



## Breve reseña de la migración en murciélagos (Mammalia: Chiroptera), con enfoque en el Cono Sur de América del Sur y Paraguay

### Brief overview of migration in bats (Mammalia: Chiroptera), with a focus on the Southern Cone of South America and Paraguay

Robert D. Owen<sup>1,2</sup> & Montserrat Cubilla<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Centro para el Desarrollo de Investigación Científica (Asunción, Paraguay). [rowen@pla.net.py](mailto:rowen@pla.net.py).

<sup>2</sup>Department of Biology, Texas Tech University (Lubbock Texas, USA).

<sup>3</sup>Department of Fisheries, Wildlife and Conservation Biology, Kansas State University, Manhattan, USA. [montsecubilla@gmail.com](mailto:montsecubilla@gmail.com).

<http://zoobank.org/References/8D6A4B57-07F3-40B8-81AA-EC6D5ED89E21>

**Resumen.-** Debido a que la mayoría de los murciélagos son nocturnos, reservados y navegan usando un método que como humanos no percibimos con nuestros propios sentidos, el conocimiento sobre muchos aspectos de la biología de los murciélagos se ha quedado atrás del de muchos otros taxones de mamíferos. Es solo hace menos de un siglo que los biólogos han comenzado a estudiar científicamente las poblaciones y el comportamiento de los murciélagos, incluidas sus migraciones. La primera mención de la migración de murciélagos en la literatura biológica parece haber sido en 1887, basada en la observación de que algunas especies se vieren presentes en un área solo en ciertas épocas del año. Actualmente, se están utilizando una variedad de métodos, que incluyen anillamiento, análisis genéticos, análisis de isótopos estables y seguimiento con transmisores de radio o satélite para estudiar la migración de murciélagos. Se conocen 58 especies de murciélagos en Paraguay, algunos que aprovechan recursos estacionales. Revisamos el conocimiento actualmente disponible sobre la migración de murciélagos, enfocándonos en el Neotrópico, el Cono Sur y Paraguay, donde investigaciones recientes sugieren que algunas especies pueden ser migratorias. La conservación de los murciélagos migratorios plantea desafíos especiales que requieren esfuerzos nacionales e internacionales. El programa de “Áreas de Importancia para la Conservación de los Murciélagos” (AICOMs) de la Red Latinoamericana y del Caribe para la Conservación de los Murciélagos (RELCOM) actualmente cuenta con ocho áreas reconocidas en Paraguay, pero solo dos están en el Chaco y ninguno protege los murciélagos en el Pantanal. Se debe ampliar el programa de AICOMs, mayormente en la región Occidental.

**Palabras clave:** colecciones científicas, conservación, distribución, gremio trófico, migración.

**Abstract.-** Because most bats are nocturnal, secretive, and navigate using a method that we do not perceive with our own senses, knowledge about many aspects of bat biology has lagged behind that of many other mammalian taxa. Only within the last century have biologists begun to scientifically study populations and behavior of bats, including their migrations. The first mention of bat migration in the biological literature appears to have been in 1887, based on the observation that some species were observed in an area only at certain times of the year. A variety of methods, including banding, genetic analyses, stable isotope analyses, and tracking with radio or satellite transmitters are currently being used to study bat migration. 58 species of bats belonging to six families are currently known to occur in Paraguay, some of which utilize seasonal resources. We review the currently available knowledge regarding bat migration, focusing on the Neotropics, the Southern Cone and Paraguay, where recent research suggests that some species may be migratory. The conservation of migratory bats poses special challenges that require national and international efforts. The “Important Bat Areas” program (AICOMs, in Spanish) of the Latin American and Caribbean Network for Bat Conservation (RELCOM, in Spanish) currently includes eight recognized areas in Paraguay, but only two of those are in the Chaco, and none protect bats in the Pantanal. The AICOM program should be expanded, principally in the western region of the country.

**Key words:** conservation, distribution, migration, scientific collections, trophic guild.



“Thus they [bats] are being traced on their route and marked down in their seasonal homes. Before long the fragmentary observations of many naturalists put together will spell the truth and show us that the Bats are as migratory as the birds, and, though long despised, may be also as interesting and beautiful.” Ernest Thompson Seton, 1909.

“Por lo tanto, ellos [los murciélagos] están siendo rastreados en su ruta y marcados en sus hogares de temporada. En poco tiempo, las observaciones fragmentarias de muchos naturalistas, juntas deletrearán la verdad y nos mostrarán que los murciélagos son tan migratorios como los pájaros y, aunque despreciados durante mucho tiempo, también pueden ser tan interesantes y hermosos”. Ernest Thompson Seton, 1909 (traducido por los autores).

La presencia y diversidad de la fauna de murciélagos posee efectos muy importantes en la salud de las poblaciones humanas, incluido el control de poblaciones de insectos (tanto plagas agrícolas como vectores zoonóticos, que podrían ser virales, bacterianos o fúngicos), y el rol como agentes dispersores de semillas y polinizadores de muchas especies de plantas (agrícolas y de otro tipo) (Main, 1979; Sodr  et al., 2010; Corr a et al., 2013; Brook & Dobson, 2014; Prosser et al., 2014; Escobar et al., 2015; Moratelli & Calisher, 2015; Hodo et al., 2016). Por lo tanto, es fundamental comprender cuales especies de murci lagos est n presentes en qu  lugar, as  como en que cantidad, y en que epoca del a o.

En otras palabras, es importante detectar y describir los patrones de desplazamiento y las migraciones que puedan existir para las especies encontradas en un  rea geogr fica particular, ya que estos movimientos implicar an una variabilidad temporal en los servicios y "perjuicios" que brindan los murci lagos a las poblaciones humanas, incluyendo el transporte potencial de pat genos de una regi n a otra (Brook y

Dobson, 2014; Chen et al., 2014; Prosser et al., 2014). En este art culo, revisamos brevemente el conocimiento actualmente disponible sobre la migraci n en murci lagos, enfoc ndonos en el Neotr pico, el Cono Sur y Paraguay, donde investigaciones recientes sugieren que algunas especies son migratorias.

### **Migraci n de murci lagos mundialmente y en las Am ricas: una breve rese a hist rica**

La evidencia de migraci n en murci lagos se ha dividido generalmente en seis clases. En orden cronol gico aproximado de desarrollo en la literatura, son:

1. Una especie (o un sexo de una especie) se observa en un  rea con mayor abundancia (o  nicamente) en determinadas  pocas del a o. Miller (1897) inform  que *Lasiurus borealis*, *L. cinereus* y *Lasionycteris noctivagans* (Vespertilionidae) estuvieron presentes solo durante agosto y septiembre en Cape Cod, Massachusetts, EE.UU. Zinn & Baker (1979) observaron que *L. cinereus* se encontr  en Florida (EE.UU.) s lo en oto o (octubre - noviembre) y primavera (febrero - abril). Romano et al. (1999) describieron una colonia de maternidad de *Tadarida brasiliensis* (Molossidae) que estuvo presente de septiembre a febrero en Rosario, Argentina. Jonasson & Guglielmo (2016) encontraron que las hembras de *L. noctivagans* llegaron antes que los machos en Ontario, Canad , y que un clima inusualmente fr o retras  su llegada en uno de los a os de su estudio.
2. La misma especie tambi n se encuentra en distintas  reas en distintas  pocas del a o. Merriam (1887) present  evidencia de que *L. cinereus* pasa el verano en el norte de los Estados Unidos (EE.UU.) y Canad , ocurre en el oto o en la costa atl ntica de los EE.UU. y aparece en el invierno en el sureste de los EE.UU.

Findley & Jones (1964) mapearon las distribuciones estacionales de *L. cinereus* tanto en América del Norte como en América del Sur, contribuyendo a la evidencia de migración en América del Norte y sugiriendo que las poblaciones subtropicales y templadas de esta especie en América del Sur también podrían ser migratorias. Utilizando el mismo método de mapeo de las distribuciones mensuales, Cryan (2003) presentó la evidencia de *L. cinereus*, *L. borealis*, y *L. noctivagans* como especies migratorias en América del Norte. En América del Sur, Esbérard et al. (2011) encontraron que *Pygoderma bilabiatum* (Phyllostomidae) solo estaba presente estacionalmente en elevaciones más altas, con algunas diferencias estacionales en la elevación entre los sexos.

3. Los animales identificados individualmente (marcados) se encuentran en diferentes lugares en diferentes épocas del año. Griffin (1940) anilló 11.739 individuos de seis especies de murciélagos durante cuatro años en Nueva Inglaterra (EE.UU.), y recuperó 14 individuos anillados a distancias de hasta 142 millas (228 km) de donde fueron anillados, generalmente uno o dos años después de haber sido anillados. Basándose en murciélagos anillados tanto en México como en los EE.UU., Villa R. & Cockrum (1962) concluyeron que la mayoría de los individuos de la mayoría de las colonias de *Tadarida brasiliensis mexicana* (Molossidae) pasaban el verano en Oklahoma, Texas, Nuevo México y Arizona (EE.UU.) y pasaban el invierno en el centro de México. Cockrum (1969) reportó los resultados de anillar 162.892 *T. brasiliensis* en Arizona y el oeste de México entre 1952-1967, reportando algunas migraciones de más de 1600

km. Además, también informó que cuatro poblaciones de esta especie parecían ser conductual y probablemente genéticamente distintas, con las dos poblaciones orientales contando con migraciones de larga distancia y las dos occidentales solo con migraciones cortas. Glass (1982) y sus estudiantes de grado anillaron aproximadamente 170.000 *T. brasiliensis* en el oeste de Oklahoma (EE.UU.) entre 1952 y 1968 y encontraron que esta población migra entre 800-1840 km hacia el sur camino a México en el invierno. Ellison (2008) brindó una revisión detallada de las actividades y los resultados del *Bat Banding Program* (Programa de Anillamiento a Murciélagos) realizado entre 1932-1972 por el Servicio Biológico de los Estados Unidos y el Servicio de Pesca y Vida Silvestre de los Estados Unidos. En el sureste de Brasil, aunque no pudieron determinar si los movimientos eran migratorios o nómadas, Esbérard et al. (2017) reportaron movimientos de *Artibeus lituratus* de 71 y 101 km, de *Sturnira lilium* de 78 km y de *Platyrrhinus lineatus* de 120 km (todos Phyllostomidae), basados en recuperaciones de murciélagos anillados.

4. Las poblaciones genéticamente identificables se encuentran en diferentes áreas en diferentes épocas del año. Wilkinson y Fleming (1996) utilizaron variación de la secuencia de ADN mitocondrial para concluir que *Leptonycteris yerbabuena* (Phyllostomidae; previamente conocido como *L. curasoae*) incluye dos poblaciones migratorias geográfica y genéticamente distintas en México y el suroeste de los Estados Unidos. También utilizando secuencias de ADN mitocondrial, Russell et al. (2005) revisaron las cuatro poblaciones de *T. brasiliensis* descritas por Cockrum

(1969) y estuvieron de acuerdo en que son migratorias como se describe, pero encontraron que no son genéticamente distintas.

5. Los murciélagos están seguidos de un lugar a otro mediante transmisores colocados sobre el animal. Dechmann et al. (2014) monitorearon transmisores de radio en *Nyctalus noctula* (Vespertilionidae), siguiendo por avión durante sus primeros pasos migratorios en Europa. O'Mara et al. (2014) revisaron estudios de rastreo de murciélagos por radio telemetría y concluyeron que muchos eran ineficientes o estaban mal planificados. Diseñaron un nuevo sistema para conectar el transmisor al murciélago y lo probaron con éxito en *N. noctula* y dos filostómidos (*Artibeus jamaicensis* y *Uroderma bilobatum*), y sin éxito en *Molossus molossus* (Molossidae). O'Mara et al. (2019) incluyeron un transmisor de presión barométrica para un rastreo tridimensional de una población migratoria de *N. noctula*.
6. Los datos bioquímicos recopilados de murciélagos pueden indicar ubicaciones previas del individuo en diferentes latitudes o elevaciones, mediante la formación de ciertos tejidos en ese periodo de tiempo. Fraser (2011) evaluó valores de los isótopos estables de hidrógeno extraídos de tejido queratinoso (pelo y garras) de tres especies de vespertilionidos de zonas templadas, y encontró evidencia inconsistente de migración en *L. borealis* y *L. noctivagans*, pero evidencia de probable migración en *Perimyotis subflavus* (Vespertilionidae).

Para revisiones extensas de estudios de migración en murciélagos, ver Fleming & Eby, 2003; Popa-Lisseanu & Voigt, 2009; Krauel & McCracken, 2013; McGuire & Boyle, 2013; y Fleming, 2019.

### ¿Por qué los murciélagos tropicales podrían migrar?

Hay dos razones fundamentales por las que los murciélagos pueden migrar. Primero, para encontrar condiciones más favorables de temperatura y humedad; y segundo, para incrementar la disponibilidad de alimentos. Fleming & Eby (2003), en su revisión exhaustiva de la migración de murciélagos, detallan numerosos ejemplos de especies tanto en el Nuevo como en el Viejo Mundo, que migran por estos dos motivos generales. Como señalan, la mayor parte de la migración de murciélagos se conoce de especies en las regiones templadas de América del Norte y Eurasia, los cuales corresponden principalmente a insectívoros aéreos que migran e hibernan para evitar hábitats que sean energética y fisiológicamente desfavorables durante el invierno.

Pocas especies tropicales o subtropicales han sido documentadas como migratorias, y a diferencia de algunos murciélagos de zonas templadas, no están asociados con hibernación (Fleming & Eby, 2003). La mejor documentada es *L. yerbabuenae*, una especie mencionada anteriormente que se alimenta de polen, néctar y frutos de una amplia variedad de plantas suculentas, en su mayoría. Durante el otoño y el invierno, las poblaciones del oeste de México viven en bosques secos tropicales y visitan las flores producidas por árboles y arbustos durante un máximo de floración anual. Después del apareamiento, muchas hembras preñadas (pero pocos machos) migran 1000 km o más al desierto de Sonora en el noroeste de México y Arizona, a lo largo de un "corredor de néctar" de cactus columnares en floración. Una vez en el desierto de Sonora, forman colonias de maternidad y se alimentan de una fuente muy rica de néctar y polen producido por varias especies de cactus columnares que florecen en primavera. Las poblaciones de esta especie que viven en el centro o sur de México son más sedentarias, porque sus recursos florales están disponibles todo el año (Fleming et al., 1996; Fleming &

Nassar, 2002).

### **Migración de murciélagos en el Cono Sur, América del Sur**

Muy pocos estudios han evaluado explícitamente la migración de murciélagos en el Neotrópico, especialmente en el Cono Sur de América del Sur. El estudio de Romano et al. (1999) de una colonia de *T. brasiliensis* en Argentina puede haber sido el primer informe de migración de murciélagos en el Cono Sur. Esbérard et al. (2011) encontraron evidencia de migración altitudinal en *P. bilabiatum* (Phyllostomidae) en el sureste de Brasil. Aunque no infirieron la migración per se, Esbérard et al. (2017) reportaron movimientos de larga distancia de tres especies de murciélagos filostómidos en el sureste de Brasil. Scultori & Silva (2018) infirieron migración o nomadismo en *P. bilabiatum*, ya que su abundancia en un sitio en el sureste de Brasil estaba altamente correlacionada con la fenología de fructificación de *Citharexylum solanaceum* (Verbenaceae), un árbol nativo de la región. Varios estudios han evaluado especies o conjuntos de murciélagos a lo largo del tiempo y han informado cambios estacionales. Mello (2009) evaluó los filostómidos frugívoros durante cuatro años en el estado de Río de Janeiro, Brasil, e informó que la estacionalidad observada sugiere que los patrones de rotación de especies temporales están relacionados con la abundancia de alimentos preferidos. Stevens & Amarilla-Stevens (2012) reportaron diferencias significativas entre las estaciones cálidas y frías con respecto a la composición y diversidad de especies en los filostómidos frugívoros en el noreste de Paraguay.

### **Los murciélagos del Paraguay**

El trabajo realizado por López-González (2005) constituye el primer inventario extensivo sobre los murciélagos del Paraguay, ofreciendo información sobre el registro de 54 especies de murciélagos para este país, algunas con citas nuevas. Estudios posteriores mencionan

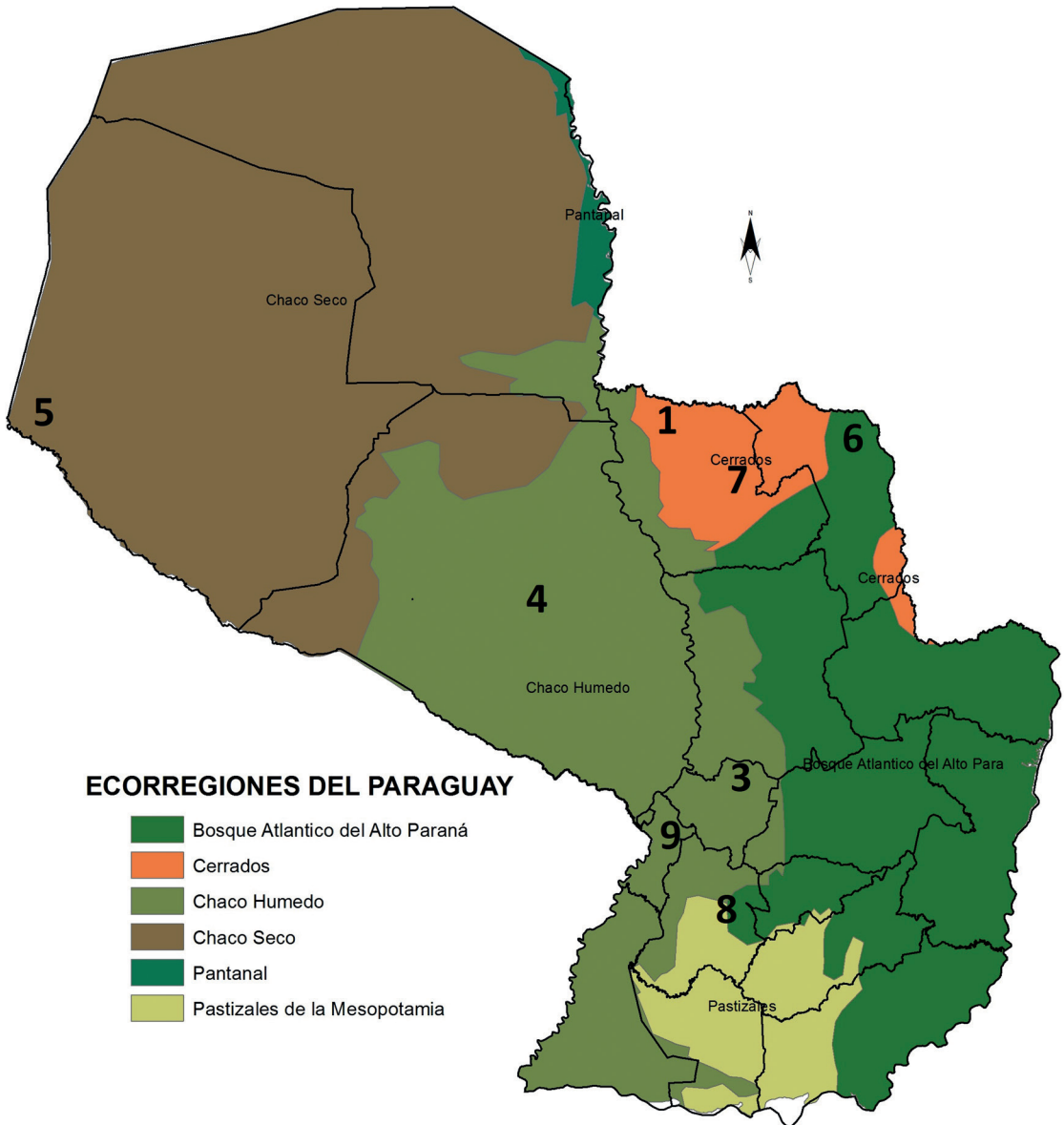
nuevos registros, llegando en la actualidad a 58 especies de murciélagos (Stevens et al., 2010; Owen et al., 2014; Moratelli et al., 2015). Paraguay se encuentra en el centro del continente sudamericano, en una zona de transición entre los trópicos y subtropicos, y abarca la interfaz entre varias ecorregiones importantes. Por eso, muchas especies de murciélagos se mantienen en condiciones límite respecto a sus tolerancias ecológicas, y alcanzan el límite de su distribución geográfica dentro del país.

Parece probable que especies con distribuciones principalmente tropicales que también se extienden a latitudes subtropicales, como algunas paraguayas, migran estacionalmente. Dicha migración puede ser latitudinal o altitudinal, permitiendo encontrar temperaturas más favorables y / o a lo largo de gradientes de recursos alimentarios o entre parches de recursos estacionalmente puntuales (Fleming, 1989, 2019), sean insectos efímeros o fenologías de floración y fructificación espaciotemporalmente cambiantes de importantes plantas.

A pesar de los estudios (tanto en Paraguay como en los países colindantes) de hábitat o afinidades ecorregionales de varias especies de murciélagos, casi no hay mención explícita en la literatura del movimiento o la migración de los murciélagos en Paraguay. Myers & Wetzel (1983) reportaron que “[*Artibeus lituratus*] puede ser migratorio en el Chaco Boreal” (traducido por los autores). Stevens & Amarilla-Stevens (2012) evaluaron la variación estacional del gremio de frugívoros (Phyllostomidae) en dos sitios de la ecorregión del Bosque Atlántico. De las siete especies evaluadas, la mayoría fueron menos abundantes durante los meses fríos y secos (mayo - septiembre). Los autores indicaron que dos explicaciones razonables podrían ser postuladas para esto. La primera, menores tasas de actividad de los murciélagos frugívoros durante los períodos más fríos, ya que los murciélagos se alimentan con menos frecuencia o caen en estado de torpor durante las noches más frías. Una segunda posibilidad sugerida fue que

el movimiento estacional de parte de la población podría resultar en la presencia continua de una especie, pero en menor número (“migración parcial”, Chapman et al., 2011). Haciendo eco de este acertijo, Stuhler et al. (2019) informaron que *P. lineatus* fue capturado con mucho menor

frecuencia durante los meses de invierno (mayo-septiembre) en dos sitios del Bosque Atlántico en el este de Paraguay, y concluyó que “Lo que *P. lineatus* ... hace durante los meses de invierno sigue siendo un misterio” (traducido por los autores).



**Figura 1.** Seis ecorregiones de Paraguay, modificado de Clay et al. (2008). Se muestran las ocho Áreas de Importancia para la Conservación de Murciélagos (AICOM) actuales: 1) Cerrados de Tagatiya, 3) Estancia Sombrero, 4) Estancia La Victoria, 5) Pedro P. Peña, 6) Parque Nacional Cerro Cora, 7) Parque Nacional Serranía de San Luis, 8) Parque Nacional Ybycuí y 9) Campus de la Universidad Nacional de Asunción (UNA), San Lorenzo.

### Estatus migratorio de murciélagos paraguayos

Owen & Camp (2021) evaluaron la estacionalidad de 18 especies dentro de cinco de las seis ecorregiones definidas por Clay et al. (2008), excluyendo el Pantanal por su menor extensión en Paraguay (Fig. 1). Con análisis estadísticos de estos registros, primero identificaron la(s) ecorregión(es) preferidas de cada especie, y luego evaluaron la variación estacional en abundancias tanto dentro como fuera de su(s) ecorregión(es) preferidas. Al combinar estas dos clases de información, concluyeron que cinco especies migran fuera de Paraguay, dos migran dentro del país y tres exhiben migración tanto dentro como fuera del país. Se determinó que ocho especies no eran migrantes o por lo menos no se encontró evidencia de migración (Tabla 1).

La información que se presenta a continuación es en gran parte el resultado de la investigación de Owen & Camp (2021). Posteriormente, una especie más (*Artibeus planirostris*) fue analizado y se agregó a la tabla de especies que se discute en esta sección. Entre las ocho especies dependientes de plantas (frugívoras y nectarívoras) evaluadas, tres parecen ser migrantes fuera del país, dos dentro del país, y tres no migrantes (Tabla 1). Por lo tanto, cuatro de las ocho especies dependientes de plantas se designan como migrantes.

La migración de murciélagos tropicales o subtropicales también podría incluir una respuesta a la variación estacional en la disponibilidad de insectos, correspondiente a los ciclos climáticos estacionales. De las diez especies insectívoras (incluido el insectívoro acuático *Noctilio albiventris*) evaluadas en sus análisis, se encontró que tres eran migrantes fuera del país, tres migraron tanto dentro como fuera de Paraguay y cuatro no migran. Por tanto, seis de las diez especies insectívoras son migrantes. La especie restante, un sanguívoro, aparentemente no migra.

De igual interés sería la asociación del es-

tado migratorio con otras características de la especie, incluida la preferencia de ecorregión, el tamaño corporal, el estado latitudinal y el tamaño de distribución. Una revisión de estas categorías revela que no existe una concordancia general entre el estado migratorio y cualquiera de estas características de la especie (Tabla 1). Sin embargo, se observan varios agrupamientos más pequeños. Dos de los migrantes de fuera del país que son insectívoros aéreos (*Molossops temminckii* y *Lasiurus ega*), prefieren una de las ecorregiones del Chaco, y sus distribuciones latitudinales incluyen ambos a los trópicos y los subtropicos. No hay otros reportes en la literatura de migración en *M. temminckii*. Tamsitt et al. (1964) afirmaron que *L. ega* es migratoria en el Neotrópico. Este murciélago ha sido reportado como migrante parcial en el extremo norte de su distribución (suroeste de E.E.U.U. y norte de México – Constantine, 1946; Cockrum, 1991; Findley & Jones, 1964; Woloszyn & Woloszyn, 1982), y unos registros del Atlántico sur sugieren que también puede ser migratorio en el extremo sur de su distribución (Van Deusen, 1961; Esbérard & Moreira, 2006).

Las otras cuatro especies que migran fuera del país (*N. albiventris*, *Glossophaga soricina*, *A. lituratus* y *A. planirostris*) son especies tropicales con grandes distribuciones. No hay otros reportes en la literatura de migración en *N. albiventris*. Aunque generalmente se considera que *G. soricina* no es migratoria, Pedro & Taddei (2002) encontraron que estaba ausente en una localidad del sureste de Brasil durante enero-abril, y los análisis de isótopos estables de hidrógeno sugieren que se somete a la migración de altura en Nicaragua (Fraser, 2011). Timm & LaVal (2000) informaron migración de altura en *A. lituratus* en Costa Rica, basada en su ausencia estacional de un sitio de gran elevación. McCulloch et al. (2013) muestrearon *A. lituratus* en el Bosque Atlántico fragmentado y no fragmentado en el este de Paraguay y el noreste de Argentina, y no encontraron correlación entre la distancia geográfica y la diferenciación ge-

**Tabla 1.** Especies de murciélagos comunes en Paraguay, mostrando preferencia ecorregional (CS: Chaco Seco; CH: Chaco Húmedo; Ce: Cerrado; PM: Pastizales Mesopotámicos; BA: Bosque Atlántico); preferencia estacional (S: Seco; H: Húmedo; V: Variable; N: ninguno); estado migratorio (FP: fuera del país; DP: dentro del país; Ambos: fuera y dentro del país; NM: no migratorio); tamaño de cuerpo (P: < 12 g; M: 12-20 g; G: > 20 g); latitud (S: subtropical; T: trópico); y tamaño de distribución (P: pequeña, menos de 1/4 de la superficie de América del Sur; M: mediana, entre 1/4 y 1/2 de la superficie del continente; G: grande, más de 1/2 de la superficie del continente). Tamaños de las distribuciones tomado de los mapas de la Unión Internacional de la Conservación de la Naturaleza. Adaptado de Owen y Camp (2021, Tabla 4).

Gremio Trófico	Familia	Especie	Preferencia Ecorregional	Estacionalidad General	Estado migratorio	Tamaño de Cuerpo	Latitud	Tamaño de Distribución	
Insectívoro	Molossidae	<i>Eumops patagonicus</i>	CS, CH	S, V	Ambos	M	S	P	
		<i>Molossops temminckii</i>	CS	S	FP	P	T, S	M	
		<i>Molossus molossus</i>	Ce, CS	S	NM	M	T, S	G	
		<i>Molossus rufus</i>	CH	N	NM	G	T	G	
		<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	CH	S	Ambos	P	T	G	
	Vespertilionidae	<i>Myotis albescens</i>	CH	S	Ambos	P	P	T, S	G
		<i>Myotis nigricans</i>	PM, CS, CH	S	NM	P	P	T	G
		<i>Eptesicus furinalis</i>	Ce, CH	N	NM	P	P	T, S	G
		<i>Lasiurus ega</i>	CH	S	FP	M	M	T, S	G
		<i>Noctilio albiventris</i>	CS, CH	S	FP	G	G	T	G
Sanguí.	Noctilio.	<i>Desmodus rotundus</i>	PM, CH	N	NM	G	T, S	G	
		<i>Glossophaga soricina</i>	Ce	V	FP	P	T	G	
Nectar.	Phyllostomidae	<i>Carollia perspicillata</i>	BA, PM	N	NM	M	T	G	
		<i>Artibeus lituratus</i>	BA	H	FP	G	T	G	
		<i>Artibeus fimbriatus</i>	BA	N	NM	G	T	P	
		<i>Artibeus planirostris</i>	Ce	V	FP	G	G	T, S	M
		<i>Platyrrhinus lineatus</i>	Ce	N	NM	G	G	T, S	M
		<i>Pygoderma bilabiatum</i>	BA	N	DP	M	M	T	M
		<i>Sturnira lilium</i>	BA, PM	N	DP	M	M	T, S	M



nética entre las poblaciones en ninguno de esos bosques, consistente con la dispersión regular a larga distancia y altas tasas de flujo genético. Arnone et al. (2016) y Esbérard et al. (2017) documentaron distancias de desplazamiento de 113, 101 y 71 km de individuos de *A. lituratus* en el centro y sur de Brasil. Rodríguez-Rocha et al. (2012) indicaron que en Colombia oriental, *A. planirostris* es un frugívoro nómada que hace migraciones de entre 350 – 800 km entre las sabanas llaneras y la vertiente oriental de la Cordillera Oriental.

Ambos migrantes dentro del país (*P. bilabiatum* y *S. lilium*) tienen afinidad ecorregional con el Bosque Atlántico y son frugívoros con distribuciones tropicales de tamaño mediano. En el sur de Brasil, se ha informado que *P. bilabiatum* realiza migraciones de distancias relativamente cortas desde elevaciones más altas a más bajas en los meses más fríos (Esbérard et al., 2011). Estos autores también informaron que los machos de *P. bilabiatum* son más abundantes en elevaciones bajas y las hembras en elevaciones intermedias y altas. Aunque no se infirió la migración, se informó que un *S. lilium* se había movido una distancia de 78 km durante un período de 366 días en el sur de Brasil (Esbérard et al., 2017). Giannini (1999) y Mello et al. (2008) informaron que *S. lilium* estuvo mayormente ausente en los meses más fríos en localidades de alta elevación en el noroeste de Argentina y el centro de Brasil, lo que sugiere que migran a elevaciones más bajas. Hay varios informes en la literatura de la probable migración de *S. lilium* en América del Norte y Central, pero en realidad, estos se refieren a especies de *Sturnira* que desde entonces han sido reconocidas como distintas de *S. lilium* (Velazco & Patterson, 2013).

Tres especies (*Eumops patagonicus*, *Nyctinomops laticaudatus* y *Myotis albescens*) parecen migrar tanto dentro como fuera del país. *Eumops patagonicus* es un insectívoro con una pequeña distribución subtropical. No hay otros reportes en la literatura de migración en *E. patagonicus*. Las otras dos especies están aso-

ciadas con el Chaco Húmedo y son insectívoros con grandes distribuciones tropicales. Tavares et al. (2017) informaron que *N. laticaudatus* utilizó afloramientos rocosos en el oeste del Amazonas como refugio estacional, migrando a lugares desconocidos durante las inundaciones estacionales del río. No hay otros reportes en la literatura de migración en *M. albescens*, que tiene una distribución grande que abarca los trópicos y subtropicos, y que en Paraguay prefiere el Chaco Húmedo.

Ocho especies (dos molósidos, dos vespertilionidos y cuatro filostómidos, incluyendo cuatro insectívoros, un sanguívoro y tres frugívoros) aparentan ser no-migrantes en Paraguay. En conjunto, están asociadas con las cinco ecorregiones evaluadas. De estas, cuatro están distribuidas tanto tropical como subtropicalmente, y cuatro están confinadas a los trópicos. Seis tienen grandes distribuciones, una mediana y otra pequeña. No se ha informado en la literatura de la migración de *Molossus molossus*, *M. rufus*, *Eptesicus furinalis*, *Myotis nigricans*, o *Artibeus fimbriatus*. Aunque Tamsitt & Valdivieso (1962) indicaron que *D. rotundus* no era migratorio, Trajano (1996) afirmó que *D. rotundus* emigró a regiones más cálidas durante la estación fría, desde un área en el sureste de Brasil. Stevens & Amarilla-Stevens (2012) encontraron que ni *Carollia perspicillata* ni *Artibeus fimbriatus* exhibieron estacionalidad en sus sitios del Bosque Atlántico paraguayo, en concordancia con los hallazgos de Owen & Camp (2021) de que estas especies no migran en Paraguay. Las hembras de *C. perspicillata* están ausentes en el oeste de Costa Rica durante la estación seca prolongada, cuando los frutos son escasos (Fleming, 1988). Stuhler et al. (2019) reportaron variación estacional en la abundancia de *P. lineatus* en sus sitios de Bosque Atlántico paraguayo, pero el Bosque Atlántico es una de las ecorregiones no preferidas de esta especie (el Cerrado es la región preferida). Aunque no se infirió la migración, se informó que un individuo de *P. lineatus* se había movido una distancia de 120

km durante un período de 307 días en el sur de Brasil (Esbérard et al., 2017).

Cuatro especies de murciélagos (dos molósidos y dos vespertiliónidos) que se encuentran en Paraguay pero que no se incluyeron en los análisis de Owen & Camp (2021), han sido reportadas como migratorias en otras partes de su distribución (Krauel & McCracken, 2013). *Tadarida brasiliensis* es migratoria en Estados Unidos y México (Villa R. & Cockrum, 1962; Cockrum, 1969; Glass, 1982), así como en el centro de Argentina (Romano et al., 1999). *Eumops perotis* también es migratorio en México (Medellín, 2003). Ambos molósidos son poco comunes en las colecciones de murciélagos paraguayos, con solo 22 y 30 especímenes, respectivamente. *Lasiurus blossevillii* y *L. cinereus* fueron reportados como migratorios en Norteamérica, aunque *L. blossevillii* y *L. borealis* fueron tratados juntos en los estudios (Findley & Jones, 1964; Cryan, 2003). *Lasiurus blossevillii* está representado por 76 especímenes paraguayos y *L. cinereus* por 17. Por lo tanto, los datos de los especímenes son insuficientes para detectar la migración de estas cuatro especies en Paraguay, utilizando métodos estadísticos.

### Consideraciones de conservación para la quiropterofauna de Paraguay

Entre otras cosas, el trabajo reciente ha producido información más detallada sobre las afinidades ecorregionales de 19 especies de murciélagos paraguayos en comparación a la que estaba disponible anteriormente. Once especies se asocian preferentemente con una sola ecorregión (un molósido con el Chaco Seco, dos molósidos y dos vespertiliónidos con el Chaco Húmedo, tres filostómidos con el Cerrado y tres filostómidos con el Bosque Atlántico). Siete están asociadas con dos ecorregiones, incluyendo un molósido y un noctiliónido, asociados con las dos regiones del Chaco, dos filostómidos asociados con las ecorregiones de Pastizales y Bosque Atlántico, un molósido y un vespertiliónido con una de las regiones del Chaco y

el Cerrado, y el filostómido sanguívoro con el Chaco Húmedo y la Pradera. Una sola especie (*M. nigricans*) se asoció preferentemente con tres ecorregiones (ambas regiones del Chaco y el Pastizal). En resumen, cinco especies prefieren el Chaco Seco, nueve el Chaco Húmedo, cuatro el Cerrado, cuatro los Pastizales Mesopotámicos y cinco el Bosque Atlántico.

El Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de Paraguay (MADES-Py) ha incluido 50 sitios dentro de su Sistema de Áreas Naturales Protegidas (SINASIP), que varían en tamaño entre 3 – 4.707.250 ha., distribuidos por todo el país. El nivel real de protección es bastante incoherente e inconsistente entre ellos, con algunos bien protegidos y otros experimentando conversión del uso de la tierra sin planificación. Yahnke et al. (1998) evaluaron la efectividad de la protección de especies de mamíferos por cuatro de estas reservas (dos en el Chaco Seco, una en el Bosque Atlántico y una ubicada en la intersección del Bajo Chaco, Pastizales y Bosque Atlántico). Con base en registros de especímenes y mapas de distribución para las 49 especies de murciélagos registrados en Paraguay, encontraron que 40 especies fueron confirmadas en una o más de las cuatro reservas y otras siete probablemente ocurrieron en al menos una de las reservas.

El Programa para la Conservación de Murciélagos del Paraguay (PCM-Py), en colaboración con la Red Latinoamericana y del Caribe para la Conservación de Murciélagos (REL-COM), ha designado nueve Áreas Importantes para la Conservación de Murciélagos (AICOM) en Paraguay, aunque una ha sido eliminada de la lista debido a la conversión extensiva del uso de la tierra (Tabla 2). De las ocho restantes, una está en el Chaco Seco, tres en el Chaco Húmedo, dos en el Cerrado, una en el Bosque Atlántico y una fortuitamente en la transición entre Chaco Húmedo, Pastizales y Bosque Atlántico (Fig. 1). Así, las especies que prefieren el Chaco Húmedo y el Cerrado están presuntamente protegidas por las seis AICOM dentro de esas ecorregiones

**Tabla 2.** Listado de las Áreas de Importancia para la Conservación de Murciélagos (AICOMs) reconocidas en Paraguay por la Red Latinoamericana y del Caribe para la conservación de los Murciélagos (RELCOM). AICOM A-PY-002 (Finca Texeira) fue eliminada de la lista de las AICOMs debido a la conversión extensiva del uso de la tierra.

Código	Nombre	Ecorregión	URL del Sitio de Internet
A-PY-001	Cerrados de Tagatiya	Cerrado	<a href="https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/tagatiya,102.html#dj-classifieds">https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/tagatiya,102.html#dj-classifieds</a>
A-PY-003	Estancia Sombrero	Chaco Húmedo	<a href="https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/sombrero,46.html#dj-classifieds">https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/sombrero,46.html#dj-classifieds</a>
A-PY-004	Estancia La Victoria	Chaco Húmedo	<a href="https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/la-victoria,63.html#dj-classifieds">https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/la-victoria,63.html#dj-classifieds</a>
A-PY-005	Pedro P. Peña	Chaco Seco	<a href="https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/pedro-pena,64.html#dj-classifieds">https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/pedro-pena,64.html#dj-classifieds</a>
A-PY-006	Parque Nacional Cerro Corá	Bosque Atlántico	<a href="https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/cerro-cora,94.html#dj-classifieds">https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/cerro-cora,94.html#dj-classifieds</a>
A-PY-007	Parque Nacional Serranía de San Luis	Cerrado	<a href="https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/serrania-de-san-luis,97.html#dj-classifieds">https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/serrania-de-san-luis,97.html#dj-classifieds</a>
A-PY-008	Parque Nacional Ybycui	Bosque Atlántico, Chaco Húmedo, Pastizales Mesopotámicos	<a href="https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/ybycui,99.html#dj-classifieds">https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/ybycui,99.html#dj-classifieds</a>
A-PY-009	Campus de la Universidad Nacional de Asunción (UNA), San Lorenzo	Chaco Húmedo	<a href="https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/campus-una-san-lorenzo,101.html#dj-classifieds">https://www.relcomlatinoamerica.net/%C2%BFqu%C3%A9-hacemos/conservacion/aicoms-sicoms/aicoms-sicoms-buscador/ad/aicoms,1/campus-una-san-lorenzo,101.html#dj-classifieds</a>

(incluida la AICOM 8, en el área de transición). Las especies que prefieren el Chaco Seco, los Pastizales y el Bosque Atlántico, tienen menos AICOM que brinden protección. Dos de los AICOM (6 y 8) corresponden a dos de las reservas evaluadas por Yahnke et al., (1998). Ellos reportaron que 40 especies fueron con-

firmadas o probables en el Parque Nacional Ybycui (AICOM 8), incluidas las 18 especies que consideramos en este artículo, y 23 especies fueron confirmadas o probables en el Parque Nacional Cerro Cora (AICOM 6), incluidas 13 de las especies que informamos.

Cinco especies migran dentro del país (tres

de las cuales también migraron fuera del país, por lo que se las denominan “Ambas”). De estos, dos se asocian preferencialmente con el Chaco Húmedo, uno con el Bosque Atlántico y uno con el Bosque Atlántico más los Pastizales. Debido a que los análisis no distinguieron entre ecorregiones no preferidas, no hay información disponible sobre a qué ecorregión(es) particular(es) migra cada una de estas especies. Por lo tanto, no podemos determinar si tienen áreas protegidas disponibles para ellos en sus temporadas de migración fuera de su(s) ecorregión(es) preferidas. Sin embargo, es probable que las tres especies asociadas con el Chaco se encuentren en ecorregiones menos cubiertas durante sus temporadas migratorias (Variable para *N. laticaudatus*, Seca para *M. albescens* y Húmeda para *N. albiventris*). Además, las especies que migran dentro del país y que prefieren el Bosque Atlántico, están poco protegidas durante su temporada no migratoria (Seca para *P. bilabiatum* y *S. lilium*).

Se necesitan otras investigaciones para verificar y especificar las migraciones de los murciélagos paraguayos. Al mismo tiempo, se recomienda ampliar el programa de AICOMs, mayormente en la región Occidental.

### Agradecimientos

Agradecemos a J.V. Camp para la provisión de resultados sobre las preferencias ecorregional y estacional de *Artibeus planirostris*, y a G. González para la información apartado sobre los Áreas Importantes para la Conservación de Murciélagos en Paraguay. RDO fue parcialmente apoyado por el Programa Nacional de Incentivos para los Investigadores (CONACYT-Paraguay).

### Literatura

Arnold, I.S., Trajano, E., Pulchério-Leite, A. & Passos, F. de C. (2016). Long-distance movement by a great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818), in southeastern Brazil (Chiroptera, Phyllostomidae): evidence for migration in Neotropical bats? *Biota Neotropica*, 16(1)

e0026: 1–6.

- Brook, C.E. & Dobson, A.P. (2014). Bats as “special” reservoirs for emerging zoonotic pathogens. *Trends in Microbiology*, 23(3): 172 – 180.
- Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å. & Hansson, L.-A. (2011). The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120: 1764–1778.
- Chen, L., Liu, B., Yang, J. & Jin, Q. (2014). DBatVir: the data base of bat-associated viruses. *Database*, 2014(bau021): 1–7.
- Clay, R.P., del Castillo, H. & de Egea, J. (2008). Paraguay: contextos eco-regionales, geográficos y socioeconómicos. Pp. 31–44, in Cartes, J.L., Centrón, S., De Egea, J., Del Castillo, H., Balbuena, C., Lesterhuis, A., Esquivel Mattos, A. & Clay, R. (Eds.). *Áreas de importancia para la conservación de las aves en Paraguay*. 1ª Edición. Asunción: Guyra Paraguay / BirdLife International. 466 pp.
- Cockrum, E.L. (1969). Migration in the guano bat *Tadarida brasiliensis*. *Miscellaneous Publications, University of Kansas Museum of Natural History*, 51: 303–336.
- Cockrum, E.L. (1991). Seasonal distribution of northwestern populations of the long-nosed bat, *Leptonycteris sanborni* family Phyllostomidae. *Anales del Instituto de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 62: 181–202.
- Constantine, D.G. (1946). A record of *Dasypterus ega xanthinus* from Palm Springs, California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 45(2): 107.
- Corrêa, M.M. de O., Lazar, A., Dias, D. & Bonvicino, C.R. (2013). Quirópteros hospedeiros de zoonoses no Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia*, 67: 23–38.
- Cryan, P.M. (2003). Seasonal distribution of migratory tree bats (*Lasiurus* and *Lasionycteris*) in North America. *Journal of Mammalogy*, 84: 579–593.

- Dechmann, D.K.N., Wikelski, M., Varga, K., Yohannes, E., Fiedler, W., Safi, K., Burkhard, W.-D. & O'Mara, M.T. (2014). Tracking post-hibernation behavior and early migration does not reveal the expected sex-differences in a "female-migrating" bat. *PLOS One*, 9(12) e114810: 1–20.
- Ellison, L. (2008). Summary and analysis of the U.S. government bat banding program. *Publications of the US Geological Survey*, 10: vi + 1–117.
- Esbérard, C.E.L. & Moreira, S.C. (2006). Second record of *Lasiurus ega* (Gervais) (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae) over the South Atlantic. *Brazilian Journal of Biology*, 66: 185–186.
- Esbérard, C.E.L., de Lima, I.P., Nobre, P.H., Althoff, S.L., Jordão-Nogueira, T., Dias, D., Carvalho, F., Fabián, M.E., Sekiama, M.L. & Sobrinho, A.S. (2011). Evidence of vertical migration in the Ipanema bat *Pygoderma bilabiatum* (Chiroptera: Phyllostomidae: Stenodermatinae). *Zoologia*, 28(6): 717–724.
- Esbérard, C.E.L., Godoy, M.S.M., Renovato, L. & Carvalho, W.D. (2017). Novel long-distance movements by Neotropical bats (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae) evidenced by recaptures in southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 52(1): 75–80.
- Escobar, L.E., Peterson, A.T., Favi, M., Yung, V. & Medina-Vogel, G. (2015). Bat-borne rabies in Latin America. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 57: 63–72.
- Findley, J. S. & Jones, C. (1964). Seasonal distribution of the hoary bat. *Journal of Mammalogy*, 45: 461–470.
- Fleming, T.H. (1986). Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pp. 105–118, in Estrada, A. & Fleming, T.H. (Eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dordrecht: Springer. xiv + 392 pp.
- Fleming, T.H. (2019). Bat migration. Pp. 605–610, in Choe, J. (Ed.). *Encyclopedia of Animal Behavior*. 2<sup>nd</sup> edition. Vol. 3. Oxford: Academic Press. 1–4: 3048 pp.
- Fleming, T.H. & Eby, P. (2003). Ecology of bat migration. Pp. 156–208, in Kunz T.H. & Fenton M.B. (Eds.). *Bat Ecology*. Chicago: University of Chicago Press. 798 pp.
- Fleming, T.H. & Nassar, J.M. (2002). Population biology of the lesser long-nosed bat *Leptonycteris curasoae*, in Mexico and northern South America. Pp. 283–305, in Fleming, T.H. & Valiente-Banuet, A. (Eds.). *Columnar Cacti and their Mutualists: Evolution, Ecology and Conservation*. Tucson: University of Arizona Press. xiv + 371 pp.
- Fleming, T.H., Tuttle, M.D. & Horner, M.A. (1996). Pollination biology and the relative importance of nocturnal and diurnal pollinators in three species of Sonoran Desert columnar cacti. *The Southwestern Naturalist*, 41: 257–269.
- Fraser, E.E. (2011). *Stable isotope analyses of bat fur: applications for investigating North American bat migration*. Doctoral Dissertation. London: The University of Western Ontario. 241 pp.
- Giannini, N.P. (1999). Selection of diet and elevation by sympatric species of *Sturnira* in an Andean rainforest. *Journal of Mammalogy*, 80: 1186–1195.
- Glass, B.P. (1982). Seasonal movements of Mexican freetail bats *Tadarida brasiliensis mexicana* banded in the Great Plains. *The Southwestern Naturalist*, 27: 127–133.
- Griffin, D.R. (1940). Migrations of New England bats. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 86: 217–246.
- Hodo, C.L., Goodwin, C.C., Mayes, B.C., Mariscal, J.A., Waldrup, K.A. & Hamer, S.A. (2016). Trypanosome species, inclu-

- ding *Trypanosoma cruzi*, in sylvatic and peridomestic bats of Texas, USA. *Acta Tropica*, 164: 259–266.
- Jonasson, K.A. & Guglielmo, C.G. (2016). Sex differences in spring migration timing and body composition of silver-haired bats *Lasionycteris noctivagans*. *Journal of Mammalogy*, 97: 1535–1542.
- Krauel, J.J. & McCracken, G.F. (2013). Recent advances in bat migration research. Pp. 293–313, in Adams, R.A. & Pedersen, S.C. (Eds.). *Bat Evolution, Ecology, and Conservation*. New York: Springer. xvi + 547 pp.
- López-González, C. (2005). *Murciélagos del Paraguay*. Sevilla: Biosfera / Comité Español del Programa MaB / Red IberoMaB / UNESCO. iv + 300 pp.
- Main, A.J. (1979). Virologic and serologic survey for eastern equine encephalomyelitis and certain other viruses in colonial bats of New England. *Journal of Wildlife Diseases*, 11: 455–466.
- McCulloch, E.S., Tello, J.S., Whitehead, A., Rolón-Mendoza, C.M.J., Maldonado-Rodriguez, M.C.D. & Stevens, R.D. (2013). Fragmentation of Atlantic Forest has not affected gene flow of a widespread seed-dispersing bat. *Molecular Ecology*, 22(18): 4619–4633.
- McGuire, L.P. & Boyle, A. (2013). Altitudinal migration in bats: evidence, patterns, and drivers. *Biological Reviews*, 88: 767–786.
- Medellin, R.A. (2003). Diversity and conservation of bats in Mexico: research priorities strategies and actions. *Wildlife Society Bulletin*, 31: 87–97.
- Mello, M.A.R. (2009). Temporal variation in the organization of a Neotropical assemblage of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Oecologica*, 35: 280–286.
- Mello, M.A.R., Kalko, E.K.V. & Silva, W.R. (2008). Diet and abundance of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a Brazilian montane Atlantic forest. *Journal of Mammalogy*, 89: 485–492.
- Merriam, C.H. (1887). Do any Canadian bats migrate? Evidence in the affirmative. *Transactions of the Royal Society of Canada*, sect. 4: 85–87.
- Miller, G.S., Jr. (1897). Migration of bats on Cape Cod, Massachusetts. *Science, New Series*, 5(118): 541–543.
- Moratelli, R. & Calisher, C.H. (2015). Bats and zoonotic viruses: can we confidently link bats with emerging deadly viruses? *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 110: 1–22.
- Moratelli, R., Idárraga, L. & Wilson, D.E. (2015). Range extension of *Myotis midastactus* (Chiroptera, Vespertilionidae) to Paraguay. *Biodiversity Data Journal*, 3(e5708): 1–11.
- Myers, P. & Wetzel, R.M. (1983). Systematics and zoogeography of the bats of the Chaco Boreal. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 165: iv + 1–59.
- O'Mara, M.T., Wikelski, M. & Dechmann, D.K.N. (2014). 50 years of bat tracking: device attachment and future directions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 311–319.
- O'Mara, M.T., Wikelski, M., Kranstauber, B. & Dechmann, D.K.N. (2019). First three-dimensional tracks of bat migration reveal large amounts of individual behavioral flexibility. *Ecology*, 100(9) e02762: 1–4.
- Owen, R.D. & Camp, J.V. (2021). Bats of Paraguay: specimen data reveal ecoregional preferences and diverse seasonal patterns. *Acta Chiropterologica*, 23: 119–137.
- Owen, R.D., Smith, P., López-González, C. & Ruiz Díaz, M. (2014). First records of two species of bats (Mammalia: Chiroptera: Emballonuridae and Phyllostomidae) from Paraguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica de Uruguay* (2ª época), 23: 67–73.

- Pedro, W.A. & Taddei, V.A. (2002). Temporal distribution of five bat species (Chiroptera, Phyllostomidae) from Panga Reserve, south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19: 951–954.
- Popa-Lisseanu, A.G. & Voigt, C.C. (2009). Bats on the move. *Journal of Mammalogy*, 90(6): 1283–1289.
- Prosser, D.J., Nagel, J. & Takekawa, J.Y. (2014). Animal migration and risk of spread of viral infections. Pp. 151–178, in Singh, S.K. (Ed.). *Viral Infections and Global Change*. Hoboken: John Wiley & Sons. 628 pp.
- Rodríguez-Rocha, M., Gómez, C. & Mantilla-Meluk, H. (2012). Murciélagos con evidencia de comportamiento migratorio en Colombia, uso de agroecosistemas y notas sobre su conservación. Pp. 97–128, in Gómez, C. & Díaz, J.M. (Eds.). *Agroecosistemas beneficiosos para las especies migratorias de Colombia*. Bogotá: Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. 165 pp.
- Romano, M.C., Maidagan, J.I. & Pire E.F. (1999). Behavior and demography in an urban colony of *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) in Rosario, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 47: 1121–1127.
- Russell, A.L., Medellín, R.A. & McCracken, G.F. (2005). Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis Mexicana*). *Molecular Ecology*, 14: 2207–2222.
- Scultori, C. & Silva, W.R. (2018). Does frugivory in *Citharxylum solanaceum* (Verbenaceae) drive nomadism in the Ipanema bat *Pygoderma bilabiatum* (Chiroptera: Phyllostomidae)? *Zoologia*, 35(e20583): 1–5.
- Seton, E.T. (1909). *Life-histories of northern animals. An account of the mammals of Manitoba*. Volume II.—Flesh-eaters. New York: Charles Scribner's Sons. xii + 677–1267 + 50 pls.
- Sodré, M.M., da Gama, A.R. & de Almeida, M.F. (2010). Updated list of bat species positive for rabies in Brazil. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 52: 75–81.
- Stevens, R.D. & Amarilla-Stevens, H.N. (2012). Seasonal environments, episodic density compensation and dynamics of structure of chiropteran frugivore guilds in Paraguayan Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 21: 267–279.
- Stevens, R.D., López-González, C., McCulloch, E.S., Netto, R. & Ortiz, M.L. (2010). *Myotis levis* (Geoffroy Saint-Hilaire) indeed occurs in Paraguay. *Mastozoología Neotropical*, 17: 195–200.
- Stuhler, J.D., Kildow, A.N. & Stevens, R.D. (2019). Ecology of *Platyrrhinus lineatus* in the Atlantic Forest of Paraguay: reproductive patterns, activity, seasonality, and morphometric variability. *Special Publications, Museum of Texas Tech University*, 71: 221–237.
- Tamsitt, J.R., Valdivieso, D. (1962). *Desmodus rotundus rotundus* from a high altitude in southern Colombia. *Journal of Mammalogy*, 43: 106–107.
- Tamsitt, J.R., Valdivieso, D., Hernández-Camacho, J. (1964). Bats of the Bogota Savanna, Colombia, with notes on altitudinal distribution of Neotropical bats. *Revista de Biología Tropical*, 12: 107–115.
- Tavares, V.C., Nobre, C.C., Palmuti, C.F. S., Nogueira, E.P.P., Gomes, J.D., Marcos, M.H., Silva, R.F., Farias, S.G. & Bobrowiec, P.E.D. (2017). The bat fauna from southwestern Brazil and its affinities with the fauna of western Amazon. *Acta Chiropterologica*, 19: 93–106.
- Timm, R.M. & LaVal, R.K. (2000). 7. Mammals. Pp. 223–244, in Nadkarni, N.M. & Wheelwright, N.T. (Eds.). *Monteverde: Ecology and Conservation of a Tropical Cloud Forest*. New York: Oxford Univer-

- sity Press. xxiii + 573 pp.
- Trajano, E. (1996). Movements of cave bats in southeastern Brazil, with emphasis on the population ecology of the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Chiroptera). *Biotropica*, 28: 121–129.
- Van Deusen, H.M. (1961). Yellow bat collected over South Atlantic. *Journal of Mammalogy*, 42: 530–531.
- Velazco, P.M. & Patterson, B.D. (2013). Diversification of the yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae) in the New World tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 68(3): 683–698.
- Villa R., B., & Cockrum, E.L. (1962). Migration in the guano bat *Tadarida brasiliensis mexicana* (Saussure). *Journal of Mammalogy*, 43: 43–64.
- Wilkinson, G.S. & Fleming, T.H. (1996). Migration and evolution of lesser long-nose bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, 5: 329–339.
- Woloszin, D. & Woloszin, B.W. (1982). *Los Mamíferos de la Sierra de la Laguna, Baja California Sur*. México: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. 167 pp.
- Yahnke, C.J., Gamarra de Fox, I. & Colman, F. (1998). Mammalian species richness in Paraguay: the effectiveness of national parks in preserving biodiversity. *Biological Conservation*, 84: 263–268.
- Zinn, T.L. & Baker, W.W. (1979). Seasonal migration of the hoary bat, *Lasiurus cinereus*, through Florida. *Journal of Mammalogy*, 60: 634–635.