *Diphylla ecaudata* Spix, 1823 y *Diaemus youngi* (Jentink, 1893). Las especies *D. ecaudata* y *D. youngi* se alimentan preferiblemente de sangre de aves, mientras que *D. rotundus*, siendo altamente versátil para explorar fuentes de alimento, llega a alimentarse de la sangre de otros mamíferos, incluyendo animales domésticos, principalmente bovinos. En este hecho radica la importancia de esta última especie en la epidemiología del virus de la rabia en América Latina (GERMANO *et al.*, 1992, FERNANDES *et al.*, 2013, VAN DE VUURST *et al.*, 2022).

El presente artículo pretende realizar una revisión amplia sobre aspectos claves de la biología y comportamiento de *D. rotundus*, procurando relacionar este conocimiento con las implicaciones prácticas en la elaboración de programas de control de enfermedades zoonóticas principalmente el virus de la rabia. A través de la compilación de información actualizada se muestra como la epidemiología de dicha enfermedad guarda estrecha interacción con factores como el comportamiento social, metabolismo y sistema inmunológico de su huésped. Se habla también de aspectos morfológicos y anatómicos esenciales para la correcta identificación del murciélago vampiro, evitando la eliminación innecesaria de otras especies de quirópteros benéficas para el ecosistema. Por tal razón, esta información en su conjunto es de interés para quienes trabajan precisamente en los programas de control poblacional de esta especie en toda América Latina.

■ **DESMODUS ROTUNDUS**

DISTRIBUCIÓN

Es una especie cosmopolita con amplia distribución en toda América del Sur y Central (GREENHALL *et al.*, 1983; WILSON & MITTERMEIER, 2019; HILAIRE *et al.*, 2019), en altitudes que van desde el nivel del mar hasta más de los 3.000 metros (ARELLANO-SOTA, 1988). Siendo encontrado desde el norte de México (27° N latitud norte), extendiéndose por América del Sur a lo largo de la Costa del Océano Pacífico en Chile hasta Uruguay y en la Costa del Océano Atlántico alcanzando el extremo sur de Brasil (33° S latitud sur) (GREENHALL, 1972; WILSON & MITTERMEIER, 2019; HILAIRE *et al.*, 2019), por lo tanto abarca el continente americano, desde Sonora, Nuevo León y Tamaulipas en México, Isla Margarita en Venezuela, Bolivia, Norte de Chile, Brasil, Paraguay, Uruguay, hasta el norte de Argentina (PERACCHI *et al.*, 2006), no siendo registrada su presencia en las islas Antillas con excepción de Trinidad (GREENHALL, 1972) (Figura 2). *Desmodus rotundus* es endémico del Neotrópico, donde ocurre desde el norte México, a través de toda América Central y en la mayor parte de América del Sur (WILSON & MITTERMEIER, 2019; HILAIRE *et al.*, 2019). Se reconocen dos subespecies: *D. r. rotundus* (Trinidad y Tobago, Colombia, Venezuela, las Guayanas, Ecuador, Perú, Brasil, Bolivia, Paraguay, Argentina, Uruguay y Chile central) y *D. r. murinus* (México, América Central, norte y oeste de Colombia y vertientes occidentales de los Andes en Ecuador y Perú) (WILSON & MITTERMEIER, 2019; VAN DE VUURST *et al.*, 2022).

Según MISTRY & MORENO-VALDEZ (2008), los límites de distribución geográfica de esta especie, al norte y el sur de América están demarcados por las temperaturas mínimas de invierno, puesto que, en temperaturas inferiores a 10°C, la ingestión de sangre disminuye drásticamente, siendo un factor crítico para su sobrevivencia. Esta estricta limitación fisiológica hace de *D. rotundus* un excelente modelo para el estudio del impacto del calentamiento global en especies animales. Las predicciones mediante modelos matemáticos indican que para el año 2080 las temperaturas promedio a lo largo de la frontera entre Texas y México incrementarían de 1.7 a 2.8°C, lo que permitirá la ampliación del territorio de *D. rotundus* a nuevas áreas hacia el norte de México y el sur de los Estados Unidos, posiblemente llegando hasta los estados de Louisiana, Arizona y California. Esto significa un aumento de 260.000 km cuadrados; de hecho, recientes reportes anecdóticos han informado la presencia de *D. rotundus* en locales más allá de las regiones predichas y aún en alturas superiores a las usuales en regiones montañosas de México. Sin embargo, según LEE *et al.* (2012), estas predicciones se basan en modelos que carecen de exactitud por ignorar la densidad poblacional del ganado, que es su principal fuente de alimento. Esto ya

había sido expuesto DELPIETRO *et al.* (1992), comprobando que la densidad poblacional del murciélago vampiro duplica en ecosistemas donde hay producción de bovinos, cuando se compara con ecosistemas no intervenidos. LEE *et al.* (2012), combinaron la distribución potencial actual de *D. rotundus* con la densidad de bovinos para identificar cuáles serían las áreas de mayor riesgo para la presentación brotes de rabia en el ganado, realizando predicciones para los años 2030, 2050 y 2080. Los resultados indicaron alta adecuación de los hábitats para alojar *D. rotundus*, en la mayor parte del territorio de México y América Central, así como porciones de Venezuela, Guyana, altiplanicies brasileñas, occidente del Ecuador, norte de Argentina, oriente Andino en los territorios de Perú, Bolivia y Paraguay, incluyendo nuevas áreas dentro de la Guyana Francesa, Surinam y Colombia. A pesar de la aparente expansión del territorio de esta especie, es poco probable que conquiste el sur de los estados unidos, debido a los cambios de temperatura ambiente con cada estación.

Figura 2. Distribución geográfica del murciélago hematófago *Desmodus rotundus*.



CARACTERÍSTICAS GENERALES

El murciélago *Desmodus rotundus*, es popularmente conocido como vampiro común, es la especie hematófaga de mayor frecuencia, siendo abundantemente estudiada por estar

asociada a la transmisión del virus de la rabia a los herbívoros en América Latina y Central y por alimentarse preferiblemente de la sangre de mamíferos (GREENHALL *et al.*, 1983; TADDEI, 1983; FLORES-CRESPO & ARELLANO-SOTO, 2017).

A diferencia de otros mamíferos, el murciélago vampiro posee un estómago tubular y el tracto gastrointestinal tiene forma de "T", con gran capacidad de distensión. Adicionalmente, por ser una especie estrictamente hematófaga, su hábito alimenticio exige una enorme capacidad integradora del cerebro, siendo el neocórtex y el cerebelo las áreas más desarrolladas cuando se compara con otras especies de murciélagos (BERNARD, 2005; SCHEFFER *et al.*, 2011).

En general, *D. rotundus* tiene el cuerpo cubierto de pelos densos, cortos, de textura suave, con coloración pardo-ferruginosa en la parte dorsal del cuerpo y gris claro en la parte ventral, pero dependiendo de la región o del refugio puede exhibir otras coloraciones, variando en tonos rojizos, dorados o anaranjados (BERNARD, 2005), aunque existen registros de individuos albinos en el nordeste, sudeste y sur del Brasil (UIEDA *et al.*, 2002).

La longitud total del cuerpo varía entre 69 y 90 mm, antebrazo de 52 a 63 mm y envergadura entre 0,35 y 0,40 m (GREENHALL, 1972). El peso varía entre 25 y 40 gramos, las hembras son de mayor tamaño y más pesadas que los machos (GREENHALL *et al.*, 1983). Pueden ser considerados de porte mediano, comparado con las demás especies de este grupo de mamíferos que se encuentran en Brasil (SODRÉ, 2010).

Las orejas son relativamente pequeñas, separadas y puntiagudas (GREENHALL *et al.*, 1983). Los ojos son grandes, sin embargo, son menores que los de otras especies hematófagas. El labio inferior posee un surco mediano en forma de "V", que facilita el proceso de alimentación (GREENHALL *et al.*, 1983; SODRÉ, 2010; SCHEFFER *et al.*, 2011).

El murciélago *D. rotundus* posee un pulgar largo, siendo el mayor de todas las demás especies, con tres callosidades bien desarrolladas en la superficie ventral (VIZOTTO & TADDEI, 1973). Este pulgar es usado para apoyarse con las alas cerradas, permitiéndole caminar adoptando posición cuadrúpeda cuando está en el suelo (GREENHALL, 1972). Esta característica también le concede un comportamiento ágil y versátil, posibilitando caminar verticalmente u horizontalmente, correr y saltar con gran facilidad cuando se le compara a otros murciélagos (Figura 3) (DALQUEST, 1955; TURNER, 1975; ALTENBACH, 1988; RISKIN & HERMANSON, 2005; RISKIN *et al.*, 2006).

La membrana interfemoral es estrecha, rudimentaria, presentando pelos cortos distribuidos en la superficie dorsal. El hueso calcáneo, que está localizado en la superficie lateral de los pies es reducido y se asemeja a una pequeña verruga (SODRÉ, 2010).

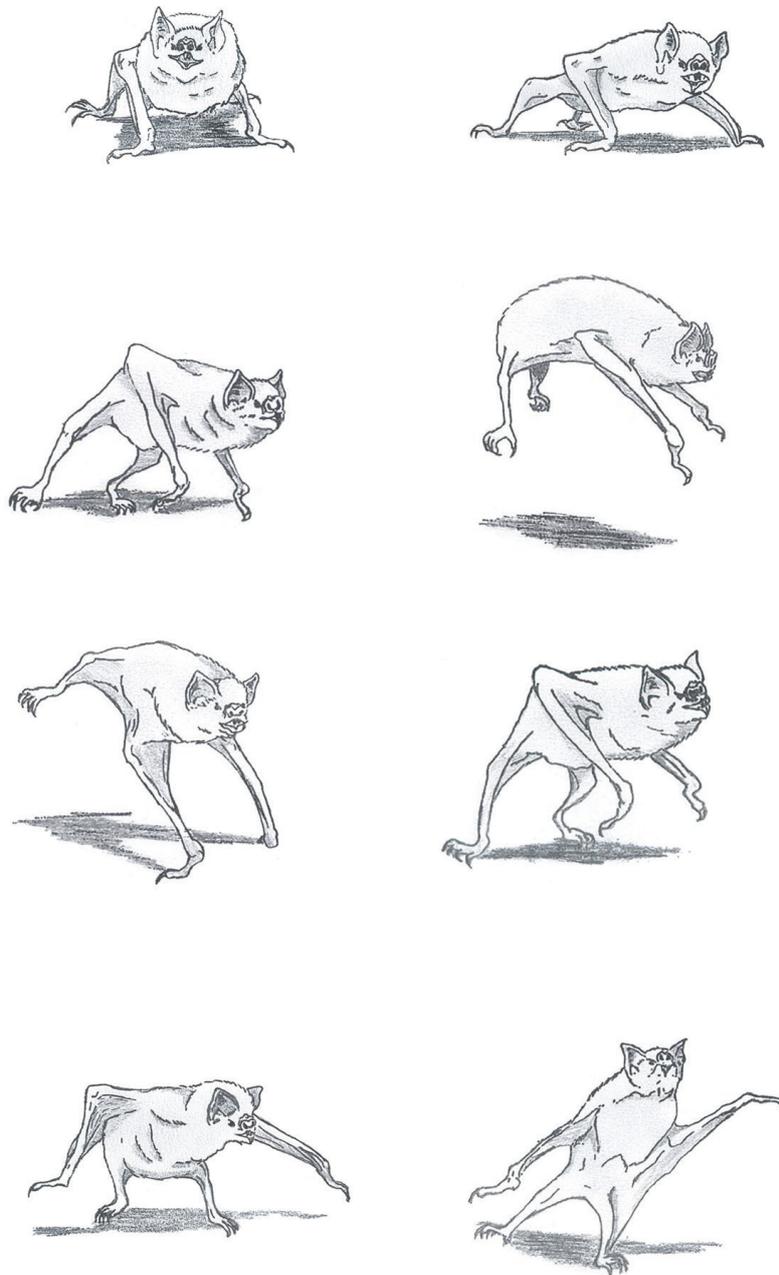
Posee fórmula dental con incisivos 1/2, caninos 1/1, premolar 1/2 y molar 1/1, totalizando 20 dientes. Estos incisivos superiores son cortantes y más anchos que los caninos

proyectados hacia adelante, con puntas triangulares agudas y borde posterior cóncavo. Los incisivos inferiores no tienen más de dos lóbulos. Los caninos superiores e inferiores son anchos, puntiagudos y cortantes en el borde posterior (WILKINSON, 1986).

Presentan dos surcos longitudinales en el área inferior de la lengua y al tomar sangre, los bordes laterales de la lengua se doblan hacia abajo de tal manera que la superficie queda convexa, formando un tubo que les permite succionar la sangre (MAYEN, 2003; KWON Y GARDNER, 2008). Con leves movimientos de entrada y salida de la lengua se forma un vacío parcial en la cavidad bucal, haciendo fluir la sangre por los surcos longitudinales del área inferior de la lengua, pasando por el área superior, en el fondo de la boca. En este punto la sangre es deglutida (WILKINSON, 1986).

Esta especie no tolera climas fríos, no es encontrada en lugares cuya temperatura promedio sea inferior a 10°C en el mes más frío del año (GREENHALL *et al.*, 1983). No hibernan, sin embargo el consumo alimenticio y la actividad muscular aumentan cuando se exponen a temperaturas entre 3 y 5°C (WIMSATT & GUERRIERE, 1962). Los murciélagos hematófagos tienen una capacidad termorreguladora inconstante. Cuando la temperatura ambiental disminuye, la temperatura corporal se mantiene normalmente entre 33 y 37°C mediante el aumento de la actividad motora. Si la temperatura corporal llega a los 20°C, no son capaces de incrementar la temperatura nuevamente (WIMSATT & GUERRIERE, 1962). Son también muy sensibles a altas temperaturas, de forma que la exposición entre 37 y 38°C puede ser letal (GREENHALL *et al.*, 1983).

Figura 3. Esquema de la capacidad locomotora característica de los murciélagos hematófagos, única entre los murciélagos. Habilidad de permanecer en pie (cuando ejecuta el despegue a partir del suelo), saltos laterales, saltos para adelante y para atrás con gran agilidad. De esta forma, pueden aproximarse a las víctimas sin ser notados o evitarlas.



(Ilustración de Willian Fahl, adaptado de BRASS, 1994).

ALIMENTACIÓN

Esta especie se alimenta de la sangre de mamíferos, entre ellos, los animales domésticos, son la primera opción dejando las especies silvestres de lado (GREENHALL, 1970; TURNER, 1975). Tienen preferencia por los bovinos, caballos, cabras, porcinos, aves, ovinos, perros y seres humanos, supuestamente en este orden (GOOGWIN & GREENHALL, 1961; BOBROWJEC *et al.* 2015).

Esta selección alimenticia les permite una mejor adaptación a la presa, favoreciendo un aumento en las poblaciones de vampiros en las áreas que poseen rebaños de herbívoros (DELPIETRO *et al.*, 1993).

Estudios muestran que los murciélagos hematófagos mantenidos en cautiverio se alimentan de reptiles y anfibios, incluyendo serpientes, lagartos, cocodrilos, tortugas y sapos. Además de estas especies, *D. rotundus* en cautiverio puede alimentarse de otras especies silvestres, incluyendo armadillos, puercoespines, búfalos, focas, coatíes, ocelotes, mapaches, mofetas, ratas de caverna, coyotes, halcones y otras aves (ACHA, 1981).

También fueron observados alimentándose de otras especies de murciélagos, existiendo un relato de captura de un murciélago de la especie *Sturnira lilium* que presentaba una mordida en el dorso con características que sugerían que había sido atacado por un murciélago vampiro (CONSTANTINE *et al.*, 1968; LORD *et al.*, 1973).

Una variedad de factores puede influenciar las preferencias alimenticias del murciélago vampiro. Estas incluyen: disponibilidad, vulnerabilidad, accesibilidad, abundancia, grado de domesticación o alguna característica particular de tamaño, olor o color de la presa. Se piensa que el sentido del gusto no es un factor importante en la selección de las mismas (THOMPSON, 1982).

Por ser animales altamente especializados, que se alimentan obligatoriamente de la sangre de homeotermos, presentan adaptaciones relacionadas a la hematofagia, siendo las más notables: reducción del número y tamaño de los dientes molares y premolares y el gran desarrollo de los incisivos superiores internos que poseen forma triangular, terminación puntiaguda y márgenes cortantes extendidas posterior y lateralmente (TADDEI, 1983; FERNANDEZ *et al.*, 1998).

Debido a la forma de los dientes, en el momento de la mordedura son retirados pequeños fragmentos de piel y tejido de la presa en forma de “U”, para la obtención del alimento. El corte mide menos de 5 mm de diámetro y de 1 a 5 mm de profundidad, llegando a romper pequeños vasos.

Para evitar el problema de coagulación mientras se alimentan, los murciélagos hematófagos disponen en su saliva, de proteínas que retardan este proceso (SODRÉ, 2010). Una proteína inhibe la formación del tapón plaquetario, retardando su agregación en el lugar de la lesión vascular. Una segunda proteína parece inhibir la cascada de coagulación impidiendo la activación del factor XI que permite su transformación a factor XIA. Finalmente, un grupo de cuatro sustancias fibrinolíticas potentes tiene la función de quebrar cualquier deposición de fibrina o formación de coágulo. Los activadores de plasminógeno son usualmente referidos como desmoquinasa, conocidos también como activador de plasminógeno de la saliva de murciélago vampiro (*vampire bat salivary plasminogen activator* - Bat-PA) o activador

del plasminógeno de la saliva de *Desmodus* (*Desmodus salivary plasminogen activator - DSPA*) (BRASS, 1994).

El sentido olfatorio parece tener importancia en la localización y selección de la presa (SCHMIDT, 1978). Por lo tanto, *D. rotundus* puede localizar las áreas de reposo del ganado bovino y equino (establos y pasturas) por el olor del estiércol y posteriormente encontrar la presa orientándose de manera visual. Esta especie es capaz de detectar visualmente una vaca a por lo menos 130m de distancia (TURNER, 1975).

Antes de alimentarse *D. rotundus* hace un “vuelo de reconocimiento” alrededor del ganado en lugares abiertos. Se cree que estos vuelos son un comportamiento de ambientación en el cual los murciélagos examinan y escogen sus presas (SAZIMA, 1978).

Un factor importante en la selección de las presas es la accesibilidad de las mismas. *D. rotundus* escoge y ataca los animales de temperamento dócil y que duermen en la periferia del rebaño (TURNER, 1975; SAZIMA, 1978).

Estos murciélagos tienen la capacidad de detectar emisiones de calor infrarrojo (KURTEN & SCHMIDT, 1982). Poseen un sensor de calor, conformado por pequeñas fosas aisladas térmicamente (órgano de Jacobson o vomeronasal), situadas en el hocico del animal, las cuales ayudan a detectar puntos más calientes, como los lugares donde los vasos sanguíneos están más próximos de la superficie de la piel y con seguridad facilitan la ubicación del mejor lugar para morder la presa (TURNER, 1975; BERNARD, 2005).

La aproximación de *D. rotundus* a sus presas puede ser efectuada de dos maneras: aterrizaje directo sobre el cuerpo de la presa o sobre el suelo próximo a ella (UIEDA, 1996). El modo de aproximación determina los lugares escogidos del cuerpo de la víctima para obtener la sangre (UIEDA, 1996). La reacción de los animales a la proximidad de los murciélagos generalmente ocurre cuando estos aterrizan directamente en el cuerpo, el ganado reacciona con movimientos de la cabeza, cola y musculatura de la piel (CRESPO *et al.*, 1961). Durante el acercamiento a la presa *D. rotundus* tiene actitud sigilosa ante cualquier reacción de la víctima. Ante cualquier señal de peligro se aparta del lugar hasta que el riesgo cese o bien abandona la presa y busca otra más accesible (UIEDA, 1996). *D. rotundus* puede gastar cerca de 40 minutos para escoger un lugar del cuerpo de la presa antes de morderla (GREENHALL, 1972).

Al alimentarse, este murciélago prefiere las extremidades corporales: orejas, cuello, región anal, vulva, pezones, hocico, cola entre otras regiones desprovistas de pelo (GREENHALL *et al.*, 1983). La piel de la presa es perforada con los dientes incisivos afilados dejando una herida característica.

Un murciélago puede ingerir entre 15 y 25 mL de sangre a partir de una presa, siendo que un animal puede ser atacado por varios murciélagos en la misma noche (CONSTANTINE,

1979). El tiempo necesario para la alimentación depende de las reacciones de la víctima. *D. rotundus* puede gastar aproximadamente 30 minutos, llegando eventualmente a completar una hora (UIEDA, 1982; SODRÉ, 2010).

Mientras el murciélago se alimenta, se observa eliminación de orina, lo cual puede ser un mecanismo para vaciar rápidamente el estómago, posibilitando mayor consumo de alimento o mayor facilidad de alzar el vuelo durante el forrajeo en caso de ser necesario (UIEDA, 1996).

Pueden reabrir heridas hechas en noches anteriores, pues este procedimiento es efectuado en pocos minutos, disminuyendo el tiempo para la presentación de eventuales riesgos durante el forrajeo como coces o mordidas (GREENHALL *et al.*, 1983).

Por el hecho de tener hábito alimenticio exclusivamente hematófago *D. rotundus*, a pesar de no constituir un peligro para los animales de mayor porte una vez que la pérdida de sangre no es crítica, causa daños a estos animales por eventuales infecciones de las heridas con el desarrollo de miasis y transmisión de enfermedades. Las enfermedades más importantes son tripanosomosis, conocida como el “mal de caderas”, causado por *Trypanosoma evansi* y la rabia (GREENHALL *et al.*, 1983). Esta última enfermedad mencionada, desde 2020, está incluida en la hoja de ruta 2021-2030 de la Organización Mundial de la Salud como enfermedad zoonótica, y requiere la coordinación de estrategias de mitigación a niveles regionales, nacionales y globales (VERA, 2020). Las pérdidas económicas directas e indirectas causadas por la rabia en herbívoros transmitida por *D. rotundus* son notables (MAYEN, 2003; FLORES-CRESPO & ARELLANO-SOTO, 2017; ROCHA & DIAS, 2020).

REFUGIOS

Los murciélagos hematófagos son noctívagos, normalmente se abrigan en refugios oscuros y húmedos (TADDEI, 1983) que presentan condiciones ambientales de temperatura promedio entre 21 y 28 °C con humedad relativa mayor o igual a 45% (ARELLANO-SOTA, 1988).

Viven en colonias pequeñas (GREENHALL *et al.*, 1983) con aproximadamente 10 a 50 individuos; agrupamientos con 100 o más murciélagos pueden ser observados principalmente en regiones serranas con muchas cavernas, donde el control de sus poblaciones no es realizado con regularidad (UIEDA, 1996). En algunas áreas es posible encontrar colonias mayores con 200, 300 y eventualmente 400 individuos (UIEDA *et al.*, 2002).

El número de animales por colonia puede estar relacionado con la disponibilidad de alimento, espacio y condiciones climáticas (ARELLANO-SOTA, 1988; FLORES-CRESPO & ARELLANO-SOTO, 2017).

Utilizan una gran variedad de refugios y pueden compartir ese espacio con cerca de otras 45 especies de murciélagos (GREENHALL *et al.*, 1983; ARELLANO-SOTA, 1988), cada especie mantiene cierta individualidad y un área de actividad (GERMANO *et al.*, 1992).

Modificaciones en las condiciones ecológicas, consecuencia de la intensa actividad humana, como deforestación, construcciones diversas que son factores que indirecta y gradualmente, actúan sobre las poblaciones de murciélagos hematófagos, determinando un aumento del número de individuos, alteración de sus hábitos alimenticios, entre otras consecuencias (TADDEI, 1983).

Se refugian en lugares de difícil acceso, en refugios naturales y artificiales, constituidos por cavernas, formas accidentadas, huecos de árboles, escondites entre rocas, túneles, carreteras, ocasionalmente debajo de puentes. A pesar de la versatilidad de *D. rotundus* para explorar variedad de refugios, existe un predominio del uso de construcciones abandonadas, este tipo de guaridas dejadas de manera no intencional por el hombre y aprovechados por los murciélagos son referenciados en la literatura como lugares de abrigo artificiales. En el Estado de São Paulo, Brasil y en diversas otras regiones de este país más de 50% de las colonias de dicha especie ha sido encontrada en estructuras como alcantarillas, galerías, minas abandonadas, hornos de carbón y casas abandonadas (UIEDA, 1996).

Los refugios diurnos son muy importantes para estos animales, pues son los lugares donde pasan la mayor parte de su ciclo vital. En estos lugares es donde reposan, se dan interacciones sociales, reproductivas y de protección contra predadores, así como de malas condiciones ambientales, lluvias y vientos (UIEDA, 1996).

Los murciélagos *D. rotundus*, también utilizan refugios nocturnos, los cuales son generalmente usados de manera temporal y están frecuentemente situados en proximidad de fuentes de alimento (UIEDA, 1982), como depósitos de maquinaria agrícola, establos, graneros, sótanos y en la vegetación vecina. Dichos lugares son usados para el descanso, ambientación y eliminación de un eventual exceso de peso en forma de orina y heces, llegando a ser utilizados antes y/o después de alimentarse (SAZIMA, 1978; UIEDA, 1992). Estos refugios pueden ser identificados durante el día por la presencia de heces frescas en el suelo y en las paredes. Debido a la presencia de deyecciones, las guaridas nocturnas son también conocidas como digestores. Su uso por *D. rotundus* varía de una región a otra y puede depender de la existencia de lugares apropiados que sean cercanos a las fuentes de alimento (SAZIMA, 1978).

Después de salir del albergue diurno, los murciélagos vuelan en busca de alimento en la noche. Los vuelos de *D. rotundus* generalmente son realizados a una altura entre 0,5 y 1,5m (GREENHALL *et al.*, 1969), una vez que sus presas son mamíferos terrestres, como el ganado bovino y equino (SAZIMA, 1978).

Normalmente forrajean en un área de 5 a 8 Km alrededor de los refugios diurnos (CRESPO *et al.*, 1961) y en ciertas regiones esta distancia puede aumentar, llegando a alcanzar 15 a 20 km (MÁLAGA-ALBA, 1954). En condiciones ambientales favorables la

actividad alimenticia de los murciélagos *D. rotundus* puede iniciar una a dos horas después de la puesta de sol y terminar una hora antes del amanecer (UIEDA, 1992), sin embargo también fue verificado que en el verano los murciélagos dejan las guaridas después de las 21 horas y en el invierno después de las 22 horas (VILLA, 1966), confirmando que los murciélagos solamente salen para el forrajeo cuando la oscuridad es completa, llegando a realizar un vuelo preliminar para verificar la luz de la luna (CRESPO *et al.*, 1961).

Estudios de actividad de los murciélagos hematófagos en corrales indican que el período en el cual forrajean está relacionado a la ausencia de luz de luna (CRESPO *et al.*, 1972). En noches muy claras pueden eventualmente dejar de alimentarse, sin embargo, no resisten más de dos noches sin comer, principalmente en el período de estación seca (UIEDA, 1996).

COMPORTAMIENTO SOCIAL

Así como ocurre con otras especies de mamíferos con hábitos gregarios, *D. rotundus* presenta una estructura social caracterizada por jerarquía y dominancia, basada en la formación de un harén, donde el macho dominante protege un grupo de hembras (cerca de 12) y sus crías (WILKINSON, 1988). En general, colonias con más de 50 individuos pueden contener diversos grupos de 10 a 20 hembras con sus crías y machos dominantes (SODRÉ, 2010).

El macho dominante permanece en lo alto del refugio, rodeado por las hembras y los otros machos quedan en localizaciones periféricas en la propia colonia o son expulsados de los albergues cuando llegan a la edad de 12 a 18 meses, cuando deben buscar un nuevo local a una distancia mínima de 3 km del lugar donde nacieron (WILKINSON, 1988). Forman pequeños agrupamientos de machos jóvenes que aún no alcanzaron la madurez sexual, siendo que estos grupos se localizan próximos al harén. De esta manera, los machos jóvenes permanecen aguardando la oportunidad de disputar el lugar del macho dominante o formar su propio harén (SODRÉ, 2010).

Los machos dominantes, además de tener mayor acceso a las hembras, también se alimentan en lugares más cercanos al refugio, ya que los machos periféricos recorren grandes distancias para alimentarse, llegando de esta forma a sobreponer su área de forrajeo con la de otras colonias (WILKINSON, 1988).

Según BLACKWOOD *et al.* (2013), los contactos frecuentes entre colonias pueden repercutir en la dinámica de transmisión de la rabia en *D. rotundus*. Se logró establecer que la persistencia del agente en poblaciones de esta especie depende principalmente de la entrada de individuos infectados desde grupos aledaños y de la ocurrencia de exposiciones no letales que con frecuencia inducen inmunidad en los individuos que logran sobrevivir a la infección. Para desentrañar las interacciones entre poblaciones se está trabajando en la

formulación de modelos matemáticos de los patrones de variabilidad espacial y temporal de metapoblaciones dentro de las colonias (RUPPRECHT *et al.*, 2011). Estudios longitudinales sobre la incidencia de infección de la rabia en poblaciones de *D. rotundus* sugieren que la dinámica espacial y ritmo de las epizootias dependen de un umbral poblacional, es decir de un número mínimo de individuos (principalmente de juveniles) que adquieren inmunidad contra el virus, lo que previene nuevas infecciones en la colonia (STREICKER *et al.*, 2012).

En el albergue es común el contacto físico colectivo, cuando los individuos se lamben para mantener la higiene corporal. Este comportamiento ocurre principalmente, entre las hembras, estimulando la regurgitación del alimento (SODRÉ, 2010)

Tan pronto nacen las hembras, son reclutadas por el macho dominante y son responsables cuando adultas de amamantar, proteger y enseñar sus propias crías y también regurgitar sangre para otros miembros de la colonia (WILKINSON, 1985; KUNZ & PIERSON, 1994).

Las hembras con crías y animales jóvenes pertenecientes al mismo grupo, que no lograron alimentarse en una noche, reciben sangre de otras hembras bien alimentadas a través de regurgitación, permitiendo así el aumento de las posibilidades de supervivencia de estos individuos. Este comportamiento es importante en la interacción social, pues involucra el reconocimiento y la reciprocidad de los individuos que comparten sangre y es una forma de cuidado parental entre las hembras y su prole (MILLS, 1980; SCHMIDT *et al.*, 1980; SCHMIDT, 1988; WILKINSON, 1988; ALTRINGHAM, 1996). Las hembras que no colaboran compartiendo el alimento, son expulsadas del grupo (SODRÉ, 2010).

GOMES *et al.* (2006), encontraron que las hembras de *D. rotundus* son más fieles que los machos a sus refugios, siendo ellas más gregarias, con mayor participación en el acicalamiento entre individuos y regurgitación de alimento en la colonia. GOMES *et al.* (2006), recomendaron que las acciones de control poblacional de esta especie en Brasil (como parte del Plan Nacional de Control de la Rabia de los Herbívoros), se oriente a la aplicación de pasta vampiricida en el dorso de las hembras de *D. rotundus*, por ser más eficaces para diseminar el producto entre sus congéneres y en el caso de los machos, la aplicación se debe hacer alrededor de las heridas del ganado, puesto que estos animales presentan fidelidad a la presa y retornan para alimentarse del animal atacado la noche anterior. Así se garantiza que ambos sexos, sean eliminados. Si solamente las hembras fueran controladas, los machos, por presentar menor fidelidad a la colonia, pueden entrar en contacto con otras poblaciones en estado de incubación del virus de rabia, facilitando la diseminación de este virus (GOMES *et al.*, 2006).

El estudio de estos hábitos puede ser una pieza clave en la mejor comprensión de la epidemiología de enfermedades transmitidas por quirópteros, pues hay indicios experimentales que indican la posibilidad de transmisión oral del virus de la rabia, debido a que

la secreción de glándulas salivales puede estar contaminada permitiendo la diseminación durante el acicalamiento y la regurgitación. SOUZA *et al.* (2009), evaluaron si era posible causar infección en *D. rotundus* usando la vía de exposición oral, para tal efecto usaron una suspensión de cerebros de ratón infectados con la cepa Pasteur del virus más sangre porcina desfibrinada, dicha suspensión fue ofrecida a los murciélagos para alimentarse, los cuales la aceptaron fácilmente. De 10 murciélagos infectados, 2 presentaron signos clásicos de rabia 30 días post-desafío, la fase clínica duró 24 horas y cuando concluyó, los especímenes se recuperaron y sobrevivieron 32 días adicionales, finalmente fallecieron sin presentar más síntomas. 4 individuos murieron sin alteraciones dignas de nota en el día 70 post-infección y el restante (6 murciélagos) fueron sometidos a eutanasia para realizar sangría total y evaluar la respuesta humoral. Solamente los dos murciélagos que presentaron signos clínicos, presentaron antígeno viral en su sistema nervioso central detectado por inmunofluorescencia directa y prueba de inoculación en ratón, siendo también positivos a la PCR en cerebro, pulmón e hígado (SOUZA *et al.*, 2009).

COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

En la región Neotropical, el patrón reproductivo de los murciélagos es afectado principalmente por la estacionalidad de los períodos húmedos y secos, ya que tienen influencia sobre la oferta de alimento. Estudios han revelado la existencia de dimorfismo sexual y presencia de mayor número de hembras (ALENCAR *et al.*, 1994; NUÑEZ & VIANNA, 1997; GOMES & UIEDA, 2004). La especie *D. rotundus* es considerada poliéstrica, sin un período estacional definido de reproducción (ALENCAR *et al.*, 1994; TADDEI *et al.*, 1991), llegando a reproducirse durante todo el año (GREENHALL *et al.*, 1983), sin embargo hay pico de nacimientos en diferentes épocas del año, con una posible sincronía de la actividad sexual en estos períodos. El nacimiento de la mayoría de las crías parece suceder en los meses más cálidos y lluviosos (GOMES & UIEDA, 2004).

La cópula sucede cuando el macho sube en el dorso de la hembra, inmovilizándola con ayuda de las alas y mordiéndole la piel del cuello, el apareamiento dura aproximadamente 2 minutos. El macho dominante, copulará con el mayor número posible de hembras de la colonia, además de copular con algunas de colonias adyacentes. Los no dominantes se aparean de manera oportunista, durante la falta de atención del macho dominante o en ausencia de este (WILKINSON, 1985; SCHMIDT, 1988).

La gestación es la más prolongada de todos los murciélagos, llegando a durar siete meses y los intervalos entre los nacimientos son en promedio de 350 días, naciendo una cría en cada parto, observándose ocasionalmente el nacimiento de gemelos (WIMSATT Y TRAPIDO 1952; GREENHALL *et al.*, 1983).

La cría nace con pelos, dientes de leche (parecidos a ganchos), de ojos abiertos (GREENHALL *et al.*, 1983) y crece bastante en los dos primeros meses de vida, completando su desarrollo a los cinco meses (TURNER, 1975; LORD, 1992; SODRÉ, 2010).

En el primer mes, generalmente la cría se prende al pezón de su madre y entre 50 a 60 días comienza aprender a volar. En ocasiones, la hembra deja su cría en el refugio, en “sala-cunas”, siendo común, que otras hembras cuiden de la prole de las compañeras de colonia (BERNERD, 2005).

La transición de la dieta de leche para el consumo de sangre ocurre ya en el segundo mes, cuando la madre comienza a regurgitar sangre directamente en la boca de la cría. A partir del cuarto mes, la cría acompaña a la madre en las salidas nocturnas en búsqueda de presas (SCHMIDT, 1988; SODRÉ, 2010) y son destetados entre los 9 y los 10 meses de edad (SCHMIDT, 1988).

ESTATUS ECOLÓGICO

La especie *D. rotundus* no se encuentra en la lista de especies amenazadas en Brasil (red book), de acuerdo con los datos del Ministerio del Medio Ambiente de este país (MMA, 2003), tampoco aparece en la lista internacional de la Union for Conservation of Nature (IUCN), y el murciélago vampiro *D. rotundus* figura como Preocupación Menor (BARQUEZ *et al.*, 2015).

SISTEMA INMUNOLÓGICO

A pesar de que los quirópteros en general son considerados los mamíferos que portan el mayor número de virus zoonóticos (por ejemplo: Ébola, SARS, Nipah, Rabia y otros Lyssavirus), existe un enorme vacío en el conocimiento de aspectos básicos de su sistema inmunológico (CALISHER *et al.*, 2006). Este es un campo de investigación que siendo abordado en conjunto con el estudio de las interacciones hospedero-patógeno, así como de aspectos biológicos, etológicos y poblacionales de los quirópteros permitirá la formulación de estrategias de prevención y control de dichas enfermedades. Los resultados de algunas investigaciones realizadas han permitido obtener secuencias parciales del genoma de las especies de murciélagos *Pteropus alecto*, *Pteropus vampyrus*, *Myotis lucifugus*, *Rousettus leschenaulti* y *Carollia perspicillata* facilitando la identificación de genes ligados a la producción de citoquinas, receptores *Toll-like* y otros mediadores de la respuesta inmunitaria (IHA *et al.*, 2010; COGSWELL-HAWKINSON *et al.*, 2011; COWLED *et al.*, 2011). La evidencia recabada indica que existen algunas diferencias cualitativas y cuantitativas en la respuesta inmune de los quirópteros frente a otras especies de mamíferos; esta puede ser la causa de la capacidad de mantener el estado portador sano durante la infección por algunos

virus (BAKER, SCHOUNTZ & WANG., 2013). Aspectos más básicos de hematología fueron abordados por SCHINNERL *et al.* (2011), mediante el análisis de muestras sanguíneas de murciélagos de Costa Rica, pertenecientes a las familias *Emballonuridae*, *Molossidae*, *Mormoopidae*, *Vespertilionidae* y *Phyllostomidae*. Como hallazgo importante de este estudio fue anotado que los recuentos leucocitarios son semejantes entre especies pertenecientes a la misma familia taxonómica, siendo más bajos para las especies insectívoras. Los avances en el estudio de la respuesta inmunológica de los murciélagos han sido significativos en la última década, sin embargo se ha investigado muy poco sobre *D. rotundus*. Existen algunos estudios brasileños de infección y vacunación experimental con el virus de la rabia en esta especie en condiciones de cautiverio. El foco principal de dichas investigaciones radicó en la evaluación de la capacidad infectante del virus por vía oral como en el estudio realizado por SOUZA *et al.* (2009), y en la inmunogenicidad de una vacuna antirrábica de glicoproteína recombinante (ALMEIDA *et al.*, 2008).

Posiblemente con el surgimiento de plataformas de secuenciación a gran escala, sea más factible obtener una caracterización completa de las moléculas y genes involucrados en la respuesta inmunológica de *D. rotundus*, como el realizado por FRANCISCHETTI *et al.* (2013). En dicho trabajo se analizó el transcriptoma y proteoma de las glándulas salivales submaxilares dando el primer paso para conocer el repertorio de sustancias antihemostáticas e inmunomoduladoras de esta especie.

En el futuro debe darse continuidad a los esfuerzos para el estudio de la respuesta inmune de *D. rotundus*, aunado a aspectos de dinámica de las colonias, tasas de seroconversión, cambios antropogénicos en los habitats y la propia presión ejercida por el control poblacional, solo así llegaremos a tener una visión más integral para ir afinando las estrategias de intervención.

■ REFERENCIAS

1. ACHA, P.N. A review of rabies prevention and control in the Americas 1970 to 1980 – Overall Status of rabies. Presented at the Joint C.N.E.R. – WHO Scientific Meeting on Animal Rabies. **Nancy and Malzeville**. 3-5. 1981.
2. ALENCAR, A.O. *et al.* Aspectos biológicos e ecológicos de *Desmodus rotundus* (Chiroptera) no nordeste do Brasil. **Pesq. Vet. Bras.** 14:95-103. 1994.
3. ALMEIDA, M.F. *et al.* Vaccinating the vampire bat *Desmodus rotundus* against rabies. **Virus Res.** 137(2):275-7. 2008.
4. ALTENBACH, J.S. Locomotion, pp. 71-83. In: A.M. Greenhall & U. Schimdt, (Eds.). Natural history of vampire bats. **CRC Press**, Florida. 1988.
5. ALTRINGHAM, J.D. Bats, biology and behavior. **Oxford Univ. Press**, 262 pp. 1996.

6. ALTRINGHAM, J.D. Echolocation and other senses, p. 61-96. In: Altringham, J.D. Bats: from ecology to conservation. **Oxford University Press**, UK. 2011.
7. ARELLANO-SOTA, C. Biology, ecology, and control of the vampire bat. **Rev. Infect. Dis.** 10: 615-19. 1988.
8. BAKER, M.L., SCHOUNTZ, T., WANG, L.F. Antiviral Immune Responses of Bats: A Review. **Zoonoses and Public Health**, 60, 104–116. 2013.
9. BARQUEZ, R. et al. *Desmodus rotundus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T6510A21979045. 2015. Disponible en <<https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T6510A21979045>> Acceso en 09/03/2022.
10. BERNARD, E. Morcegos vampiros: sangue, raiva e preconceito. **Ciência Hoje**. 36: 44-9. 2005.
11. BLACKWOOD, J.C. et al. Resolving the roles of immunity, pathogenesis and immigration for rabies persistence in vampire bats. **PNAS** 110 (51):20837-20842. 2013.
12. BOBROWIEC, P.E.D.; LEMES, M.R.; GRIBEL, R. Prey preference of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*, Chiroptera) using molecular analysis. **Journal of Mammalogy**, v. 96, p. 54–63. 2015.
13. BRASS, D.A. Rabies in Bats: natural history and public health implications. Livia Press, 352 pp. 1994.
14. CALISHER, C.H. et al. Bats: important reservoir hosts of emerging viruses. **Clin Microbiol Rev.** 19:531-545. 2006.
15. COGSWELL-HAWKINSON, A.C. et al. Molecular and Phylogenetic Characterization of Cytokine Genes from Seba's Short-Tailed Bat (*Carollia perspicillata*). **The Open Immunology Journal**. 4, 31-39. 2011.
16. CONSTANTINE, D.G. Bat rabies and bat management. **Soc. Vector Ecol.** 4:1-9. 1979.
17. CONSTANTINE, D.G. et al. Rabies in New Mexico cavern bats. **Public Health Reports**. 83:303. 1968.
18. COWLEDA, C. et al. Molecular characterisation of Toll-like receptors in the black flying fox *Pteropus Alecto*. **Developmental and Comparative Immunology**. 35: 7–18. 2011.
19. CRESPO, J.A. et al. Observaciones ecológicas del vampiro *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810) en el norte de Córdoba. **Ver. Mus. Argentino Cien. Nat.** 6: 131-60. 1961.
20. CRESPO, R.F. et al. Foraging behavior of the common vampire bat related to moonlight. **J. Mammal.** 53:366-368. 1972.
21. DALQUEST, W.W. Natural History of the Vampire Bats of Eastern Mexico. **American Midland Naturalist**. 53: 79-87. 1955.
22. DELPIETRO, H.A.; MARCHEVSKY, N.; SIMONETTI, E. Relative population densities and predation of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*) in natural and cattle-raising areas in north-east Argentina. **Preventive Veterinary Medicine**. 14:13-20. 1992.
23. FERNANDES, M.E.B. et al. Rabies in humans and non-human in the state of Pará, Brazilian Amazon. **Brazilian J. Infect. Dis.** 17, 251–253. 2013.

24. FERNANDEZ, A. et al. Expression of biological activity of draculin, the anticoagulant factor from vampire bat saliva is strictly dependent on the appropriate glycosylation of the native molecule. *Biochemica et Biophysica Acta* 2:291-299. 1998.
25. FLORES-CRESPO, R.; ARELLANO-SOTA, C. Biology and control of the vampire bat. 2.Ed. **Nat. Hist. Rabies.** 10: 461–476. 2017.
26. FRANCISCHETTI, I.M. et al. The “Vampirome”: Transcriptome and proteome analysis of the principal and accessory submaxillary glands of the vampire bat *Desmodus rotundus*, a vector of human rabies. **J Proteomics.** 82: 288–319. 2013.
27. GARDNER, A.L. Feeding habits. In: BAKER, R. J.; JONES JR, J. K; CARTER, D. C. (Eds.). Biology of bats of the New World family Phyllostomidae, Texas: **Spec. Publs. Mus. Texas. Tech. Univ.** Part II, 13: 1-364. 1977.
28. GERMANO, P.M.L. et al. Lagos CBT. O papel dos morcegos hematófagos na cadeia de transmissão da raiva silvestre. **Comum. Cient. Fac. Med. Vet. Zootec. Univ. S. Paulo.** 16 :21-25. 1992.
29. GOMES, M.N.; UIEDA, W.; LATORRE, M.R. Influência do sexo de indivíduos da mesma colônia no controle químico das populações do morcego hematófago *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae) no Estado de São Paulo. **Pesquisa Veterinária Brasileira.** 26(1): 38-43. 2006.
30. GOMES, M.N.; UIEDA, W. Diurnal roosts, colony composition, sexual size dimorphism and reproduction of common vampire bat *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810) (*Chiroptera, Phyllostomidae*) from State of São Paulo, Southeastern Brazil. **Rev. Bras. Zool.** 21:38-43. 2004.
31. GOODWIN, G.G.; GREENHALL, A.M. A review of the bats of Trinidad and Tobago. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** 122:187-302. 1961.
32. GUTIÉRREZ, E., HELGEN, K. Outdated taxonomy blocks conservation. **Nature** 495, 314. 2013.
33. GREENHALL, A.M. The biting and feeding habits of the vampire bat, *Desmodus rotundus*. **J. Zool.** 168:451-61. 1972.
34. GREENHALL, A.M. The use of precipitant test to determine host preferences of vampire bats, *Desmodus rotundus* and *Diaemus youngi*. **Bijdragen tot de Dierkunde.** 40:36-9. 1970.
35. GREENHALL, A.M. et al. *Desmodus rotundus*. **Mammal Species.** 202:1-6. 1983.
36. GREENHALL, A.M.; SCHMIDT, U.; LOPEZ-FORMENT, W. Field observations on the mode of attack of the vampire bat (*Desmodus rotundus*) in Mexico. **An. Inst. Biol.** 40:245-52. 1969.
37. HILAIRE, É.G.S. et al. Ampliación del rango de distribución sur de *Desmodus rotundus*. **Boletín del Mus. Nac. Hist. Nat.** 68, 5–12. 2019.
38. HOLLAND, R.A.; WATERS, D.A.; RAYNER, J.M. Echolocation signal structure in the megachiropteran bat *Rousettus aegyptiacus* (E. Geoffroy, 1810). **J. Exp. Biol.** 207:4361–9. 2004.
39. IHA, K. et al. Molecular Cloning and Expression Analysis of Bat Toll-Like Receptors 3,7 and 9. **J. Vet. Med Sci.** 72(2): 212-220. 2010.
40. JONES, G.; TEELING, E.C. The evolution of echolocation in bats. **TRENDS in Ecology and Evolution.** 21:149-56. 2006.

41. JONES, K.E. et al. A phylogenetic supertree of the bats (Mammalia: Chiroptera). **Rev. Camb. Philos. Soc.** 77:223–59. 2002.
42. KUNZ, T.H.; PIERSON, E.D. Walker's bats of the world. In: R.M. Nowak. Bats of the world: An introduction. **The Johns Hopkins University Press**, Baltimore, 287 pp. 1994.
43. KURTEN, L.; SCHMIDT, U. Thermoperception in the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). **J. Comp. Physiol.** 146:233. 1982.
44. KWON, M.; GARDNER, A.L. Subfamily *Desmodontinae*. In: GARDNER, A. L. (Ed.) **Mammals of South America**, Volume 1. Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats. Chicago: University of Chicago Press. 2008. pp. 218-224.
45. LEE, D.N.; PAPES, M.; VAN DEN BUSSCHE, R. Present and Potential Future Distribution of Common Vampire Bats in the Americas and the Associated Risk to Cattle. **PLOS One.** 7(8): 42466. 2012.
46. LORD, R.D. Seasonal reproduction of vampire bats and its relation to seasonality of bovine rabies. **J. Wildlife Dis.** 28:292-4. 1992.
47. LORD, R.D.; DELPIETRO, H.; LAZARO, L. Vampiros que se alimentan de murciélagos (Vampire predation on bats). **Physis. Secc. C. Cont. Org. Terr.** 32:255. 1973.
48. MÁLAGA-ALBA, A. Vampire bat as a carrier of rabies. **Amer. J. Publ. Health.** 44:909-18. 1954.
49. MAYEN, F. Haematophagous bats in Brazil, their role in rabies transmission, impact on public health, livestock industry and alternatives to an indiscriminate reduction of bat population. **J. Vet. Med. B.** 50:469-72. 2003.
50. MILLS, R. Parturition and social interaction among captive vampire bats, *Desmodus rotundus*. **J. Mammal.** 61:336-337. 1980.
51. MISTRY, S.; MORENO-VALDEZ, A. Climate change and Bats: Vampire Bats offer clues to the future. **Bat Conservation International.** 26(2): 8 - 11. 2008.
52. NOWAK, R.M. Walker's mammals of the world. **Johns Hopkins University Press**, Baltimore, 1921 pp. 1991.
53. NUÑEZ, H.A.; VIANNA, M.L. Estacionalidad reproductiva en el vampiro común *Desmodus rotundus* en el Valle de Lerma (Salta, Argentina). **Rev. Biol. Trop.** 45:1231-1235. 1997.
54. PERACCHI, A.L. et al. Ordem *Chiroptera*, pp.162-164. In: N.R. Reis, A.L. Peracchi, W.A. Pedro, I.P. Lima, (Eds.). **Mamíferos do Brasil**, Londrina. 2006.
55. PETTIGREW, J.D. Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. **Science.** 231:1304-1306. 1986.
56. RISKIN, D.K.; HERMANSON, J.W. Independent evolution of running in vampire bats. **Nature.** 434:292. 2005.
57. RISKIN, D.K. et al. Terrestrial locomotion of the New Zealand short-tailed bat *Mystacina tuberculata* and the common vampire bat *Desmodus rotundus*. **The Journal of Experimental Biology.** 209:1725-36. 2006.

58. ROCHA, F.; DIAS, R.A. The common vampire bat *Desmodus rotundus* (Chiroptera: Phyllostomidae) and the transmission of the rabies virus to livestock: A contact network approach and recommendations for surveillance and control. **Prev. Vet. Med.** 174, e104809. 2020.
59. Rupprecht, C.E.; Turmelle, A.; Kuzmin, I.V. A perspective on lyssavirus emergence and perpetuation. **Current opinion in virology.** 1.6: 662-670. 2011.
60. SAZIMA, I. Aspectos do comportamento alimentar do morcego hematófago *Desmodus rotundus*. **Bol. Zool. Univ. São Paulo.** 3:97-119. 1978.
61. SCHEFFER, K.C. et al. Hematophagous Bats. *Bats: Biology, Behavior and Conservation.* **Nova Science Publishers**, New York. Cap. 5. p. 253-273. 2011.
62. SCHINNERL, M. et al. Hematological Survey of Common Neotropical Bat Species from Costa Rica. **Journal of Zoo and Wildlife Medicine**, 42(3):382-391. 2011.
63. SCHMIDT, C.; SCHMIDT, U.; MANSKE, U. Observations of the behavior of orphaned juveniles in the common vampire bat (*Desmodus rotundus*), pp. 434. In: D.E. Wilson, A.L. Gardner, (Eds.). **Proceedings of the Fifth International Bat Research Conference.** Texas Tech. Press Lubbock: Texas. 1980.
64. SCHMIDT, C. Reproduction, pp. 246. In: GREENHALL, A.M.; SCHMIDT, C. (Eds.). *Natural history of vampire bats.* Boca Raton, Florida: **CRC Press.** 1988.
65. SCHMIDT, U. *Vampirfledermäuse: familie Desmodontinae (Chiroptera).* Wittenberg Lutherstadt: **A Zimsen Verlag**, 99 pp. 1978.
66. SIMMONS, N.B.; GEISLER, J.H. Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris* and *Palaeochiropteryx* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.** 235:1–182. 1998.
67. SIMMONS, N.B. Order *Chiroptera*, pp. 3125-529. In: D.E. Wilson, D.M. Reeder, (Eds.). *Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference.* 3 ed. **Johns Hopkins University Press**, Baltimore. 2005.
68. SODRÉ, M.M. Biologia do morcego hematófago *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy, 1810), pp. 25-39. In: Kotait, I.; Filho, V.S.N.; Souza, M.C.A.M. et al., (Eds.). 2010. **Manual de controle da raiva dos herbívoros** (Manuais, 9), Instituto Pasteur, São Paulo. 2010.
69. SOUZA, M.C. et al. Experimental infection of vampire bats *Desmodus rotundus* (E. Geoffroy) maintained in captivity by feeding defibrinated blood added with rabies virus Braz. **J. vet. Res. anim. Sci.** 46(2): 92-100. 2009.
70. STREICKER, D.G. et al. Ecological and anthropogenic drivers of rabies exposure in vampire bats: implications for transmission and control. **Proc. R. Soc. B.** 279, 3384 - 3392. 2012.
71. TADDEI, V.A. Morcegos: algumas considerações sistemáticas e biológicas. **Bol. Tec. Cati.** 172: 1-31. 1983.
72. TADDEI, V.A. et al. Distribuição do morcego vampiro *Desmodus rotundus* no Estado de São Paulo e a raiva dos animais domésticos. Campinas: Impresso Especial da CATI, 107. pp. 1991.
73. TEELING, E.C. Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats. **Nature.** 403:188-192. 2000.

74. TEELING, E.C. et al. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. **Science**. 307:580–4. 2005.
75. TEELING, E.C. Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid bats. **PNAS**. 99:1431-6. 2002.
76. THOMPSON, R.D. et al. Taste preferences of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*). **J. Ecol. Chem**. 8:715. 1982.
77. TURNER, D.C. The vampire bat. A Field study in behavior and ecology. **Johns Hopkins University Press**, Baltimore, 144 pp. 1975.
78. UIEDA, W. Aspectos do comportamento alimentar das três espécies de morcegos hematófagos (Chiroptera, Phyllostomidae). 1982. 166f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) - **Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas**, Campinas. 1982.
79. UIEDA, W. Período de atividade alimentar e tipos de presa dos morcegos hematófagos (Phyllostomidae) no Sudeste do Brasil. **Rev. Brasil. Biol**. 52: 563-73. 1992.
80. UIEDA, W. Biologia e dinâmica populacional de morcegos hematófagos, pp. 63-87. In: **II Curso de Atualização em raiva dos herbívoros**, Curitiba. 1996.
81. UIEDA, W.; CHAVES, M.E.; SANTOS, C.F. Guia das principais espécies de morcegos brasileiros. Botucatu: **Universidade Estadual Paulista**. 30p. 2002. Disponível em <<https://dspace.icmbio.gov.br/jspui/handle/cecav/786>>
82. VAN DE VUURST, P. et al. A database of common vampire bat reports. **Sci Data**. 16; 9(1): 57. 2022.
83. VAN DEN BUSSCHE, R.A.; HOOFER, S.R. Phylogenetic relationships among recent chiropteran families and the importance of choosing appropriate out-group taxa. **Journal of Mammology** 85:321-30. 2004.
84. VERA. Vigilancia epidemiológica de la rabia en las Américas. **Organ. Panam. la Salud**. 34, 14–42. 2020.
85. VILLA-R, B. Los murciélagos de México. **Univ. Nac. Autónoma México**. pp. 492. 1966.
86. VIZOTTO, L.D. ; TADDEI, V.A. Chave para a determinação de quirópteros brasileiros. São José do Rio Preto, Francal, 72 pp. 1973.
87. WIMSATT, W.A.; TRAPIDO, H. Reproduction and the female reproductive cycle in the Tropical American vampire bat, *Desmodus rotundus*. **Am. J. Anat**. 91 (3): 415-437. 1952.
88. WILKINSON, G.S. The social organization of the common vampire bat. II. Mating system, genetic structure, and relatedness. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 17:123-34. 1985.
89. WILKINSON, G.S. 1988. Social organization and behavior, pp. 85-97. In: A.M. GREENHALL, U. SCHIMIDT, (Eds.). Natural history of vampire bats. **CRC Press**, Florida.
90. WILKINSON, G.S. 1986. Social grooming in the common vampire bat, *Desmodus rotundus*. **Animal Behaviour**. 34: 1880-9.
91. WILSON, D.E.; MITTERMEIER, R. A. (eds.). Handbook of the Mammals of the World: Bats. Barcelona: Lynx Editions. **Springer International Publishing**. v.9. 2019. 1008 pp.

92. WIMSATT, W. A.; GUERRIERE, A. Observations on the feeding capacities and excretory functions of captive vampire bats. **J. Mammal.** 43:17. 1962.