

Presencia del virus de la rabia en murciélagos no hematófagos en México

Presence of the rabies virus in non-hematophagous bats in Mexico

Jaime Manuel Calderón-Patrón^{1*} , Cristian Cornejo-Latorre² , Fernando Rosas³ ,
Carlos Alberto López-González⁴ 

¹Laboratorio de biodiversidad, Escuela de Ciencias, Universidad Autónoma Benito Juárez de Oaxaca. Av. Universidad s/n, Ex-Hacienda de 5 señores, CP. 68120. Oaxaca de Juárez, México.

²Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S. C. Instituto Politécnico Nacional 195, Playa Palo de Santa Rita Sur, CP. 23096. La Paz, Baja California Sur, México.

³Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo Km 4.2, Mineral de la Reforma, CP. 42074. Hidalgo, México.

⁴Laboratorio de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales, Campus Juriquilla, Universidad Autónoma de Querétaro, Av. de las Ciencias S/N, Santa Rosa Jáuregui, CP. 76230. Querétaro, México.

*Autor de correspondencia: jcalderon50@hotmail.com

Artículo científico

Recibido: 04 de mayo 2023

Aceptado: 02 de mayo 2024

RESUMEN. La presencia de anticuerpos del virus de la rabia en murciélagos de América se asocia principalmente con especies hematófagas, sin embargo, este virus también se ha detectado con baja frecuencia en murciélagos con otros hábitos alimenticios. En México sucede lo mismo, aunque no se cuenta con información actualizada de las especies que han sido contagiadas por este virus. Debido a las implicaciones de salud pública que involucra el tema, en este estudio exploramos cómo se relaciona la presencia de la rabia detectada con base en anticuerpos específicos y por la presencia del virus de la rabia en murciélagos no hematófagos, con el hábito alimenticio, la familia a la que pertenecen, el tamaño del área de distribución y el tipo de refugio. Con base en una revisión de la literatura científica publicada de 1954 a 2015, se registraron siete familias, 24 géneros y 40 especies de murciélagos no hematófagos con el virus de la rabia en México. La mayoría son de hábitos insectívoros (63%) y pertenecen a las familias Phyllostomidae y Vespertilionidae (68%). La presencia de rabia se relaciona positiva y significativamente con el número de especies por familia ($r = 0.9$, $p < 0.005$) y el tipo de hábito alimenticio ($r = 0.97$, $p < 0.002$) pero no se relaciona con el tamaño de su área de distribución ($r = 0.2$, $p = 0.2$). Los casos de rabia en especies no hematófagas en México son escasos, y no representan un riesgo de transmisión al humano.

Palabras clave: Distribución, familias, Lyssavirus, murciélagos, refugios, transmisión.

ABSTRACT. The presence of the rabies virus and antibodies in bats from the Americas is mainly associated with hematophagous species; however, this virus has also been detected with low frequency in bats with other feeding habits. The same thing happens in Mexico, although there is no updated information on the species that have been infected by this virus. Due to the public health implications of the subject, in this study we explore how the presence of the rabies virus is related to eating habits, the family to which they belong, the size of the distribution area and the type of refuge used by bats. Based on a review of the scientific literature published from 1954 to 2015, seven families, 24 genera, and 40 species of non-hematophagous bats that have been detected with rabies virus in Mexico. Most are insectivorous (63%) and belong to the Phyllostomidae and Vespertilionidae families (68%). The presence of rabies is positively and significantly related to the number of species per family ($r = 0.9$, $p < 0.005$) and type of feeding habit ($r = 0.97$, $p < 0.002$) but is not related to the size of its distribution area ($r = 0.2$, $p = 0.2$). Cases of rabies in non-hematophagous species in Mexico are rare, and do not represent a risk of transmission to humans.

Keywords: Bats, distribution, families, Lyssavirus, shelters, transmission.

INTRODUCCIÓN

La relación entre los mamíferos y los virus es muy estrecha (Calisher 2015), aproximadamente 754 especies de mamíferos están asociadas con 586 variantes de virus (Olival *et al.* 2017). La mayor proporción de virus zoonóticos (que pueden infectar animales y humanos) se ha identificado en primates, murciélagos y roedores (Olival *et al.* 2017). En 205 especies de murciélagos se han reportado 114 variantes de virus que se comparten principalmente entre especies que utilizan los mismos sitios de descanso (Willoughby *et al.* 2017). Entre dichas variantes, destaca el virus de la rabia, pues de los nueve genotipos de Lyssavirus (Rhabdoviridae) conocidos a nivel mundial, ocho están presentes en murciélagos (Wibbelt *et al.* 2009, Fenton *et al.* 2020). El murciélago vampiro (*Desmodus rotundus*) es el principal hospedero y vector del virus de la rabia en el Neotrópico (Constantine 2009, Benavides *et al.* 2017, Becker *et al.* 2021). En esta región, *D. rotundus* se asocia con la muerte en el año 2002 de aproximadamente 1 864 cabezas de ganado en 16 países. El impacto de la rabia varió drásticamente entre los países, con Brasil reportando más de 1 300 muertes, mientras que México informó sólo 154, aunque todos los estudios sobre el tema sugieren que esta cifra está subestimada en toda América Latina (Johnson y Montano-Hirose 2018), ya que solamente en Perú se presenta una pérdida económica anual de entre 122 y 172 mil dólares (Benavides *et al.* 2017). En contraste, las otras dos especies hematófagas (*Diphylla ecaudata* y *Diaemus youngii*), no se consideran transmisores importantes del virus (Loza-Rubio *et al.* 2000, Fahl *et al.* 2015).

Diversos estudios han planteado que la presencia de virus, incluido el de la rabia, puede estar relacionada con algunos rasgos de la historia natural de los murciélagos. Estos rasgos incluyen las agregaciones densas en cuevas, y el uso de refugios o sitios de descanso. Se sabe que las especies que se refugian en cuevas tienen una probabilidad mayor de compartir las mismas cepas de virus por contacto intra e interespecífico, en contraste con las especies que usan refugios de forma solitaria (Calisher *et al.* 2006, Olival *et al.* 2017, Willoughby *et al.* 2017). El hábito alimenticio es otro atributo relacionado con la incidencia del virus de la rabia (Willoughby *et al.* 2017), particularmente en murciélagos insectívoros de Europa y Norteamérica donde es el hábito alimenticio más común (Sánchez-Serrano 1999, Dyer *et al.* 2013, Fenton *et al.* 2020). En Centro y Sudamérica, los murciélagos insectívoros y frugívoros, si bien co-ocurren con especies de murciélagos hematofágos, éstos representan los hábitos alimenticios con más especies (Salomón-Mulanovich *et al.* 2009, Martos-Sodré *et al.* 2010, Couto-Cabral *et al.* 2012, Escobar *et al.* 2015). Esto al parecer indica que en los hábitos alimenticios con más especies se presentan más casos de rabia. De acuerdo con Willoughby *et al.* (2017) en el caso de los murciélagos, entre mayor sea la distribución geográfica de una especie, mayor será la probabilidad de que algunas de sus poblaciones tengan una distribución simpátrica con poblaciones de otras especies. Esto aumenta la probabilidad del contagio intra e inter específico de diferentes enfermedades, incluyendo el virus de la rabia. El tamaño del área de distribución es otro atributo ecológico que se ha relacionado con la riqueza de virus en murciélagos, debido a que la probabilidad de contacto y contagio se incrementa en especies con amplio rango geográfico (Maganga *et al.* 2014). Además, se especula que la degradación antrópica del hábitat y la salud de los murciélagos están íntimamente vinculadas, debido a que el aumento de la susceptibilidad de los individuos a adquirir virus puede deberse a la inmunosupresión inducida por estrés (Salas-Rojas *et al.* 2004, Lorenzo-Monterrubio

et al. 2018, Fenton et al. 2020) y al efecto de dilución, el cual establece que a mayor biodiversidad en un ecosistema, habrá una mayor estabilidad y una menor presencia de parásitos o enfermedades ya que se regulan poblaciones de huéspedes susceptibles o se produce una interferencia con el proceso de transmisión lo que limita la probabilidad de contagio (Kessing y Ostfeld 2021). Por lo que en caso de antropización del hábitat quedarán las especies tolerantes, las cuales ejercerán el papel de hospederos de parásitos y enfermedades, y si entre ellas comparten distribución, hábitat y refugio, el contagio será inminente.

La presencia de virus en murciélagos no hematófagos se ha relacionado también con variables como: una elevada diversidad de especies, su longevidad, su alta capacidad para dispersarse a grandes distancias, el torpor e hibernación, su capacidad inmunológica y la estructura espacial de las poblaciones (Calisher et al. 2006, George et al. 2011, Luis et al. 2013), y se ha registrado principalmente en especies de las familias Vespertilionidae y Phyllostomidae (Constantine 2009, Martos-Sodré et al. 2010, Dyer et al. 2013, Escobar et al. 2015, Lelli et al. 2018).

Un análisis reciente reporta que el 24% (72 de 333) de las especies de murciélagos no hematófagos que se distribuyen en América tiene registro de presencia del virus de la rabia y muestra también que el número de registros se relaciona con la riqueza de especies por familia y con el hábito alimenticio de las especies (Escobar et al. 2015). En Brasil se ha registrado el virus de la rabia en 25 géneros y 42 especies de murciélagos, pertenecientes a las familias Molossidae, Phyllostomidae y Vespertilionidae (Martos-Sodré et al. 2010, Fahl et al. 2015). En Río de Janeiro, Brasil, la rabia se ha detectado en las especies *Artibeus lituratus* y *A. fimbriatus* (Couto-Cabral et al. 2012), en la región sureste de Perú se ha detectado la presencia del virus en los géneros *Artibeus*, *Carollia*, *Platyrhinus* y *Sturnira* (Salomón-Mulanovich et al. 2009) y en Costa Rica en las especies *Tadarida brasiliensis* y *Eptesicus fuscus* (León et al. 2021). En los Estados Unidos de América, en el 2012 se registraron 1 683 casos positivos de rabia en 29 especies de murciélagos insectívoros, de las cuales el 99% pertenecían a la familia Vespertilionidae (Dyer et al. 2013). En el caso de México existen 135 especies de murciélagos no hematófagos (Ramírez-Pulido et al. 2014, Álvarez-Castañeda et al. 2015) y hasta la fecha se ha registrado el virus de la rabia para 28 especies de murciélagos, destacando los géneros *Lasiurus*, *Artibeus* y *Pteronotus* (Constantine 2009, Escobar et al. 2015).

Además de constituir la mayor parte de la diversidad local y global del orden Chiroptera, los murciélagos no hematófagos tienen una gran relevancia ecológica brindando servicios ambientales como dispersión de semillas, control de plagas y polinización en prácticamente todos los ecosistemas terrestres del planeta (Kunz et al. 2011). Sin embargo, el incremento contemporáneo en el contacto entre humanos y fauna silvestre, incluidos los murciélagos, puede conducir a futuros eventos de propagación viral con impactos potenciales en la salud humana (Daszak et al. 2000). Por lo tanto, la caracterización de los patrones de asociación entre murciélagos no hematófagos y el virus de la rabia, constituye un primer paso muy importante para comprender la dinámica de transmisión de los virus de los murciélagos, y para disminuir los riesgos relacionados con el contagio entre fauna silvestre y las poblaciones humanas. Dado que estos temas son críticos, el objetivo de este trabajo es determinar la diversidad e identidad de especies de murciélagos no hematófagos registradas como infectadas con rabia hasta la fecha en México y analizar si el tamaño de su área de distribución, el número de especies por familia, el tipo de refugio y el hábito alimenticio están relacionadas con la presencia de este virus.

MATERIALES Y MÉTODOS

Con la finalidad de recopilar la información sobre la incidencia de casos de rabia en murciélagos no hematófagos en México se realizó una búsqueda de la literatura especializada a través de tres plataformas electrónicas que tienen bases de datos de literatura científica complementaria: Web of Science, Scopus y Google Académico. La búsqueda de información se implementó a partir de combinaciones de palabras clave donde se incluyeron fundamentalmente: bat-rabies-Méjico; murciélagos-rabia-Méjico. El intervalo temporal de la búsqueda se ajustó a un periodo de 70 años a partir de 1950, enfatizando en los años posteriores a 1966, qué es el año de publicación de la primera revisión del tema a nivel nacional (Villa 1966). Además, con la finalidad de complementar la información de la búsqueda principal, se utilizaron publicaciones pioneras donde se registra el virus de la rabia en murciélagos (Villa 1966, Baer 1975), y en estos trabajos se revisó de manera sistemática la sección de referencias, y con la base de datos de Scopus, se buscaron los trabajos que citan dichas publicaciones. Con la información recabada, se elaboró una lista de especies con su nomenclatura actualizada de acuerdo con la propuesta de Ramírez-Pulido *et al.* (2014). Con la finalidad de mostrar la tasa a la que se han publicado registros de rabia en murciélagos, se construyó una curva de acumulación de especies utilizando el año de publicación de los trabajos analizados, y la curva se suavizó usando 100 aleatorizaciones mediante la media de la riqueza estimada con el índice de Mau Tao (SMEAN) que es el que utiliza el programa Estimates v9.1 (Colwell 2013) de manera automática.

Para explorar si la presencia de rabia se relaciona con el hábito alimenticio, el tipo de refugio, el tamaño del área de distribución y la familia de los murciélagos no hematófagos, se revisó y recopiló información de diversas fuentes de literatura científica (Ceballos y Oliva 2005, Ceballos 2014). Los murciélagos se clasificaron en cinco categorías de hábitos alimenticios: insectívoros, frugívoros, nectarívoros, carnívoros y omnívoros. El tipo de refugio utilizado por los murciélagos se obtuvo de diversas fuentes (Ceballos y Oliva 2005, Ceballos 2014) y las especies se asignaron a una de seis categorías acorde al criterio propuesto por Arita (1993) como sigue: 1) murciélagos que habitan cuevas, minas, oquedades, huecos en troncos de árboles, entre otros (ALT = uso alternativo); 2) especies que utilizan principalmente cuevas (CP = cuevas principalmente); 3) murciélagos que utilizan como perchas y refugio el follaje de los árboles (FAR = follaje árboles); 4) especies que se refugian principalmente en troncos y huecos de los árboles (THA = troncos de árboles), y 5) especies que utilizan principalmente grietas entre las rocas (GRI = grietas). El tamaño del área de distribución (km^2) de cada especie se obtuvo utilizando la base de datos de mamíferos Pantheria (Jones *et al.* 2009). Por último, la información del número de especies de murciélagos por familia se recopiló de la literatura especializada del tema (Ramírez-Pulido *et al.* 2014, Álvarez-Castañeda *et al.* 2015).

Para evaluar el grado de relación entre las variables categóricas mencionadas y la presencia de rabia en los murciélagos no hematófagos se implementaron análisis de correlación utilizando: a) el número de especies por hábito alimenticio en México y el número de especies por hábito alimenticio con rabia, b) el número de especies por tipo de refugio a nivel nacional y el número de registros de rabia por tipo de refugio, c) el área de distribución (promedio en km^2) de cada especie con registro de rabia y el número de casos de rabia registradas por especie, d) el número de especies con registro de rabia por familia y el número de especies por familia en México. Además,

con la finalidad de observar gráficamente estas relaciones se realizaron análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) en el programa PAST v4.1. Debido a la amplia variación asociada a las áreas de distribución se calculó el logaritmo base $10 + 1$ para transformarlos y las especies se categorizaron en cinco grupos de menor a mayor tamaño de su área de distribución, y los análisis se implementaron utilizando las variables transformadas (datos en la misma escala) en el programa JMP Pro versión 16.2.

RESULTADOS

Con base en la compilación de información sobre la presencia de rabia en murciélagos en México se obtuvieron 16 trabajos publicados en un periodo de 63 años (1964 a 2015), donde se incluyen 137 registros de individuos infectados con el virus de la rabia, con un promedio de 3.4 registros por especie. Sin embargo, la curva de acumulación de especies no evidencia una asíntota. Lo cual indica que es probable que existan más casos de especies de murciélagos no hematófagos con presencia del virus de la rabia (Figura 1).

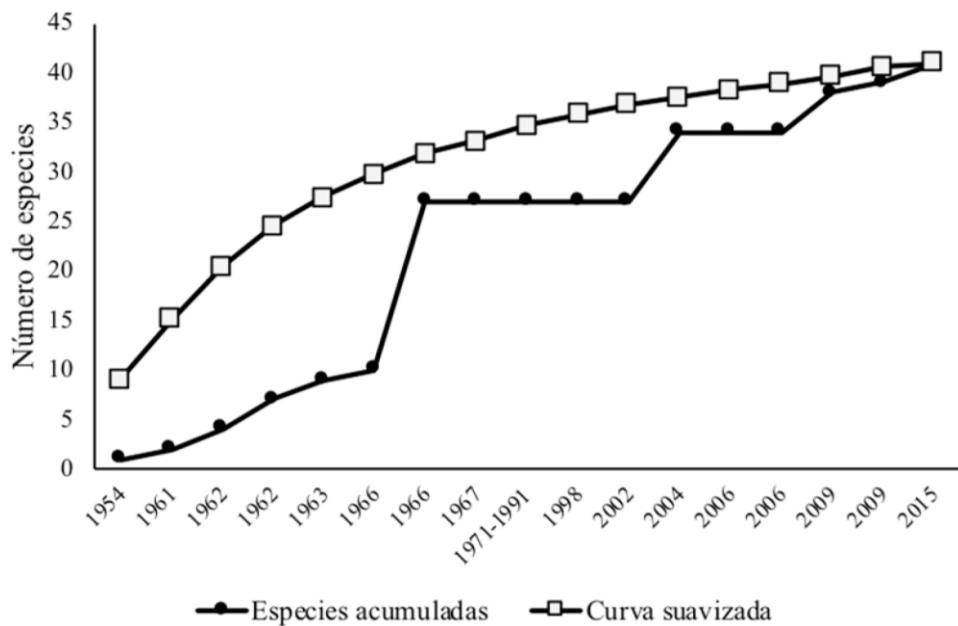


Figura 1. Curva de acumulación de especies de murciélagos no hematófagos detectados con rabia en México a partir de 17 fuentes bibliográficas en el periodo de 1954 a 2015.

En la república mexicana el virus de la rabia se ha registrado en 40 especies de murciélagos no hematófagos, las cuales se agrupan en siete familias y 24 géneros (Tablas 1 y 2). Estas cifras representan el 78% de las familias, el 36% de los géneros y el 29% de las especies de murciélagos a nivel nacional respectivamente y el 30% de las especies de murciélagos no hematófagos de México. En las familias Phyllostomidae y Vespertilionidae se identificó el mayor número de especies no hematófagas infectadas con el virus de la rabia en México, con 16 y 12 respectivamente, contribuyendo con el 70% del total (Tablas 1 y 2).

Tabla 1. Especies de murciélagos no hematófagos con la presencia de la rabia en México.

Especie	Fuente	Gremio	Refugio
<i>Diclidurus albus</i>	7, 9	Insectívoro	FAR
<i>Cynomops mexicanus</i>	7, 9	Insectívoro	THA
<i>Molossus rufus</i>	7, 9, 15, 16	Insectívoro	THA
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	7, 9, 15, 16	Insectívoro	THA
<i>Nyctinomops macrotis</i>	15, 16	Insectívoro	ALT
<i>Tadarida brasiliensis</i>	3, 7, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 16	Insectívoro	CP
<i>Natalus mexicanus</i>	7, 9	Insectívoro	CP
<i>Mormoops megalophylla</i>	2, 7, 9, 12, 15, 16	Insectívoro	CP
<i>Pteronotus dayi</i>	7, 8, 9, 15, 16	Insectívoro	CP
<i>Pteronotus parnellii</i>	5, 7, 9, 12, 15, 16	Insectívoro	CP
<i>Pteronotus personatus</i>	1, 7, 9, 15, 16	Insectívoro	CP
<i>Noctilio leporinus</i>	7, 9, 15, 16	Piscívoro	CP
<i>Carollia perspicillata</i>	7, 9	Frugívoro	ALT
<i>Carollia subrufa</i>	15, 16	Frugívoro	ALT
<i>Glossophaga commissarisi</i>	12	Nectarívoro	CP
<i>Glossophaga morenoi</i>	12	Nectarívoro	CP
<i>Glossophaga soricina</i>	4, 7, 9, 12, 15, 16	Nectarívoro	ALT
<i>Leptonycteris nivalis</i>	4, 7, 9, 15, 16	Nectarívoro	CP
<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	7, 9, 12, 15, 16	Nectarívoro	CP
<i>Macrotus californicus</i>	7, 9	Insectívoro	GRI
<i>Macrotus waterhousii</i>	7, 9, 15, 16	Insectívoro	GRI
<i>Micronycteris microtis</i>	12	Insectívoro	THA
<i>Phyllostomus discolor</i>	7, 9, 15, 16	Omnívoro	THA
<i>Artibeus jamaicensis</i>	7, 9, 12, 14, 15, 16	Frugívoro	ALT
<i>Artibeus lituratus</i>	5, 7, 9, 12, 15, 16	Frugívoro	ALT
<i>Dermanura phaeotis</i>	12	Frugívoro	CP
<i>Dermanura tolteca</i>	12	Frugívoro	CP
<i>Sturnira parvidens</i>	12	Frugívoro	ALT
<i>Antrozous pallidus</i>	7, 9, 15, 16	Insectívoro	CP
<i>Myotis velifer</i>	7, 9, 15, 16	Insectívoro	CP
<i>Perimyotis subflavus</i>	7, 9, 15, 16	Insectívoro	CP
<i>Eptesicus fuscus</i>	3, 7, 9, 15, 16	Insectívoro	ALT
<i>Lasiurus blossevillii</i>	16	Insectívoro	FAR
<i>Lasiurus borealis</i>	7, 9, 15	Insectívoro	THA
<i>Lasiurus cinereus</i>	12, 14, 15, 16	Insectívoro	THA
<i>Lasiurus ega</i>	15, 16	Insectívoro	FAR

<i>Lasiurus intermedius</i>	7, 9, 15, 16	Insectívoro	THA
<i>Lasiurus seminolus</i>	15, 16	Insectívoro	THA
<i>Rhogeessa tumida</i>	6, 9, 15, 16	Insectívoro	ALT
<i>Rhogeessa parvula</i>	16	Insectívoro	THA

Se indica la fuente donde fueron obtenidos los registros*, además del gremio al que pertenecen los murciélagos no hematófagos, así como el tipo de refugio utilizado. El significado de los acrónimos es el siguiente: ALT = uso alternativo; CP = cuevas principalmente; FAR = follaje árboles; THA = troncos de árboles. *Las fuentes están ordenadas de acuerdo con el año de publicación de la más antigua a la más reciente: (1) Grimes *et al.* 1955, (2) Villa y Jiménez 1961, (3) Málaga-Alba 1962 (reporte mimeográfico citado por Villa 1966), (4) Villa y Jiménez 1962, (5) Villa y Álvarez 1963, (6) Cifuentes-Cortés 1966, (7) Villa 1966, (8) Villa *et al.* 1967, (9) Baer 1975, (10) Loza-Rubio y Aguilar-Setién 1998, (11) Velasco-Villa *et al.* 2002, (12) Salas-Rojas *et al.* 2004, (13) Nadin-Davis y Loza-Rubio 2006, (14) Velasco-Villa *et al.* 2006, (15) Constantine 2009, (16) Escobar *et al.* 2015.

Tabla 2. Riqueza de géneros y especies de murciélagos no hematófagos registrados con rabia en México.

Familias	Géneros México	Géneros Rabia	Especies México	Especie Rabia
Emballonuridae	6	1	9	1
Molossidae	6	4	19	5
Natalidae	1	1	2	1
Moormopidae	2	2	5	4
Noctilionidae	1	1	2	1
Phyllostomidae	37	9	55	16
Vespertilionidae	13	6	46	12
Total	66	24	138	40

Las especies de murciélagos que se reportan con mayor frecuencia en las fuentes bibliográficas para casos de la rabia fueron: *T. brasiliensis* (con nueve), *Artibeus jamaicensis* (siete) y *A. lituratus*, *Pteronotus davyi*, *P. personatus*, *Glossophaga soricina* y *Mormoops megalophylla* con seis cada una. El 20% (ocho) de las especies restantes únicamente se mencionan en una fuente en la literatura científica revisada (Tabla 1).

Los murciélagos insectívoros representan el hábito alimenticio de murciélagos no hematófagos con el mayor número de registros con virus de la rabia (26 especies, 65%). Los murciélagos frugívoros y nectarívoros también tienen una importante contribución al número de registros de rabia, con siete (17%) y cinco (12 %) especies respectivamente (Tabla 1). El análisis muestra que a nivel nacional la riqueza de especies por hábito alimenticio se relaciona positiva y significativamente con la riqueza de especies por hábito alimenticio con registro de virus de rabia (Tabla 2, $r = 0.97$, $p < 0.002$, $n = 5$). Este resultado es de esperarse ya que, en México, los hábitos insectívoro y frugívoro con 97 y 20 especies respectivamente presentan más casos de rabia.

La mayoría de las especies de murciélagos no hematófagos donde se ha registrado el virus de la rabia utiliza refugios que comparten con otros individuos y especies. De las 40 especies registradas, 16 emplean principalmente cuevas (CP), 10 utilizan troncos y huecos de árboles (THA)

y nueve usan refugios alternativos (ALT). El resto de las especies (cinco) utiliza el follaje, troncos de árboles, grietas y refugios desconocidos (FAR y GRI; Tabla 1). El número de especies de murciélagos con reporte de rabia se correlacionó positiva y significativamente con el número de especies que utilizan cada tipo de refugio a nivel nacional ($r = 0.88$, $p < 0.018$, $n= 6$). Es decir, el número de especies de murciélagos donde se ha detectado rabia se incrementa con el número de especies que utilizan los diferentes tipos de refugio en México.

El análisis del área de distribución de las especies (Tabla 3) mostró que el número de casos de rabia no se correlaciona con el área que ocupan las especies ($r = 0.2$, $p > = 0.2$, $n = 40$). Un análisis no paramétrico (Kruskall-Wallis) donde se evaluó la incidencia de especies con rabia agrupadas en 5 categorías discretas del área de distribución de las especies ($\log 10 + 1$), mostró resultados consistentes con el análisis de correlación recién descrito ($X^2 = 1.7$, $p = 0.78$, $g.l = 4$). Es decir, no se detectó un efecto del tamaño del área de distribución de las especies con la ocurrencia de rabia en los murciélagos.

Tabla 3. Tamaño del área de distribución (TAD) de las especies de murciélagos no hematífagos con rabia registradas en México. Se muestra además el número de casos por especie y la transformación a logaritmo base 10 + 1 del tamaño del área de distribución y del número de casos.

Espece	TAD (Km ²)	Casos	Log area	Log Casos
<i>Antrozous pallidus</i>	4 228 781.56	3	7.6262	1.4771
<i>Artibeus jamaicensis</i>	14 327 575	5	8.1562	1.6990
<i>Artibeus lituratus</i>	14 275 190	5	8.1546	1.6990
<i>Carollia perspicillata</i>	14 098 730.57	1	8.1492	1
<i>Carollia subrufa</i>	330 694.77	2	6.5194	1.3010
<i>Cynomops mexicanus</i>	552 617.08	1	6.7424	1
<i>Dermanura phaeotis</i>	1 163 433	1	7.0657	1
<i>Dermanura tolteca</i>	1 039 042	1	7.0166	1
<i>Diclidurus albus</i>	7 898 368.07	1	7.8975	1
<i>Eptesicus fuscus</i>	269 841.51	4	6.4311	1.6021
<i>Glossophaga commissarisi</i>	4 974 223.1	1	7.6967	1
<i>Glossophaga morenoi</i>	3 143 56.09	1	6.4974	1
<i>Glossophaga soricina</i>	15 465 868	6	8.1894	1.7782
<i>Lasiurus borealis</i>	2 598 559.1	2	7.4147	1.3010
<i>Lasiurus cinereus</i>	21 759 652.98	4	8.3377	1.6021
<i>Lasiurus ega</i>	17 490 735.54	2	8.2428	1.3010
<i>Lasiurus intermedius</i>	1 863 284.42	3	7.2703	1.4771
<i>Lasiurus seminolus</i>	1 335 371.21	3	7.1256	1.4771
<i>Leptonycteris nivalis</i>	999 207.02	5	6.9997	1.6990
<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	1 217 816.36	4	7.0856	1.6021
<i>Macrotus californicus</i>	632 245.58	1	6.8009	1
<i>Macrotus waterhousii</i>	1 814 916.35	4	7.2589	1.6021

<i>Micronycteris microtis</i>	12 367 851	1	8.0923	1
<i>Molossus rufus</i>	15 178 757.42	3	8.1812	1.4771
<i>Mormoops megalophylla</i>	3 624 939	6	7.5593	1.7782
<i>Myotis velifer</i>	1 714 121.75	3	7.2340	1.4771
<i>Natalus mexicanus</i>	4 163 855	2	7.6195	1.3010
<i>Noctilio leporinus</i>	14 991 800.72	3	8.1759	1.4771
<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	13 392 624.04	3	8.1269	1.4771
<i>Nyctinomops macrotis</i>	18 149 920.2	2	8.2589	1.3010
<i>Perimyotis subflavus</i>	4 297 155.48	3	7.6332	1.4771
<i>Phyllostomus discolor</i>	12 188 897.67	3	8.0860	1.4771
<i>Pteronotus davyi</i>	2 748 221	6	7.4391	1.7782
<i>Pteronotus parnelli</i>	8 414 217	6	7.9250	1.7782
<i>Pteronotus personatus</i>	4 866 973	5	7.6873	1.6990
<i>Rhogeessa parvula</i>	449 612	1	6.6528	1
<i>Rhogeessa tumida</i>	263 308.67	4	6.4205	1.6021
<i>Sturnira parvidens</i>	15 518 876	1	8.1909	1
<i>Tadarida brasiliensis</i>	14 001 703	8	8.1462	1.9031

La correlación entre el número de especies por familia y el número de especies con rabia por familia fue positiva y significativa ($r = 0.9$, $p < 0.005$, $n = 7$). El resultado del análisis indica que el número de casos de murciélagos donde se ha detectado el virus de la rabia se incrementa con la riqueza total de especies por familia. En el caso del análisis de Escalamiento Multidimensional No Métricos (NMDS) apoya lo registrado con las correlaciones, ya que en los cuatro análisis de escalamiento multidimensional no métrico casi todas las variables mostraron coordenadas similares y se ubican en puntos cercanos al plano cartesiano (Figura 2): a) los valores de riqueza de murciélagos por familia en México y el número de casos de rabia por familia en México (stress: 0.08689, r^2 eje 1 = 0.9891 y eje 2 = 0.007148 y stress: 0.03886, r^2 eje 1 = 0.9972 y eje 2 = 0 ,respectivamente), b) el número de especies por hábito alimenticio en México y número de casos de rabia por hábito alimenticio (stress: 0.0284, r^2 eje 1 = 0.9044 y eje 2 = 0.04109 y stress: 0.08032, r^2 eje 1 = 0.9939 y eje 2 = 0, respectivamente), c) el número de especies por tipo de refugio en México y el número de casos de rabia por tipo de refugio en México (stress: 0.0284, r^2 eje 1 = 0.9044 y eje 2 = 0.04109 y stress: 0.08032, r^2 eje 1 = 0.9939 y eje 2 = 0 respectivamente) y d) número de especies de murciélagos por categoría de tamaño de área de distribución y el número de casos de rabia por categoría de tamaño de área de distribución (stress: 0, r^2 eje 1 = 0.9969 y eje 2 = 0 y stress: 0.05096, r^2 eje 1 = 0.9965 y eje 2 = 0, respectivamente).



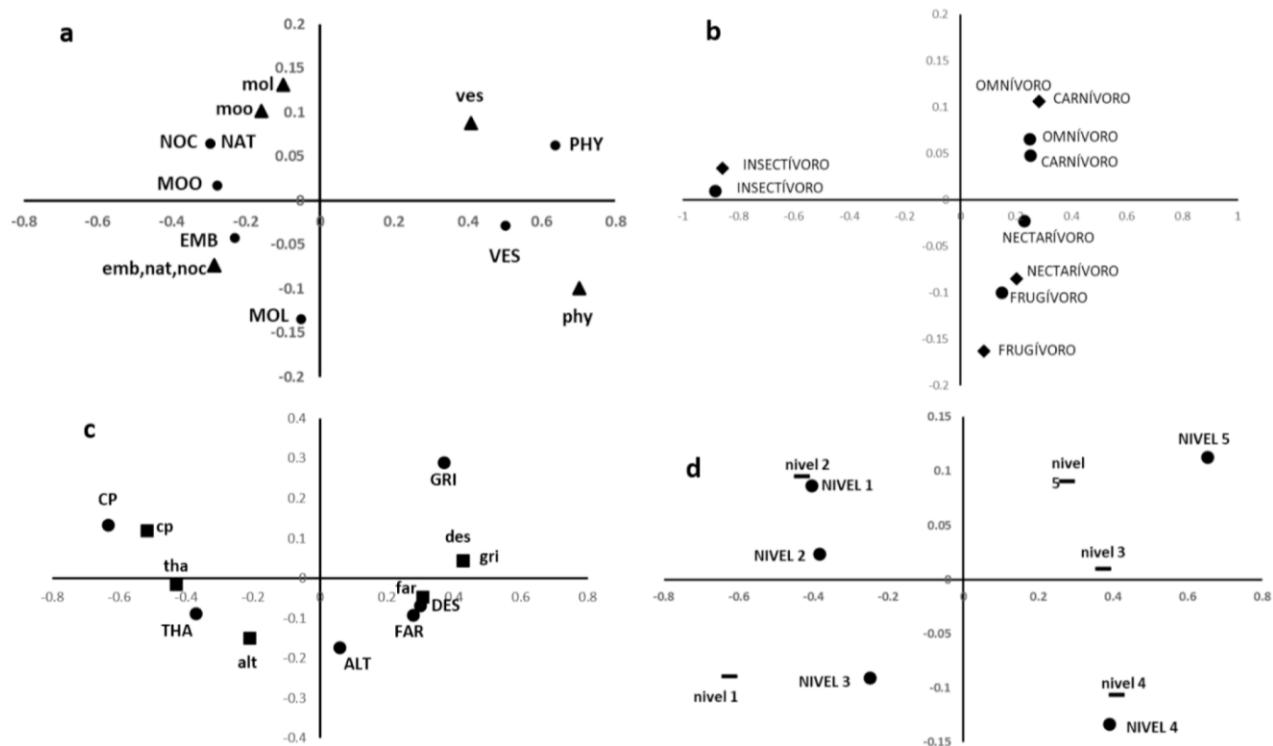


Figura 2. Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métricos (NMDS) con las diferencias entre: a) los valores de riqueza de murciélagos por familia en México (mayúsculas: EMB = Emballonuridae, NAT = Natalidae, PHY = Phyllostomidae, VES = Vespertilionidae, MOL = Molossidae, MOO = Mormoopidae) y número de casos de rabia por familia en México (minúsculas: emb = Emballonuridae, nat = Natalidae, phy = Phyllostomidae, ves = Vespertilionidae, mol = Molossidae, moo = Mormoopidae), b) número de especies por hábito alimenticio en México (mayúsculas) y número de casos de rabia por hábito alimenticio (minúsculas), c) número de especies por tipo de refugio en México (mayúsculas: CP = cuevas, ALT = alternativo, FAR = follaje de árboles, GRI = grietas en las rocas, THA = troncos y huecos de los árboles, DES = desconocido y número de casos de rabia por tipo de refugio en México (minúsculas) y d) número de especies de murciélagos por categoría de tamaño de área de distribución y el número de casos de rabia por categoría de tamaño de área de distribución

DISCUSIÓN

En los primeros listados de murciélagos portadores de rabia publicados en México se incluían 26 especies (Villa 1966, Baer 1975), y en estudios más recientes se han reportado 28 especies (Constantine 2009, Escobar *et al.* 2015). En este trabajo se registran 40 especies de murciélagos no hematófagos con el virus de la rabia en México y como indica la curva de acumulación este número puede aumentar. Esto representa un incremento del 32% en el número de reportes precedentes de rabia en este grupo biológico, y en conjunto incluye el 30% de la diversidad total (135) de especies de murciélagos no hematófagos registradas a nivel nacional (Ramírez-Pulido *et al.* 2014, Álvarez-Castañeda *et al.* 2015). Esta cifra es similar a la de Brasil, que es un país con una mayor extensión territorial y mayor riqueza de quirópteros, y donde se han registrado 42 especies portadoras de rabia (Martos-Sodré *et al.* 2010, Fahl *et al.* 2015), mientras que en los Estados Unidos de América se han registrado 33 especies y en Perú 19 especies (Constantine 2009).

Respecto a los hábitos alimenticios, la información recopilada muestra que el 65% de las especies de murciélagos con reporte de rabia son insectívoras y el 18% son frugívoras, lo que podría estar relacionado con el hecho de que el 72% de los murciélagos de México (97 especies de 135) se alimentan de insectos y el 14% de frutas (20 especies, Ceballos y Oliva 2005). De acuerdo con los resultados, el número de especies infectadas por hábito alimenticio es un reflejo de la riqueza específica en cada hábito. Esto coincide con lo registrado en estudios previos en países como Canadá (Fenton *et al.* 2020), Chile (Favic *et al.* 1999), y los Estados Unidos de América (Dyer *et al.* 2013), así como a nivel continental en América (Constantine 1979, 2009, Martos-Sodré *et al.* 2010, Escobar *et al.* 2015), Europa (Sánchez-Serrano 1999) y a nivel global (Willoughby *et al.* 2017). Incluso algunas especies de murciélagos insectívoros como *T. brasiliensis*, *L. cinereus*, *Pipistrellus hesperus* y *P. kuhlii* presentan variantes endémicas del virus de la rabia (Franka *et al.* 2006, Velasco-Villa *et al.* 2006, Lelli *et al.* 2018, Shipley *et al.* 2019).

Otra variable importante relacionada con la presencia de virus en murciélagos es el tipo de refugio, sobre todo los de uso comunitario como es el caso de cuevas (Olival *et al.* 2017). Esta evidencia empírica coincide con este trabajo, ya que 16 especies registradas con rabia se posan en cuevas, mientras que 10 utilizan troncos y huecos de los árboles y otras nueve usan refugios alternativos. Se ha evidenciado que los murciélagos que se posan en cuevas no albergan mayor riqueza viral que los murciélagos que utilizan otros tipos de refugio. De acuerdo con Willoughby *et al.* (2017) el intercambio viral entre murciélagos es común y es más probable que ocurra entre especies que habitan en cuevas en comparación con las que no las usan. Pero el mayor predictor del intercambio viral es el grado de superposición espacial entre especies. El virus más compartido entre los murciélagos es la rabia, un virus generalista que ha sido detectado en 61 de las 205 (30%) especies de murciélagos analizadas a nivel global. Particularmente, el co-perchado y la distancia filogenética son los principales predictores del intercambio viral entre especies. El uso de refugios que reúnen a diversas especies en gran abundancia puede permitir un contacto más estrecho entre individuos de diferentes especies, facilitando el contagio y la permanencia de los virus por un tiempo prolongado y potencializando una alta riqueza viral, mientras que en las colonias maternales densas se puede promover una transmisión viral intraespecífica (Willoughby *et al.* 2017). También es importante considerar que, en el caso de la transmisión en aerosol, una de las formas de contagio del virus de la rabia en cuevas, no se requiere contacto físico con los individuos infectados (Gibbons 2002, Johnson *et al.* 2006, Davis *et al.* 2007).

El tamaño del área de distribución de las especies es una variable que se relaciona con la presencia del virus de la rabia en murciélagos no hematífagos, debido a que teóricamente entre más área ocupe un taxón mayor será la probabilidad de contacto con otras especies (Maganga *et al.* 2014). Pero los resultados muestran que no hay relación entre el número de murciélagos no hematífagos infectados con rabia y el tamaño del área de distribución, lo cual sugiere que otros factores influyen de manera más importante para determinar la presencia del virus de la rabia en estos mamíferos.

En México, la incidencia del virus rábico en murciélagos no hematífagos oscila entre 0.1 - 5% (Scheeler-Gordon y Smith 2001), lo cual indica que su potencial efecto en la transmisión del virus a humanos es bajo. Otra causa que provoca la persecución de estos mamíferos son las creencias populares negativas sin fundamento debido a la idea errónea de que todos los murciélagos son hematífagos y sobre todo a la falta de información de su relevancia ecológica.

Esta ignorancia y prejuicios motivan la destrucción de sus refugios y en algunos casos la implementación de estrategias dirigidas al control de plagas mal diseñadas como ocurrió en décadas pasadas (Tuttle y Moreno 2005, Schneeberger y Voigt 2016, Shipley *et al.* 2019). Como en El Cerrado, Brasil, el control del murciélago vampiro (*D. rotundus*) ha afectado a las poblaciones del murciélago insectívoro *Lonchophylla dekeyseri* (Aguiar *et al.* 2010). Estas acciones pueden contribuir a prevenir su persecución sin sentido, aunado a la indispensable labor de comprender la biología, inmunología y ecología de las diferentes especies (Schneeberger y Voigt 2016, Shipley *et al.* 2019, Uieda y Goncalves 2020). Para lograr esto es necesario fomentar la colaboración entre investigadores de diferentes disciplinas y tomadores de decisiones, lo cual puede impulsar el desarrollo y la implementación de estrategias novedosas de control de la rabia (Benavides *et al.* 2017, Uieda y Goncalves 2020).

CONCLUSIONES

Se obtuvo un listado de 40 especies de murciélagos no hematófagos que han sido detectadas con rabia en un periodo de 61 años (1954-2015). Principalmente son especies con hábitos insectívoros que pertenecen a las familias Phyllostomidae y Vespertilionidae. La presencia de rabia se relaciona positiva y significativamente con el número de especies por familia en México, el número de especies en cada hábito alimenticio y el número de especies en cada tipo de refugio, pero no con el tamaño de su área de distribución. Es importante mencionar que los casos de rabia en especies no hematófagas en México son muy escasos, y no representan un riesgo de transmisión al humano.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a C. López la beca otorgada a J. Calderón-Patrón y a dos revisores anónimos quienes con sus observaciones mejoraron sustancialmente este trabajo.

CONFLICTO DE INTERÉS

Los autores declaran que no tienen intereses en competencia.

LITERATURA CITADA

- Aguiar LMS, Brito D, Machado RB (2010) Do current vampire bat (*Desmodus rotundus*) population control practices pose a threat to Dekersey's nectar bat's (*Lonchophylla dekeyseri*) long-term persistence in the Cerrado? Acta Chiropterologica 12: 285-292. <https://doi.org/10.3161/150811010X537855>
- Álvarez-Castañeda ST, Álvarez T, González-Ruiz N (2015) Guía para la identificación de los mamíferos de México en campo y laboratorio. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., y Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Guadalajara, México. 522p.
- Arita H (1993) Conservation biology of the cave bats of Mexico. Journal of Mammalogy 74: 693-702.

- Baer GM (1975) Rabies in non-hematophagous bats. In: Baer GM (ed) *The natural history of rabies*. Academic Press, New York. USA. pp. 79-97.
- Becker DJ, Broos A, Bergner LM, Meza, DK, Simmons, NB, Fenton MB, Altizer S, Streicker DG (2021) Temporal patterns of vampire bat rabies and host connectivity in Belize. *Transboundary and infected disease* 68: 870-879. <https://doi.org/10.1111/tbed.13754>
- Benavides JA, Rojas-Paniagua E, Hampson K, Valderrama W, Streicker DG (2017) Quantifying the burden of vampire bat rabies in Peruvian livestock. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 11: e0006105. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0006105.g004>
- Calisher CH, Childs JE, Field HE, Holmes KV, Schountz T (2006) Bats: Important reservoir hosts of emerging viruses. *Clinical Microbiology Reviews* 19: 531-545. <https://doi.org/10.1128/cmr.00017-06>
- Calisher CH (2015) Viruses in bats: A historic review. In: Lin-Fa W, Cowled C (eds) *Bats and viruses: a new frontier of emerging infectious diseases*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey. USA. pp: 23-45.
- Ceballos G (2014) *Mammals of Mexico*. Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland. USA. 984p.
- Ceballos G, Oliva G (2005) Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México. 923p.
- Cifuentes-Cortés E (1966) Rabia en un murciélagos insectívoro, Rhogeessa tumida tumida Allen 1866. *Revista de Investigaciones en Salud Pública* 26: 125-128.
- Colwell RK. (2013). EstimateS (9.1.0) [software]. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>. Fecha de consulta: 7 de febrero del 2023.
- Constantine DG (1979) An updated list of rabies-infected bats in North America. *Journal of Wildlife Diseases* 15: 347-349. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-15.2.347>
- Constantine DG (2009) Bat rabies and other lyssavirus infections. *Geological Survey Circular* 1329. Virginia, USA. 68p.
- Couto-Cabral C, Nunes de Moraes AC, Almeida-Barcelos-Dias AV, García-Araujo M, Cal-Moreira W, Mata-Matos GL (2012) Circulation of the rabies virus in non-hematophagous bats in the City of Rio de Janeiro, Brazil, during 2001-2010. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical* 45: 180-183.
- Davis AD, Rudd RJ, Bowen RA (2007) Effects of aerosolized rabies virus exposure on bats and mice. *The Journal of Infectious Diseases* 195: 1144-1150. <https://doi.org/10.1086/512616>
- Daszak P, Cunningham AA, Hyatt AD (2000) Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. *Science* 287: 443-449. <https://doi.org/10.1126/science.287.5452.443>
- Dyer JL, Wallace R, Orciari L, Hightower D, Yager P, Blanton JD (2013) Rabies surveillance in the United States during 2012. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 243: 805-815. <https://doi.org/10.2460/javma.243.6.805>
- Escobar LE, Townsend-Peterson A, Favi M, Yung V, Medina-Vogel G (2015) Bat-borne rabies in Latin America. *Revista del Instituto de Medicina Tropical Sao Paulo* 57: 63-72.
- Fahl WO, Garcia AIE, Achkar SM, Mori E, Asano KM, Iamamoto K, Scheffer KC (2015) Rabia transmitida por murciélagos en Brasil. *Acta Biológica Colombiana* 20: 21-35.
- Favic M, Yung VP, Pavletic C, Ramírez E, De Mattos C, De Mattos CA (1999) Rol de los murciélagos insectívoros en la transmisión de la rabia en Chile. *Archivos de Medicina Veterinaria* 31: 157-165.
- Fenton MB, Jackson AC Faure PA (2020) Bat bites and rabies: the Canadian scene. *FACETS* 5: 367-380. <https://doi.org/10.1139/facets-2019-006>
- Franka R, Constantine DG, Kuzmin I, Velazco-Villa A, Reeder SA, Streicker D, Orciari LA, Wong AJ, Blanton JD, Rupprecht ChE (2006) A new phylogenetic lineage of rabies virus associated with western pipistrelle bats (*Pipistrellus hesperus*). *Journal of General Virology* 87: 2309-2321. <https://doi.org/10.1099/vir.0.81822-0>
- George DB, Webb CT, Farnsworth ML, O'Shea J, Bowenc RA, Smith DL, Stanley TR, Ellison LE, Rupprecht ChE (2011) Host and viral ecology determine bat rabies seasonality and maintenance. *Proceedings National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 10208-10213. <https://doi.org/10.1073/pnas.1010875108>
- Gibbons RV (2002) Cryptogenic rabies, bats, and the question of aerosol transmission. *Annals of Emergency Medicine* 39: 528-536. <https://doi.org/10.1067/mem.2002.121521>
- Grimes JE, Eads RB, Irons JV (1955) An additional species of insectivorous bat naturally infected with rabies. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 4: 554-556. <https://doi.org/10.4269/ajtmh.1955.4.554>
- Johnson N, Phillipotts R, Fooks AR (2006) Airborne transmission of lyssaviruses. *Journal of Medical Microbiology* 55: 785-790. <https://doi.org/10.1099/jmm.0.46370-0>

- Johnson N, Montano-Hirose JA (2018) The impact of paralytic bovine rabies transmitted by vampire bats in Latin America and the Caribbean. *Revue scientifique et technique* 37(2): 451-459. <https://doi.org/10.20506/rst.37.2.2814>
- Jones KE, Bielby J, Cardillo M, Fritz SA, O'Dell JCDL, Orme CDL, Safi K, Sechrest W, Boakes EH, Carbone Ch, Connolly Ch, Cutts MJ, Foster JK, Grenyer R, Habib M, Plaster ChA, Price SA, Rigby EA, Rist J, Teacher A, Bininda-Emonds ORP, Gittleman JL, Mace GM, Purvis A (2009) PanTHERIA: A species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90: 2648. <https://doi.org/10.1890/08-1494.1>
- Kessing F, Ostfeld RS (2021) Dilution effects in disease ecology. *Ecology Letters* 24(11): 2490-2505. <https://doi.org/10.1111/ele.13875>
- Kunz TH, Braun de Torrez E, Bauer D, Lobova T, Fleming TH (2011) Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223: 1-38. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>
- Lelli D, Prosperi A, Moreno A, Chiapponi C, Gibellini AM, De Benedictis P, Leopardi S, Sozzi E, Lavazza A (2018) Isolation of a novel Rhabdovirus from an insectivorous bat (*Pipistrellus kuhlii*) in Italy. *Virology Journal* 15: 37. <https://doi.org/10.1186/s12985-018-0949-z>
- León B, Fallas-González S, Miranda Solís L, Ramírez-Cardoce M, Moreira-Soto A, Cordero-Solórzano JM, Hutter SE, González-Barrientos R, Rupprecht ChE (2021) Rabies in Costa Rica – Next Steps Towards Controlling Bat-Borne Rabies After its Elimination in Dogs. *Yale Journal of Biology and Medicine* 94: 311-319.
- Lorenzo-Monterrubio C, Rioja Paradela T, Carrillo Reyes A, Bolaños Citalán J, Sántiz EC, Navarrete Gutiérrez D (2018) Enfermedades zoonóticas virales emergentes. Importancia ecológica y su evaluación en el sureste de México. *Sociedad y Ambiente* 15: 131-146. <https://doi.org/10.31840/sya.v0i15.1791>
- Loza-Rubio E, De Mattos CC, Aguilar-Setién A, De Mattos CA (2000) Aislamiento y caracterización molecular de un virus rábico, obtenido de un murciélagos no hematífago en la ciudad de México. *Veterinaria México* 31: 147-152.
- Loza-Rubio E, Aguilar-Setién A (1998) Estudio de la variabilidad molecular del virus de la rabia en México. *Ciencia Veterinaria* 8 : 51-84.
- Luis AD, Hayman DTS, O'Shea TJ, Cryan PM, Gilbert AT, Pulliam JRC, Mills JN, Timonin ME, Willis CKR, Cunningham AA, Fooks AR, Rupprecht ChE, Wood JLN, Webb CT (2013) A comparison of bats and rodents as reservoirs of zoonotic viruses: are bats special? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20122753. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2753>
- Maganga GD, Bourgarel M, Vallo P, Dallo TD, Ngoagouni C, Drexler JC, Drosten Ch, Nakouné ER, Leroy EM, Morand S (2014) Bat distribution size or shape as determinant of viral richness in African bats. *Plos One* 9: e100172. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100172>
- Martos-Sodré M, Ruckert da Gamma A, Fernández de Almeida M (2010) Updated list of bat species positive for rabies in Brazil. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo* 52: 75-81. <https://doi.org/10.1590/S0036-46652010000200003>
- Nadin-Davis SA, Loza-Rubio E (2006) The molecular epidemiology of rabies associated with chiropteran host in Mexico. *Virus Research* 117: 215-226. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2005.10.006>
- Olival KJ, Hosseini PR, Zambrana-Torrelio C, Ross N, Bogich TL, Daszak P (2017) Host and viral traits predict zoonotic spillover from mammals. *Nature* 546: 646-650. <https://doi.org/10.1038/nature22975>
- Ramírez-Pulido J, González-Ruiz N, Gardner AL, Arroyo-Cabralles J (2014) List of recent land mammals of Mexico 2014. Special publications, Museum of Texas Tech University 63: 1-69.
- Salas-Rojas M, Sánchez-Hernández C, Romero-Almaraz ML, Schenell GD, Kretschmer-Schmid R, Aguilar-Setién A (2004) Prevalence of rabies and LPM paramyxovirus antibody in non-hematophagous bats captured in the central Pacific coast of Mexico. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene* 98: 577-584. <https://doi.org/10.1016/j.trstmh.2003.10.019>
- Salomón-Mulanovich G, Vázquez A, Albújar C, Guevara C, Laguna-Torres VA, Salazar M, Zamalloa H, Cáceres M, Gómez-Benavides J, Pacheco V, Contreras C, Kochel T, Niezgoda M, Jackson FR, Velasco-Villa A, Rupprecht Ch, Montgomery JM (2009) Human rabies and rabies in vampire and nonvampire bat species in southeastern Peru 2007. *Emerging Infectious Diseases* 15: 1308-1310. <https://doi.org/10.3201/eid1508.081522>
- Sánchez-Serrano LP (1999) Rabia transmitida por murciélagos insectívoros en España. *Boletín Epidemiológico Semanal* 7: 149-156.
- Scheeler-Gordon LL, Smith JS (2001) Surveys of bat populations in Mexico and Paraguay for rabies. *Journal of Wildlife Diseases* 37: 582-593. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-37.3.582>

- Schneeberger K, Voigt CC (2016) Zoonotic viruses and conservation of bats. In: Voigt CC, Kingston T (eds) *Bats in the Anthropocene: Conservation of bats in a changing world*. Springer International AG, Cham. Switzerland. pp: 263-292.
- Shipley R, Wright E, Selden D, Wu G, Aegeater J, Fooks AR, Banyard AC (2019) Bats and viruses: Emergence of novel Lyssaviruses and association of bats with viral zoonoses in the EU. *Tropical Medicine and Infectious Disease* 4: 31. <https://doi.org/10.3390/tropicalmed4010031>
- Tuttle MD, Moreno A (2005) Murciélagos cavernícolas del norte de México: su importancia y problemas de conservación. Bat Conservation International, Austin, Texas. 49p.
- Uieda W, Gonçalves de A FA (2020) Should the use of the vampiricide paste be abolished in the control of the hematophagous bat, the main transmitter of rabies to humans and herbivores in Latin America? *Journal of Biomedical Science & Research* 10(4): AJBSR. MS.ID.001540. <http://dx.doi.org/10.34297/AJBSR.2020.10.001540>
- Velasco-Villa AM, Gómez-Sierra G, Hernández-Rodríguez V, Juárez-Islas A, Meléndez-Félix F, Vargas-Pino O, Velázquez-Monroy O, Flisser A (2002) Antigenic diversity and distribution of rabies virus in Mexico. *Journal of Clinical Microbiology* 40: 951-958. <https://doi.org/10.1128/jcm.40.3.951-958.2002>
- Velasco-Villa A, Orciari LA, Juárez-Islas V, Gómez-Sierra M, Padilla-Medina I, Flisser A, Souza V, Castillo A, Franka R, Escalante-Mañe M, Sauri-González I, Rupprecht ChE (2006) Molecular diversity of rabies virus associated with bats in México and other countries of the Americas. *Journal of Clinical Microbiology* 44: 1697-1710. <https://doi.org/10.1128/jcm.44.5.1697-1710.2006>
- Villa RB, Meza-Ruiz G, Ortiz-Bonilla B, Villa-Cornejo B (1967) Rabia en dos especies de murciélagos insectívoros género *Pteronotus*, en condiciones naturales, colectados en Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 38: 9-16.
- Villa RB (1966) Los murciélagos de México, su importancia en la economía y la salubridad su clasificación sistemática. *Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México. México.* 471p.
- Villa RB, Jiménez A (1961) Acerca de la posición taxonómica de *Mormoops megalophylla senicula* Rehn, y la presencia del virus rágico en estos murciélagos insectívoros. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 31: 501-509.
- Villa RB, Jiménez A (1962) Tres casos más de rabia en los murciélagos de México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 32: 391-395.
- Villa RB, Álvarez B (1963) Rabies virus in the kidney and other tissues of vampire bats in western Mexico. *Zoonosis Research* 2: 77-82.
- Wibbelt G, Speck S, Field H (2009) Methods for assessing diseases in bats. In: Kunz TH, Parsons S (eds) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. The Johns Hopkins University Press. Maryland. USA. pp. 775-794.
- Willoughby AR, Phelps KL, PREDICT Consortium, Olival KJ (2017) A comparative analysis of viral richness and viral sharing in cave-roosting bats. *Diversity* 35: 1-16. <https://doi.org/10.3390/d9030035>