



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

LA CONDUCTA DE ECOLOCACIÓN DEL  
MURCIÉLAGO *PTERONOTUS DAVYI*  
(CHIROPTERA: MORMOOPIDAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

B I Ó L O G O

P R E S E N T A :

CARLOS ENRIQUE IBARRA ALVARADO



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. ANTONIO GUILLÉN SERVENT

2006



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

División de Estudios Profesionales

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:  
"La conducta de ecolocación del murciélago Pteronotus davyi  
(Chiroptera: Mormoopidae)."

realizado por Carlos Enrique Ibarra Alvarado

con número de cuenta 09801920-9 , quien cubrió los créditos de la licenciatura en  
Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Tutor (a)  
Propietario Dr. Antonio Guillén Servent

Propietario Dr. Rodrigo Medellín Legorreta

Propietario Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo

Suplente Dra. Margarita Martínez Gómez

Suplente M. en C. Livia León Paniagua

**Atentamente**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Ciudad Universitaria, D.F., a 13 de noviembre del 2006  
**CONSEJO DEPARTAMENTAL DE BIOLOGÍA**

Dr. Zenón Cano Santana



## HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno Ibarra Alvarado Carlos Enrique 56 83 71 02 Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 098019209
2. Datos del tutor Dr. Antonio Guillén Servent
3. Datos del sinodal 1 Dr. Rodrigo Medellín Legorreta
4. Datos del sinodal 2 Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo
5. Datos del sinodal 3 Dra. Margarita Martínez Gómez
6. Datos del sinodal 4 M. en C. Livia Socorro León Paniagua
7. Datos del trabajo escrito La conducta de ecolocación del murciélago <i>Pteronotus davyi</i> (Chiroptera: Mormoopidae) 79 p 2006

## DEDICATORIA

*Este trabajo está dedicado a “La Familia Biónica”*

*Mimics: Gracias por brindarme tanto amor, apoyo y comprensión durante toda mi vida. Prometo dar siempre lo mejor de mí tal como me has inculcado a hacerlo.*

*Grillo: Eres sin duda un gran ejemplo de trabajo, cariño y alegría por vivir. Siempre te estaré agradecido por el día a día, ya que tu presencia hace de éste un mundo mejor.*

*Hermano: Simplemente quiero que sepas que eres mi mejor amigo y te llevo conmigo siempre. Desde niños hemos compartido juegos y lecciones y espero que siempre podamos caminar juntos por la vida.*

*Por favor recuerden que LOS AMO y espero siempre estén orgullosos de mí así como yo lo estoy de cada uno de ustedes. Les dedico esta tesis porque jamás hubiera podido hacerla sin su presencia constante en mi vida.*

## AGRADECIMIENTOS

*En primera instancia quiero agradecer a mi abuela María (Mi Patita) † y a mi abuelo Felipe † pues ambos fueron y siguen siendo pilares fundamentales de mi desarrollo personal.*

*A mi tía Eva por su cariño y por estar conmigo aún cuando me acabe las servilletas. A Nacho, Bere y Omar por llegar a su vida y por todos los momentos compartidos.*

*A mi abuela Emma por su cariño y por tenerme siempre presente. A mi abuelo Beto por cada una de las vivencias y por ser un gran ejemplo de tesón y fortaleza (eso sí, siempre serás mi pichón).*

*A mis tíos Alfredo, Roberto, Oscar, Alicia y Alejandro por permitirme aprender la delicia de extender la familia un poco más allá de los padres y hermanos. En el mismo tenor, también quiero agradecer a Rosario, Pilar y Viviana de quienes siempre he recibido una sonrisa y una amistad sincera.*

*A mis primos Diana, Carolina, Roberto, Ricardo, Oscar Adrián, Jorge Alberto, Andrea Lorena, Daniel y Erik Andrés por compartir conmigo su alegría y sus sueños. Gracias por ser mis amigos.*

*A Doña Gela por permitirme entrar en su familia y hacerme sentir como en un segundo hogar. A Irania y Paola por siempre recibirme con una sonrisa y dejarme participar en sus vidas. A Delta (la gemela malvada) por sus ocurrencias, su cariño y su apoyo. Las quiero mucho a todas.*

*Especialmente quiero agradecerte a ti VARENKA por haber llegado a mi vida y llenarla de amor. Gracias por todo tu apoyo, comprensión y por siempre confiar en mí. Eres una mujer formidable y estoy muy orgulloso de ti, tanto de tus logros profesionales como personales. Soy feliz de compartir mi vida contigo y el caminar a tu lado es maravilloso.*

*Nunca olvides que FAZ.*

*A Bere, Uriel, Tannya e Italy porque siempre que nos vemos, el tiempo se hace corto: disfruto mucho su compañía y su afecto. Los quiero mucho.*

*A Juan, Mónica e Irene por su enorme alegría por la vida, por cada una de las sonrisas y abrazos y por hacerme sentir querido. Sepan que ese cariño es correspondido.*

*A Ana Laura, quien desde hace varios años ha sido una gran amiga y cuyo cariño, comprensión y apoyo han sido muy especiales para mi. Confío en poder compartir aún muchas vivencias.*

*A la UNAM que siempre será mi alma mater y que me ha brindado incontables oportunidades, alegrías, experiencias, conocimientos y una formación integral.*

*Particularmente quiero agradecer a cada uno de mis profesores, compañeros y sobre todo amigos, sin los cuáles jamás hubiera tenido una experiencia tan gratificante dentro de nuestra querida Universidad.*

*Al Instituto de Ecología A. C. que me dio la magnífica oportunidad y el apoyo para realizar este trabajo de tesis.*

*Toni, te agradezco todo el apoyo y la confianza vertida en mi. El trabajar a tu lado ha sido una gran oportunidad. Esta tesis representa un gran logro profesional para mí, y sin duda tu asesoría me ha permitido crecer como Biólogo.*

*Carolina, gracias por brindarme siempre una sonrisa y tu amistad. Prometo no robarme tus escaleras.*

*A todos los integrantes –de ayer y de hoy– del “Labacus”. Muy especialmente a Marycita cuya amistad es invaluable y cuya presencia hizo mejor mi estancia en Xalapa. A Flor, Laura, Gaby, las dos Claudias, Cindy y Christian; que en diferentes momentos*

*han estado presentes y con la ayuda de su amistad han hecho de la estancia en el INECEL una grata experiencia.*

*A Doña Lilia y a Don Tomás (mi pichón Xalapeño) por haberme recibido en su casa con los brazos abiertos y dejarme ser más que un simple “pupilo”. A ti Itzel por la amistad y las andanzas compartidas. JQM.*

*A todos mis amigos de ayer y de ahora con quienes he llenado mi vida de gratos momentos.*

*Finalmente, gracias al comité de sinodales por brindarme su tiempo y su atinados comentarios y sugerencias.*

## ÍNDICE

Resumen	2
Justificación	4
Introducción	6
El comportamiento y la ecolocación	6
Estudios sobre el comportamiento	8
Los murciélagos como objeto de estudio	13
Antecedentes sobre ecolocación relevantes para este estudio	15
La ecolocación en la familia Mormoopidae	22
La especie de estudio: <i>Pteronotus dayi</i>	24
Objetivos	27
Material y Método	28
Resultados	34
Discusión	60
Conclusiones	69
Referencias	72

## RESUMEN

El comportamiento ecolocador de los murciélagos es crucial para el desarrollo de sus actividades. Por esta razón, el estudio de la evolución de esta conducta resulta en el entendimiento de la forma en que las diversas especies se han adaptado para utilizar diferentes estrategias de forrajeo. A este respecto, la familia Mormoopidae representa un excelente objeto de estudio en México, debido a que dentro de esta pequeña familia podemos encontrar variación en la estructura de los pulsos y la forma de forrajeo, lo cuál no es muy común ni siquiera en familias mucho más numerosas. Además, algunas especies de esta familia utilizan pulsos con características intermedias entre los de aquellos murciélagos que emplean pulsos con largos segmentos de frecuencia constante (FC) y que forrajean dentro de la vegetación y los de aquellos que forrajean en áreas abiertas, en los cuales predominan los elementos de frecuencia modulada (FM). En particular, este trabajo versa sobre *Pteronotus davyi*, una especie cuyo comportamiento ecolocador durante la fase de aproximación y captura no ha sido estudiado con detalle. Se presenta un análisis de los pulsos de ecolocación de esta especie emitidos en sitios abiertos versus sitios de mayor complejidad estructural, y durante la aproximación a las presas, con la finalidad de inferir la función de los componentes de las señales.

En sitios abiertos, los murciélagos emiten pulsos a razón de 16.31/s (Intervalo= 61.32 ms) que se componen de un corto elemento de frecuencia constante (71.96 kHz, 2.01 ms), seguido de un elemento con modulación lineal del periodo versus tiempo (4.10 ms), terminando en una cola de frecuencia casi constante cuya Frecuencia Final (FFIN) fue de 60.09 kHz. Cuando los murciélagos vuelan cerca del sustrato, emiten pulsos a una tasa y una frecuencia y duración del elemento de FC casi idénticas. Sin embargo, el elemento modulado es más corto (3.39 ms). Lo anterior provoca que la FFIN y la Frecuencia a la mitad del elemento modulado ( $F_{TFM}/2$ ) sean mayores y que la duración total del pulso sea significativamente más corta.

Durante la aproximación, la tasa de emisión se incrementó progresivamente, mientras la duración de los pulsos disminuyó, debido principalmente al acortamiento del elemento modulado. Las frecuencias constante y final se mantuvieron invariables durante esta fase. Consecuentemente, el ancho de banda se mantuvo también invariable y la tasa de modulación del elemento modulado se incrementó progresivamente. La duración del elemento constante se mantuvo fija durante la mayor parte de la aproximación, disminuyendo lentamente al final.

El cambio en la estructura del elemento de FM entre espacios abiertos y cerrados, y durante la aproximación a la presa, es similar a lo observado en murciélagos que utilizan pulsos compuestos exclusivamente de elementos de FM. Esto resulta del compromiso entre la obtención de mayores rangos de detección o mayor resolución, y sirve para evitar solapamientos pulso-eco. *P. davyi* comparte con los murciélagos que desarrollan análisis de frecuencias de banda estrecha la presencia del elemento constante por encima de la banda del elemento modulado, lo cual podría indicar que también obtiene información de las presas a partir del análisis de sus vibraciones. Sin embargo, la corta duración de este elemento, y su invariabilidad ante diversas situaciones de complejidad estructural propias del ambiente en el que vuelan los individuos de la especie hace pensar que carece de esta función. Una posible alternativa es que este elemento sea el rudimento de un elemento más prominente de FC que podía estar presente en el ancestro de todos los *Pteronotus*, como base de un sistema de ecolocación de análisis de banda estrecha similar al presente hoy en día en la especie congénica *Pteronotus parnelli*, capacidad que se habría perdido en el linaje de *P. davyi* y especies afines. Este elemento podría haber adoptado una función de marcador del inicio de una ventana de atención para los ecos del elemento FM subsiguiente, tal como se ha descrito en los murciélagos de la familia Noctilionidae, cercanamente emparentada con los Mormoopidae.

## JUSTIFICACIÓN

La ecolocación, al igual que el vuelo, es de tal importancia para el modo de vida de los murciélagos que debió de haber jugado un rol vital en su evolución. Casi seguramente, la sofisticación de la conducta ecolocadora de los ancestros de los murciélagos actuales se incrementó a la par del mejoramiento del vuelo, en el tiempo en que estos protomurciélagos se adueñaban del cielo nocturno (Altringham 1996).

Es justamente por lo anterior que para entender la evolución de las diferentes especies y familias de murciélagos resulta fundamental comprender o al menos tratar de proponer hipótesis al respecto de la forma en que la ecolocación evolucionó dentro de este fascinante grupo de mamíferos. Y el primer paso para tratar de armar el rompecabezas de la evolución de esta capacidad tan altamente especializada en los microquirópteros es, sin duda, describir de forma adecuada las características de los distintos sistemas de ecolocación existentes.

A este respecto, la familia Mormoopidae representa un interesante modelo de estudio, debido a que existen grandes diferencias en la estructura de los pulsos de ecolocación entre las especies que la conforman, lo cual puede indicar diferencias importantes en la estructura del sistema ecolocador y la ecología del forrajeo. Algunos murciélagos de la familia, como *Pteronotus davyi*, emiten señales compuestas de elementos cortos de frecuencia constante (FC) y de elementos de frecuencia modulada (FM), por lo que pueden representar un paso evolutivo intermedio entre aquellos sistemas de sonar basados en pulsos FM y adaptados para forrajear en áreas abiertas, y aquellos basados en señales de FC largas, adaptados para forrajear dentro de áreas con gran complejidad estructural (por ejemplo dentro de la vegetación).

El presente trabajo pretende ayudar a la comprensión de la forma en que la ecolocación evolucionó dentro de los Mormoópidos al describir la forma en que *Pteronotus davyi* emite sus pulsos de ecolocación, y la forma en que éstos varían de acuerdo a la situación del murciélago con respecto a la presa y en relación con la complicación estructural del medio en que forrajea. Esta información contribuirá a la base de conocimientos necesaria para un posterior análisis comparativo entre las diversas especies de la familia.

Finalmente, también se debe destacar el hecho de que el conocimiento de las características de los pulsos de ecolocación de *P. davyi* puede emplearse para identificar las señales de la especie en el campo, y así detectar sitios donde ésta forrajea, se desplaza y/o habita, sin la necesidad de capturar a los animales. Simplemente con la ayuda de un detector de ultrasonidos y una grabadora portátil se puede documentar la presencia de individuos de la especie en actividad de forrajeo, incluyendo la búsqueda y captura de presas, pudiéndose así hacer estudios de uso de hábitat y estimaciones de la densidad poblacional sin interferir con la actividad de los murciélagos.

## INTRODUCCIÓN

### El comportamiento y la ecolocación

En primer término, es importante e incluso conveniente definir lo que se debe entender por comportamiento, ya que este trabajo versa sobre el comportamiento ecolocador de una especie de murciélago. Al hablar de comportamiento hacemos referencia a todas aquellas reacciones de un animal que actúa en respuesta a un estímulo procedente de su medio interno o del medio externo (Slater 2000). Y aunque la mayor parte del tiempo asociamos conducta con movimiento, ya que el movimiento hace a las conductas muy conspicuas, no necesariamente deben de ir de la mano. Así, el hecho de que un felino se encuentre prácticamente estático justo antes de abalanzarse sobre su presa, no implica que dicha manera de acechar deba excluirse del concepto de comportamiento. Además, bajo esta premisa, es importante recalcar que un organismo siempre se encuentra mostrando al menos una conducta, pues de una u otra forma siempre está respondiendo a los estímulos que percibe.

En el caso particular de los murciélagos, hasta hace relativamente poco tiempo, no se sabía cómo es que estos animales podían volar de noche y desarrollar todas sus diversas pautas conductuales (entre ellas la búsqueda y obtención de alimento) con poca o ninguna luz. Lazzaro Spallanzani, en el siglo XVIII, trató de discernir cómo es que éste grupo de animales podía volar por las noches sin chocar con los diversos objetos del medio. A pesar de no obtener una explicación contundente, logró hacer observaciones muy importantes, como el hecho de que la audición era fundamental para que los murciélagos pudieran volar en la oscuridad. No fue sino hasta 1938, con la invención de los primeros micrófonos sensibles a los ultrasonidos, cuando Donald Griffin descubrió que los murciélagos emitían sonidos de muy altas frecuencias (por arriba del rango de sonidos audibles para el oído humano). Posteriormente, en 1943 el zoólogo Sven

Dijkraf descubrió que si se impedía que los murciélagos emitieran estos sonidos se volvían tan indefensos como cuando Spallanzani les tapó los canales auditivos. El conjunto de toda esta serie de observaciones y descubrimientos permitió proponer la idea de que los murciélagos emiten los sonidos de alta frecuencia a través de su boca o nariz, y que pueden percibir el medio que los rodea al escuchar y analizar el eco de estas vocalizaciones, mecanismo al que se bautizó con el nombre de ecolocación (Griffin 1958, Neuweiler 2000).

Cabe hacer aquí un paréntesis para señalar que esta capacidad, la percepción espacial a través del análisis de los ecos, también es nombrada por el término de ecopercepción o ecorepresentación (Neuweiler 2000). Con ello se pretende expresar que este mecanismo permite obtener información muy detallada sobre los objetos que rodean al emisor (tales como forma, textura y tamaño), y no tan sólo la simple localización espacial de los objetos.

A pesar de la importancia de la ecolocación para los murciélagos y de su sorprendente complejidad y eficacia, no se ha señalado por qué se puede considerar como una conducta. Para explicar la paradoja anterior, se puede utilizar la siguiente comparación: el mecanismo que permite la visión de los animales no representa por sí mismo una conducta, sino un sistema de percepción sensorial, pero la forma en que un animal observa o deja de observar sí podría representar una conducta. La ecolocación es un sistema de percepción sensorial particular, pues para recibir información sobre el entorno, el animal debe emitir señales de ciertas características e inferir las propiedades del ambiente a partir del análisis de las modificaciones provocadas por éste en los ecos. Comparte con la electro-percepción (proceso de obtención de información sobre el entorno a partir de las modificaciones causadas por éste en campos eléctricos autogenerados) el carácter de ser un sistema sensorial activo, dado que el organismo necesita emitir cierto tipo de señales para obtener información del medio (Bradbury y Vehrencamp 1998). Siguiendo con la definición de conducta

citada arriba, en el caso de los murciélagos, el proceso de producción de las señales ultrasónicas debe considerarse como una conducta, ya que el animal inicialmente, emite un primer pulso ultrasónico en respuesta a un estímulo interno relacionado con la necesidad de obtener información sobre la estructura del entorno en donde va a desarrollar su vuelo. Posteriormente, el murciélago varía la forma y la duración de los pulsos que emite en respuesta a los ecos recibidos de sus vocalizaciones anteriores, que en este caso ya son estímulos externos. Este comportamiento entra dentro de los mecanismos de comunicación llamados señales, pues proporcionan información sobre el emisor a un receptor, que emplea esta información para decidir como responder. Las definiciones más comunes y aceptadas de comunicación, incluyen el criterio de que el proceso debe resultar por lo menos en un beneficio para el emisor (Otte 1974). La ecolocación como sistema de comunicación presenta la particularidad de que el emisor y el receptor son el mismo organismo, por lo cual Bradbury y Vehrencamp (1998) se refieren a ella con el nombre de autocomunicación. El beneficio del organismo es obvio, ya que la emisión de pulsos y la recepción y procesamiento de los ecos proporciona al animal información fundamental para el desarrollo de sus movimientos y la localización de sus presas que no son fáciles de obtener mediante otros sistemas sensoriales. Los sistemas sensoriales activos también tienen sus costos, ya que la emisión de las señales requiere inversión energética (Speakman *et al.* 1989) y su producción puede hacer al emisor conspicuo tanto a presas como a predadores (Fullard 1987).

## **Estudios sobre el comportamiento**

El conjunto de seres vivos que existimos actualmente en el planeta somos el resultado de un largo y accidentado proceso evolutivo, ocurrido desde la aparición de las primeras formas de vida en la Tierra hace millones de años. Por ende, el ser humano no ha sido testigo presencial de cada uno de los pasos que

han tenido lugar hasta llegar a la biota actual del planeta tal como la conocemos, la cual tan sólo es un producto intermedio de la evolución pues las fuerzas evolutivas siguen actuando a diario sobre los seres vivos y por ello no podemos hablar de un producto final. Es así que surgen enormes interrogantes, tales como ¿cuál fue la forma en que evolucionaron los sistemas de ecolocación en los murciélagos hasta desembocar en los que conocemos actualmente?

En el caso particular del estudio y análisis de la evolución de la conducta, existe un problema que había impedido el desarrollo de esta área de investigación: rara vez ocurre que un individuo deje evidencias fósiles de las conductas que realizaba, y cuando lo hace muchas veces estas evidencias pueden corresponder a conductas que o bien llevaron al organismo a la muerte o son debidas a que el animal se estaba muriendo y no necesariamente representan una conducta común. Y en el caso particular de la ecolocación, es evidente que no existe forma de que los sonidos emitidos por los ancestros de los murciélagos actuales se conservaran para poderse analizar hoy en día, y así determinar si la forma de emisión de llamados ecolocadores se ha modificado o no. Es precisamente por ello que se recurren a métodos indirectos, pues en general no existe la posibilidad de rastrear los cambios de las conductas a lo largo del registro fósil. Para el caso de la evolución de la ecolocación, uno de estos posibles estudios indirectos consiste en el análisis de las características físicas de las estructuras relacionadas con la emisión de sonidos y la audición en las formas fósiles. Por ejemplo, los estudios de los murciélagos fósiles de Messel (Alemania), correspondientes al Eoceno, han mostrado que éstos tenían cócleas de tamaño y morfología intermedia entre los megaquirópteros y los microquirópteros actuales. Esto hace suponer que tenían un sistema de ecolocación más desarrollado que el de los megaquirópteros, pero menos sofisticado que el de los microquirópteros actuales. Algunos autores han llegado incluso a proponer las características de frecuencia y estructura de los pulsos que pudieron emplear estas formas fósiles,

en base a estudios comparativos de la morfología de la cóclea con especies actuales (Novacek 1991, Habersetzer y Storch 1993, Simmons y Geisler 1998).

Afortunadamente, existen diversas formas de indagar y proponer hipótesis sobre cómo ocurrió el proceso evolutivo. El método comparativo es una herramienta muy útil que muestra diferentes maneras de evaluar la evolución conductual. Baste mencionar que existen métodos de comparación de unas especies con otras (comparación interespecífica), comparación de la variación existente en diferentes poblaciones de una misma especie (comparación intraespecífica), de evaluación de los posibles escenarios de cambios de caracteres sobre filogenias, de selección de mutantes, etc. Cada investigador será entonces quien determine qué método es más conveniente para el análisis de su objeto de estudio, en base al tipo de preguntas que se plantee.

El desarrollo de métodos formales para la reconstrucción de las relaciones filogenéticas, inicialmente aplicando el principio de parsimonia (Hennig 1966) y más recientemente los métodos algorítmicos y los basados en la máxima verosimilitud o la probabilidad Bayesiana de los cambios de estado de los caracteres, han permitido proponer hipótesis filogenéticas más confiables (Felsenstein 2004). Por otro lado, es relativamente reciente el desarrollo de muchas técnicas moleculares, las cuales han proporcionado importantes e incluso inmensas cantidades de caracteres, en cuyo carácter neutral se puede tener bastante confianza. Estos marcadores moleculares han permitido la construcción de hipótesis todavía más robustas, a menudo en casos donde los caracteres morfológicos sujetos a convergencia evolutiva apoyaban hipótesis erróneas (Avice 1994). Una vez disponible una hipótesis filogenética del grupo en cuestión se puede evaluar las distintas hipótesis sobre la evolución de los caracteres conductuales, de acuerdo a los diversos criterios de optimización (Pagel 1999, Ronquist 2004).

Este trabajo no es un estudio sobre la forma en que evolucionó el sistema ecolocador de *Pteronotus davyi*, pero proporciona la base para el estudio comparativo de la evolución de los sistemas de ecolocación en la familia de los Mormoópidos y su entorno filogenético inmediato, para lo cual hace falta información similar de las otras especies involucradas. Y al afirmar que representa la base de un posible estudio evolutivo a futuro, hay que tomar en cuenta que este trabajo pretende responder a 2 de las 4 preguntas básicas que Niko Tinbergen planteó para el estudio de la conducta, a saber, las preguntas sobre el ¿cómo funciona? (causas próximas o control, es decir qué factores influyen para el desarrollo de la conducta y cuáles son los que lo rigen) y sobre el ¿para qué sirve? (función, o lo que es lo mismo qué beneficios trae al animal el desarrollar dicha conducta; Martin y Bateson 1993). Particularmente este trabajo hace referencia a cómo funciona el sistema ecolocador del murciélago *P. davyi* al describir los cambios en la estructura de los pulsos de acuerdo a la situación espacial del murciélago con respecto a los objetos de fondo y de acuerdo a si está buscando presas o bien aproximándose a ellas para finalmente cazarlas. Dicha descripción sirve como base para aplicar una forma del método comparativo a nivel intraespecífico e individual, en la cual analizamos los patrones del cambio en la estructura de la señales según las distintas situaciones perceptivas del animal. Esto nos permite relacionar los posibles cambios en la estructura de la señal con los cambios en las necesidades perceptivas. Esta metodología se ha aplicado exitosamente a nivel intraespecífico e interespecífico en muchos trabajos sobre la función de los sonidos de ecolocación y ha permitido determinar al menos algunas de las funciones de distintos elementos de varios tipos de pulsos de ecolocación (Roverud 1987).

La información obtenida mediante el análisis comparado del comportamiento ecolocador se ha complementado en ciertos casos con estudios experimentales del comportamiento, en los cuales se presentan problemas de elección de objetivos con distintas características o se les presentan ecos

artificialmente modificados a animales entrenados en ejercicios de recompensa (Simmons y Grinnell 1988, Moss y Schnitzler 1995). Sobre un número más limitado de especies se han empleado electrodos para examinar los efectos de diversos estímulos acústicos, incluyendo los elementos constituyentes de los pulsos de ecolocación con y sin modificación, sobre los nervios auditivos y los centros cerebrales de proceso. Para algunas especies empleadas como modelo de estudio, tales como el mormoópido *Pteronotus parnelli*, el rinolófido *Rhinolophus ferrumequinum* y el vespertiliónido *Eptesicus fuscus*, ya existe información bastante detallada de como funcionan estos centros cerebrales. Por otra parte, se cuenta con audiogramas para un número considerablemente amplio de especies de murciélagos (Pollack y Casseday 1989, Moss y Sinhay 2003). Estos datos experimentales y neurobiológicos han ayudado a interpretar la información proporcionada por los estudios comparativos del comportamiento ecolocador, a menudo comprobando de forma explícita las hipótesis presentadas por este tipo de estudios sobre la función de los pulsos.

Toda esta información, disponible en la literatura, forma parte del bagaje conceptual que, a partir de los resultados del trabajo, nos va a permitir proponer hipótesis sobre la posible función de los elementos de los pulsos de ecolocación de *Pteronotus davyi*. Resulta fundamental responder este tipo de cuestiones para cada una de las especies del grupo, para después poder plantear hipótesis concretas y mejor sustentadas sobre la forma en que el sistema ecolocador pudo haber evolucionado dentro de esta familia de murciélagos.

### **Los murciélagos como objeto de estudio**

Sin duda alguna los quirópteros (Clase: Mammalia; Orden: Chiroptera) representan un grupo de animales cuya diversidad permite estudiar una amplia gama de procesos e interacciones biológicas, tales como el altruismo recíproco, el forrajeo óptimo, la selección de hábitat, los diferentes mecanismos de selección

de presas, etc. Constituyen el segundo orden de mamíferos en riqueza de especies, con más de 1100, tan sólo superado por los roedores, aunque algunos autores mencionan que su diversidad en adaptaciones y estrategias es la mayor entre todos los mamíferos (Altringham 1996, Simmons 2005).

Dentro del Orden Chiroptera hasta hace algunos años se reconocían dos subórdenes bien definidos: Megachiroptera y Microchiroptera. Y si bien en los últimos años han surgido nuevas evidencias en torno a que los megaquirópteros en realidad han evolucionado dentro del seno de los microquirópteros y por ende deberían ser clasificados como una familia más dentro de los microquirópteros (Teeling *et al.* 2002), para fines prácticos se sigue empleando esta clasificación debido a que permite agrupar fácilmente a los quirópteros en un par de grupos con diferencias bastante conspicuas. Los megaquirópteros viven únicamente en el Viejo Mundo, y algunos de ellos son conocidos comúnmente como zorros voladores, debido al parecido de su cabeza con la de éstos animales; son frugívoros y tan sólo unas pocas especies de hábitos cavernícolas poseen la capacidad de ubicarse en el espacio por medio del análisis de los ecos de sus vocalizaciones (ecolocación), las cuales son producidas mediante golpes de la lengua contra el paladar (Henson y Schnitzler 1980, Hill y Smith 1984, Neuweiler 2000). En contraste, los microquirópteros se distribuyen por todo el planeta (con excepción de las zonas polares); pueden ser frugívoros, nectarívoros, carnívoros, hematófagos o insectívoros; y cuentan con una capacidad de ecolocación bastante desarrollada, sobre todo en el caso de los insectívoros (Hill y Smith 1984, Simmons y Grinnell 1988, Altringham 1996, Neuweiler 2000). Para fines prácticos, en este trabajo al hablar de murciélagos se hará referencia únicamente a los microquirópteros, pues son éstos los que dependen de la ecolocación para poder realizar sus diversas actividades.

Los murciélagos son los únicos mamíferos caracterizados por la capacidad de volar de forma activa y sostenida. Esta capacidad, aunada a la de orientarse y

navegar a partir de un complejo sistema de radar que traduce los ecos de sus vocalizaciones en un mapa tridimensional de su entorno, les ha permitido explotar un espacio ecológico que les es casi exclusivo: el cielo nocturno. Dentro de este espacio ecológico se ha producido una radiación espectacular que ha dado lugar a una gran variedad de formas que explotan muy diferentes nichos ecológicos. Esta radiación ha estado acompañada por el desarrollo de una amplia diversidad de sistemas de ecolocación (Arita y Fenton 1997).

El estudio comparado del comportamiento ecolocador ha revelado que existe una relación importante entre la estructura de los pulsos de ecolocación y las características espaciales del medio donde las especies forrajean, así como las características de sus presas (Schnitzler y Kalko 1998). Los sistemas de ecolocación están diseñados para proveer a los murciélagos de la información necesaria, de acuerdo con las limitaciones perceptivas de cada especie, para ubicarse en el espacio y desarrollar sus actividades. La ecolocación de los quirópteros, a la par de su vuelo, ha sido moldeada por la evolución para responder a la causa última de poder explotar los recursos del medio durante la noche. Dado que cada tipo de hábitat estructural presenta distintos problemas perceptivos por su diferente complejidad espacial, la selección natural probablemente ha moldeado la evolución de las diversas especies resultando en diversos modos de ecolocación que se adecuan en mayor o menor medida al hábitat particular en que cada especie de murciélago forrajea. Así, esperamos encontrar diferencias en la estructura del sistema de sonar entre especies que forrajean en hábitats diferentes y que predan presas diferentes, tal como es patente en los estudios comparativos (Schnitzler y Kalko 1998). Sin embargo, en las especies de murciélagos que viven en hábitats similares y cazan presas parecidas también podemos esperar que la evolución convergente haya llevado al desarrollo de sistemas con características similares (Siemers *et al.* 2001). Lo contrario ocurre con las señales de tipo social emitidas por los murciélagos y

otros organismos, las cuales suelen ser exclusivas para cada especie ya que han evolucionado para permitir el reconocimiento intraespecífico y la diferenciación interespecífica (Bradbury y Vehrencamp 1998).

### **Antecedentes sobre ecolocación relevantes para este estudio**

La ecolocación consiste en la capacidad de obtener información sobre la estructura espacial del entorno y las características físicas de los objetos que lo forman a partir del análisis de los ecos de sonidos emitidos por el mismo organismo o sistema (un sistema robótico o informático también puede “ecolocar” –por ejemplo, el sonar de un barco–). Para ecolocar, los murciélagos emiten pulsos ultrasónicos (generalmente por arriba de 20 kHz) que constan generalmente de elementos de frecuencia modulada (FM), con respecto al tiempo, de distintas formas y, muchas veces, también de elementos de frecuencia constante (FC). Estos elementos se combinan de distintas maneras, formando los pulsos en los que se basan los distintos sistemas de ecolocación (Roverud 1987, Pye 1980). El principal factor ambiental que determina la estructura de los pulsos de ecolocación es el grado de complicación estructural del hábitat en el que el murciélago tiene que localizar sus objetivos, sean éstos presas móviles u objetos inertes. En particular, parece ser fundamental la distancia entre el objetivo y el fondo de objetos presentes en el espacio en el que vuela el animal (Schnitzler y Kalko 1998). Cuando están buscando presas, muchos de los murciélagos –pertenecientes a las familias de los molósidos y los vespertiliónidos– que se alimentan de insectos voladores en el espacio libre, lejos de la vegetación y del suelo, emiten sonidos de mediana duración (~5-12 ms), y con una tasa de modulación lenta (<1 kHz/ms), que redundan en una frecuencia casi constante (FQC). La mayor parte de las especies de estas familias que cazan insectos voladores más cerca de la vegetación o del sustrato emplean señales FM más cortas (<6 ms) y con una anchura de banda mayor, con periodo linealmente

modulado respecto al tiempo (PLM), que inician con un elemento de FM cuya velocidad de modulación va descendiendo con el tiempo, hasta terminar en una cola de frecuencia casi constante (FQC; Neuweiler 1983, Neuweiler 1990, Altringham 1996, Neuweiler 2000). En el otro extremo, muchas de las especies que cazan artrópodos o pequeños vertebrados ya sea muy cerca o sobre el sustrato, sobre la vegetación o que buscan flores y frutos, emplean señales muy cortas ( $<1$  ms) de FM, con gran anchura de banda (a veces conseguida mediante el empleo de múltiples armónicos), y con modulación lineal directa de la frecuencia (no del periodo) respecto al tiempo (pulsos FLM; Neuweiler 1983, Simmons y Grinnell 1988, Neuweiler 1990, Altringham 1996, Neuweiler 2000).

En todas las especies se producen cambios conspicuos en el patrón de emisión de ultrasonidos a partir del momento en que el murciélago detecta una presa y se aproxima a ella, lo cual ha permitido diferenciar distintas fases en el comportamiento vocal de ecolocación. Típicamente se consideran tres fases, la de búsqueda, en la cual el murciélago está tratando de detectar posibles presas, y cuando generalmente emite pulsos con una cadencia constante; la de aproximación, en la cual el murciélago ya ha detectado un objetivo y acelera la emisión de pulsos; y una fase final de captura, en la cual el murciélago ya ha decidido que el objetivo es una presa apetecible, y se dispone a su captura, siendo aquí cuando se alcanza la máxima tasa de emisión de pulsos (Griffin 1958).

En las especies que buscan presas voladoras en el aire abierto la estructura de los pulsos cambia de una forma sistemática tras la detección de la presa y hasta su captura. El pulso largo de FQC emitido durante el proceso de búsqueda de la presa, se va acortando progresivamente, al tiempo que se va elevando la frecuencia inicial, de forma que el pulso se va transformando de FQC, pasando por PLM, hasta alcanzar una estructura FLM cerca de la captura de la presa. La elevación de la frecuencia inicial va comúnmente acompañada del mantenimiento o un descenso de menor alcance de la frecuencia final, lo cual resulta en un

considerable aumento de la anchura de banda de la señal (Kalko y Schnitzler 1998, Schnitzler y Kalko 1998). Como ya se mencionó, otra estrategia alternativa o complementaria para aumentar esta anchura de banda consiste en la inclusión de armónicos adicionales. En las especies que emplean señales conformadas por un elemento FLM, la estructura de la señal se mantiene casi invariable durante la aproximación, tan sólo aumentando la tasa de emisión de pulsos (Kalko y Schnitzler 1998).

El estudio comparado de la estructura de los pulsos empleados por especies que forrajean en distintas situaciones espaciales (en especial diferenciadas por la situación relativa de la presa respecto al fondo de objetos del medio), así como el estudio de los cambios que se producen a nivel individual o intraespecífico a lo largo de la aproximación a las presas o ante cambios en la situación espacial respecto a los objetos del fondo, han permitido proponer hipótesis sobre la función de los pulsos de ecolocación con distinta estructura, así como de los elementos que los forman (Roverud 1987, Schnitzler y Kalko 1998). Algunas de estas hipótesis se han podido comprobar mediante métodos experimentales. Así, se ha determinado que los elementos de FQC proporcionan detección a mayores distancias, mientras que los elementos FM de banda ancha permiten obtener mayor resolución en el cálculo de las distancias, lo cual explica su uso diferencial durante la búsqueda y aproximación en especies que forrajean lejos del sustrato (Simmons 1980, Schnitzler y Henson 1988, Moss y Schnitzler 1995). El hecho de que las señales de banda ancha proporcionen mejor resolución para el cálculo de las distancias se debe fundamentalmente a que, debido a la estructura tonotópica del sistema auditivo de los mamíferos (Menne 1988), este tipo de vocalizaciones estimula una gran cantidad de receptores sintonizados a las distintas frecuencias recorridas por el pulso. Cada uno de estos receptores es además estimulado de forma discreta en el tiempo, ya que el pulso tan sólo contiene energía a cada frecuencia en un tiempo infinitesimal. Esto

proporciona un gran número de estimas diferentes del tiempo de retraso con poca incertidumbre, y su suma estadística incrementa la precisión. Sin embargo, dado que se emite muy poca energía a cada frecuencia, estos sonidos se atenúan rápidamente en la atmósfera y tan sólo producen ecos significativos de objetos localizados a poca distancia. Por otro lado, los elementos de frecuencia constante (FC) o FQC concentran la mayor parte de la energía del pulso alrededor de una única frecuencia, lo que le permite a esta señal viajar mayores distancias antes de ser atenuada por la absorción sonora del aire. Debido a su larga duración, también se incrementa la probabilidad de estimulación de los receptores sintonizados a esa frecuencia particular, incluso con ecos muy débiles procedentes de objetos lejanos (Roverud 1987, Schnitzler y Kalko 1998). Sin embargo, la gran duración de estos elementos implica que los receptores pueden ser estimulados a diversos tiempos a lo largo de toda la señal, con la consiguiente incertidumbre en el cálculo del retraso y del asociado cálculo de las distancias. La distancia de detección de estas señales se ve acrecentada porque la mayor parte de los murciélagos que usan este tipo de sistemas usan pulsos con el elemento FQC localizado en el extremo inferior del rango de frecuencias cubierto por la señal, que se atenúan menos en el aire que las altas frecuencias (Neuweiler 2000).

Otro aspecto que los estudios experimentales han demostrado, es que una de las principales razones para el acortamiento de la duración de los pulsos emitidos por los murciélagos al volar cerca de obstáculos y al aproximarse a las presas es evitar el solapamiento entre un pulso y su propio eco: Al estar cerca de un obstáculo o una presa, una emisión de pulsos de larga duración provocaría que el murciélago reciba el eco de la primera parte de determinada vocalización cuando aún no ha terminado de emitirla. Según los estudios experimentales, esto confunde al sistema de proceso cerebral de la información acústica. Por otro lado, otra importante razón para el acortamiento de los pulsos cuando los murciélagos buscan presas voladoras frente a un los objetos de fondo (ej. Setos,

bordes de bosque, rocas), es evitar la superposición de los ecos de las presas potenciales con el eco más intenso de los grandes objetos del fondo. Esto provoca el enmascaramiento de los ecos de las presas con los del fondo, otra situación a la que son intolerantes al menos algunos tipos de sonar (Simmons y Grinnell 1988, Schnitzler *et al.* 2003).

Una hipótesis parcialmente demostrada para unas pocas especies, es que las señales FLM permiten advertir cambios en el “color” del eco debido a los distintos patrones de interferencia que producen diversas texturas y/o al movimiento de posibles presas frente al fondo. Esto permite a ciertas especies localizar presas que se mueven sobre un sustrato, y/u obtener información de las características morfológicas de presas voladoras o estáticas (Neuweiler 2000, Leippert *et al.* 2002).

Los rinolófidos y una especie de la familia de los mormoópodos, *Pteronotus parnellii* emplean un refinado y característico sistema de ecolocación que les permite la detección de presas voladoras en situaciones de gran complejidad estructural, tales como el sotobosque forestal. Estas especies emplean, de manera contraintuitiva según la exposición anterior, pulsos con un largo y prominente elemento FC –duración entre 40 y 60 ms para los rinolófidos (Neuweiler 2000) y de 16 a 38 ms en *P. parnellii* (Henson *et al.* 1987)—, que finalizan con otro elemento de FLM de forma descendente (Suga 1990). En esa situación y con ese tipo de pulsos, se da una prevalente e inevitable superposición de ecos con emisiones y entre ecos procedentes de las presas potenciales y los objetos del fondo, a las cuales estas especies son completamente tolerantes (Neuweiler 1989). La razón de ello radica en que poseen un oído interno altamente especializado, el cual presenta una fóvea acústica que consiste en una región de alta sensibilidad y gran densidad de receptores sintonizados en una estrecha banda de frecuencias alrededor de la frecuencia de emisión (Kössl y Vater 1985, Neuweiler 1990, Huffman y Henson 1993). Esta fóvea acústica permite la discriminación de

pequeñas variaciones en la frecuencia del elemento de FC del pulso (Neuweiler 1989). La tolerancia a la superposición de emisiones y ecos se basa en que estas especies los separan en el dominio de la frecuencia: los ecos regresan a una frecuencia mayor que la emisión, debido al efecto Doppler causado por el movimiento del murciélago emisor, mientras que los ecos provenientes de los insectos voladores se diferencian de los del fondo porque presentan micromodulaciones de frecuencia y amplitud provocados por el efecto Doppler del movimiento de las alas del objetivo (Schnitzler y Kalko 1998, Neuweiler 2000). Estas micromodulaciones son características para cada tipo de presa y su orientación con respecto al murciélago, por lo que su análisis proporciona al predador la información necesaria sobre las características del objetivo (Schnitzler 1987). El hecho de que el análisis fino de las variaciones de frecuencia se realice en una banda estrecha de frecuencias alrededor de la frecuencia de emisión, y que esto se consiga en base a la presencia de un filtro coclear que atenúa fuertemente los sonidos de frecuencias vecinas, ha provocado que a este tipo de sistema de sonar se le conozca con el nombre de análisis de banda estrecha. Es característico de este tipo de sonar que el elemento de FC se emite en el extremo superior de la banda de frecuencia cubierta por el pulso, y que los pulsos se emiten en el segundo armónico o más arriba, lo cual trae como resultado que la frecuencia de este elemento sea normalmente mucho mayor que la de los elementos FQC presentes en otros tipos de sonar. Esta alta frecuencia del elemento de FC está probablemente relacionada con alguna necesidad funcional del análisis de banda estrecha (Guillén *et al.* 2000). Debido a que la fóvea acústica sólo cubre un estrecho rango de frecuencias, estos murciélagos necesitan mantener la frecuencia del eco dentro de ese rango, lo cual consiguen compensando el efecto Doppler causado por su movimiento bajando la frecuencia a la que emiten según la velocidad de su vuelo (Schnitzler y Henson 1980). Un aspecto importante a considerar, es que este tipo de sistemas de ecolocación permiten la detección de

presas voladoras en movimiento, pero son inútiles para la detección de presas inmóviles (Henson *et al.* 1987, Neuweiler 2000).

Dado que los sistemas de sonar con análisis de banda estrecha son tolerantes a la superposición tanto de emisión y eco como la de ecos de fondo y los de la presa, durante la aproximación a las presas no se dan los conspicuos cambios que aparecen en los sistemas basados en pulsos FQC o PLM. En cambio, el murciélago mantiene largos segmentos de FC durante la maniobra de aproximación, al tiempo que el intervalo entre pulsos se reduce hasta casi desaparecer. La reducción del intervalo y la duración de los pulsos, provoca el aumento del ritmo de emisión de elementos terminales FLM, que tienen la función de permitir el cálculo de la posición del objetivo, mientras que la emisión de FC, que da información sobre las características, orientación, y velocidad relativa de la presa, alcanza a cubrir casi el 100% del tiempo (Simmons y Grinnell 1988, Kalko y Schnitzler 1998).

### **La ecolocación en la familia Mormoopidae**

Dentro de la amplia variedad de murciélagos ecolocadores, la familia Mormoopidae representa un excelente objeto de estudio en México en cuanto a la evolución de la ecolocación. Ello se debe a que dentro de esta pequeña familia podemos encontrar variación en la estructura de los pulsos y forma de forrajeo, lo cual no es común ni siquiera en familias mucho más grandes, ya que muchas de las características del sistema de ecolocación suelen estar fijadas a nivel de familia (Jones y Teeling 2006). Además, las cinco especies presentes en México representan a los dos géneros y 4 subgéneros de que consta la familia (Simmons y Conway 2001), al nivel de los cuales probablemente se explica la mayor parte de la variación en el sistema de ecolocación y comportamiento de forrajeo en el grupo.

Con este trabajo de tesis se busca contribuir a la comprensión de la forma en que ha evolucionado el sistema de ecolocación en los murciélagos de la familia Mormoopidae en el curso de su adaptación a diversas estrategias de forrajeo. Para ello se requiere, en primera instancia, determinar cuales son las características del sistema ecolocador de cada una de sus especies, para después analizar sus cambios sobre la filogenia mediante un método comparativo. En particular, este trabajo se referirá a la especie *Pteronotus davyi*, cuyo comportamiento ecolocador durante la fase de aproximación y captura no ha sido estudiado en detalle. Ibáñez, *et al.* (1999) describieron de forma general el comportamiento ecolocador de esta especie en libertad, pero solo en la fase de búsqueda, y sin considerar las posibles variaciones según la distancia a la que el murciélago se encontrara de los objetos de fondo. O'Farrell y Miller (1997) así como Rydell *et al.* (2002); también mencionan en sus trabajos las características de los pulsos de ecolocación de *P. davyi* pero de manera aún más general. Según la descripción hecha por Ibáñez, *et al.* (1999), los pulsos de búsqueda de esta especie (que comúnmente presentan 3 armónicos) consisten de un corto elemento inicial de FC ( $68.0 \pm 0.8$  kHz), seguido por un prominente elemento de FM descendente que concluye en un corto elemento de FQC ( $58.0 \pm 0.9$  kHz); la media de la duración de los pulsos es de  $6.6 \pm 0.7$  ms y el intervalo promedio es de  $76.6 \pm 20.6$  ms (mediciones hechas sobre el segundo armónico); siendo la parte de FC del segundo armónico la de mayor intensidad en la mayoría de los casos. Por otra parte, el sonograma que presentan en este trabajo muestra que la parte de FC tiene una duración aproximada de 3.02 ms, mientras que la de FM dura unos 2.78 ms. Todas las demás especies del género *Pteronotus*, a excepción de *P. parnelli* emplean sonidos con características similares a las de los pulsos de *P. davyi* (Ibáñez *et al.* 2001, Macías y Mora 2003, Vaughan-Jennings *et al.* 2004, Guillén comunicación personal). Estas características presentan grandes similitudes con los pulsos emitidos por *Pteronotus parnelli*, los cuales forman la base para su sistema de sonar de banda estrecha. Al igual que en *P. parnelli*, los pulsos de *P. davyi* presentan un

elemento inicial de FC, cuya frecuencia corresponde al extremo superior de la banda cubierta por el pulso, y un elemento final de FM. Sin embargo, también son patentes las diferencias: el elemento de FC de los pulsos de *P. davyi* tiene una duración mucho más corta, y la modulación del elemento FM es lineal en cuanto a la relación del periodo frente al tiempo (o sea, es un elemento con PLM), en vez de ser lineal la relación de la frecuencia respecto al tiempo. De hecho, el elemento FM de los pulsos de *P. davyi* tiene la misma estructura que los pulsos PLM de los murciélagos vespertiliónidos que cazan presas voladoras frente a un fondo de vegetación. En este sentido, el sistema de ecolocación de *P. davyi* podría representar un estadio intermedio entre los sonares basados en pulsos PLM, empleados por las especies que forrajean insectos voladores en situaciones de borde de bosque, y los de banda estrecha, empleados para detectar insectos voladores en la situación acústicamente más compleja del interior del sotobosque.

De acuerdo al funcionamiento del sistema de ecolocación de *Pteronotus davyi*, podemos esperar ciertos patrones en los cambios en la estructura de los pulsos ante diversas condiciones espaciales, y durante la aproximación y captura de presas. Específicamente, en caso de que *P. davyi* utilice la parte inicial de FC para efectuar un análisis de banda estrecha de forma similar a lo que se observa en *P. parnellii* y los rinolófidos, esperaríamos que, dada la tolerancia a la superposición de emisión y eco y entre ecos, la duración de este elemento no disminuyera cuando el murciélago vuele cerca de obstáculos. También esperaríamos que la duración de este elemento aumentara o se mantuviera durante la aproximación a las presas, con el aumento progresivo de la tasa de emisión o ciclo de trabajo de FC. Simultáneamente, durante la aproximación esperaríamos que aumente el ritmo de emisión de los elementos finales FLM, con el consiguiente acortamiento de los elementos FC, si es que estos hubieran llegado a saturar el tiempo. Por otra parte, si dicha especie utiliza el elemento final de FM-FQC de manera similar a lo observado en los vespertiliónidos con

pulsos PLM, esperaríamos que en la fase de aproximación y al volar cerca de obstáculos se elevara notoriamente la frecuencia inicial (FINI) y/o la FC, mientras que la frecuencia final (FFIN) podría disminuir, permitiendo al murciélago obtener una mayor anchura de banda. En este caso, también se esperaría una progresiva disminución de la duración de este elemento a lo largo de la aproximación, con el consiguiente aumento de la tasa de modulación, y la progresiva transformación desde una modulación PLM a una FLM.

### **La especie de estudio: *Pteronotus davyi***

El murciélago de espalda desnuda, *Pteronotus davyi*, tiene el pelaje generalmente de color café, aunque en ocasiones puede llegar a ser naranja. La piel normalmente también es café oscuro. Es un microquiróptero pequeño, con un antebrazo de 40.6-49.2 mm, longitud de cabeza y cuerpo de 53-59 mm, longitud total de 71-83 mm y una masa corporal de 5 a 10 g (Hall, 1981). Habita desde el nivel del mar hasta un máximo de 2300 m.s.n.m., en zonas de bosque tropical estacionalmente seco. Se distribuye en ambas costas de México, desde Sonora y Tamaulipas, por toda América central, hasta una ancha banda costera del norte de Sudamérica (que llega al este de Brasil) y hasta el norte de Perú. También está presente en la isla de Trinidad y en algunas de las Antillas Menores (Reid 1997, Jiménez-Guzmán y Ceballos 2005; **Fig. 1**). Se caracteriza porque las membranas alares se fusionan dorsalmente en la línea media, resultando en la característica apariencia de espalda desnuda (aunque la espalda debajo del patagio normalmente está cubierta de pelo). La membrana alar y el uropatagio se unen al tobillo por un largo calcáneo –con una longitud casi de la mitad del tamaño de la tibia– fuertemente unido a la tibia (Hall 1981) (**Fig. 2**). Al igual que en los demás mormoópidos, se alimenta de insectos voladores, los cuales captura mientras vuela a una distancia de 1-1.5 m sobre el agua de los ríos o sobre el suelo o el dosel de vegetación (Reid 1997).



**Fig. 1** Mapa que muestra el área de distribución de *Pteronotus davyi*. (Info Natura 2004).



**Fig. 2** Vista ventral (panel superior) y dorsal (panel inferior) de *Pteronotus davyi*. Llama la atención el hecho de que al unirse las membranas alares dorsalmente en la línea media, se genera la apariencia de “espalda desnuda”.

## OBJETIVOS

### Objetivo general

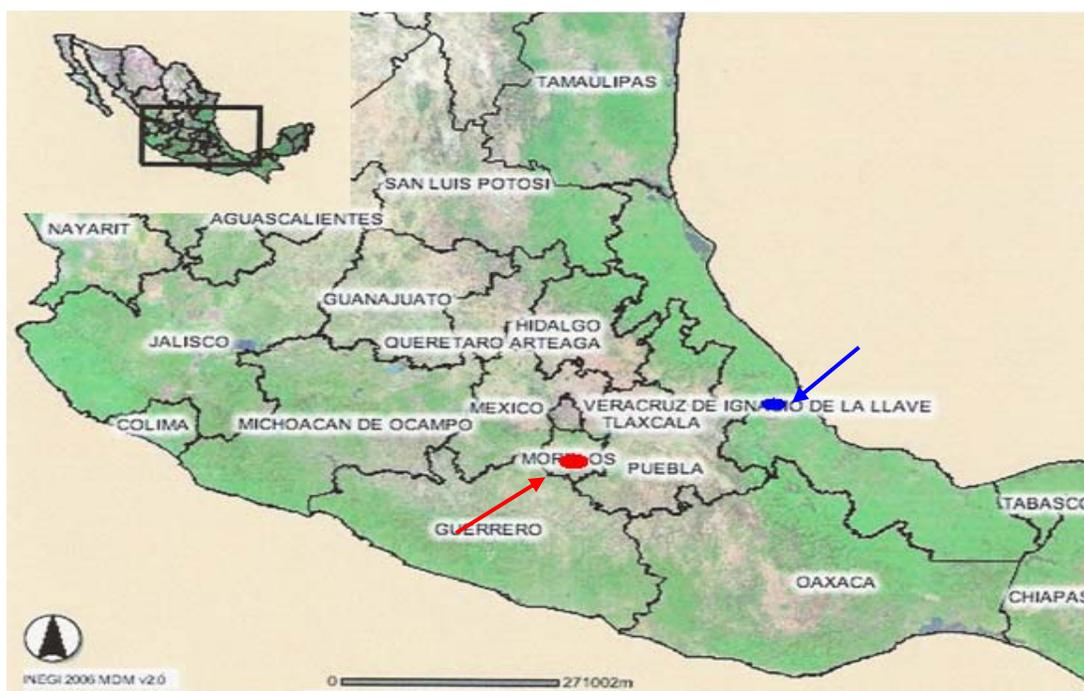
Hacer una descripción detallada de la conducta de ecolocación de *Pteronotus davyi* durante la fase de búsqueda de presas, así como los posibles cambios en la estructura de los pulsos de acuerdo a la situación espacial del murciélago (si se encuentra forrajeando cerca o lejos del sustrato) y durante la detección, aproximación y captura de las presas; y en base a los resultados obtenidos, proponer una hipótesis de la función de los distintos elementos que componen los pulsos de ecolocación.

### Objetivos específicos

- Describir las características (duración, frecuencias características del pulso y sus componentes) de los pulsos emitidos durante la fase de búsqueda del comportamiento de ecolocación;
- Investigar las diferencias en las características de los pulsos de ecolocación de la fase de búsqueda cuando la especie vuela lejos o cerca de los objetos del medio y el sustrato;
- Describir la variación en los parámetros de los sonidos de ecolocación a lo largo de la secuencia de aproximación y captura de las presas;
- Proponer hipótesis sobre la función de los distintos elementos del pulso de ecolocación a partir de las correlaciones encontradas entre la situación del murciélago con respecto a obstáculos y presas, y la variación en la estructura de los pulsos.

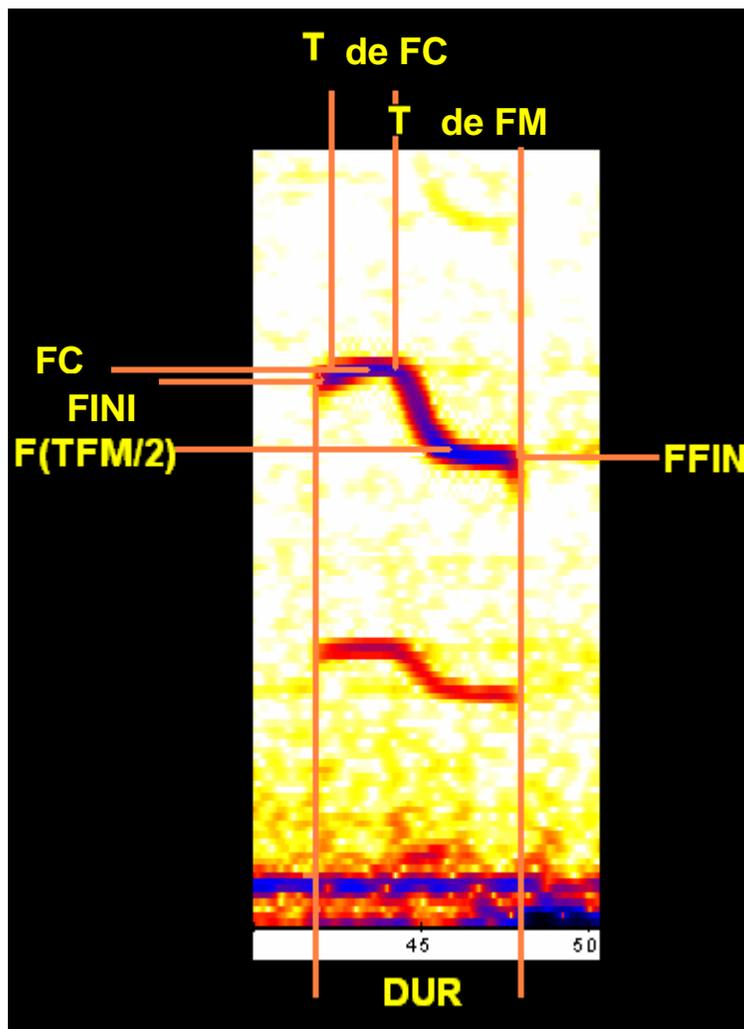
## MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo de campo se llevó a cabo en dos áreas geográficas diferentes. La primera de ellas se localizó en la Reserva de la Biosfera de la Sierra de Huautla, Morelos, en los ejidos de Quilamula y Huautla, dentro del municipio de Tlaquiltenango. La segunda área de estudio se situó en el valle del río de los Pescados, en los municipios de Jalcomulco y Emiliano Zapata, en el estado de Veracruz (**Figura 3**). En ambos lugares se encontraron refugios cavernícolas que albergan poblaciones importantes de *Pteronotus davyi*. En primer lugar se procedió a la localización de áreas donde la especie forrajeara, a través de recorridos por las dos zonas de estudio con un equipo compuesto de un detector de ultrasonido (D-980, Petterson Elektronik AB), y una grabadora de audio (WM-D6C, Sony), con el cual se documentó la actividad ecolocadora de los quirópteros de la zona con los correspondientes comentarios sobre la naturaleza de las observaciones. Las grabaciones obtenidas se analizaron en el laboratorio de ultrasonidos,



**Fig. 3** Mapa con la ubicación de las dos áreas de estudio en que se desarrolló este trabajo: En rojo se muestra la ubicación de la Reserva de la Biosfera de la Sierra de Huautla en el estado de Morelos, y en azul se muestra la localización del valle del río de los Pescados en el estado de Veracruz.

empleando el programa SASLab Pro (Avisoft) para la visualización de los sonogramas (tiempo en ms vs. Frecuencia en kHz). La observación de los pulsos característicos emitidos por *Pteronotus davyi* (que se diferencian inequívocamente de los de los congénéricos *P. parnelli* y *P. personatus* por sus propiedades temporales y espectrales; **Fig. 4**) permitió la identificación de la especie en las grabaciones y de los lugares en donde había actividad de la misma.



**Fig. 4** Ejemplo de un pulso característico de *Pteronotus davyi*, en el cual se señalan las variables temporales y espectrales que se midieron directamente en el sonograma.

Después de haber localizado las áreas de mayor actividad, se procedió a la documentación del comportamiento ecolocador mediante la obtención de grabaciones simultáneas de sonido e imagen. Los sonidos correspondientes a las secuencias de ecolocación se registraron con un detector de ultrasonidos (D-980, Pettersson Elektronik AB), mientras que las imágenes se obtuvieron a través de una cámara de video de seguridad, en blanco y negro, de alta sensibilidad (PC-64, Supercircuits). La escena fue iluminada con un dispositivo portátil de leds infrarrojos. Ambas señales fueron grabadas en las bandas respectivas de video y audio sobre cintas de video con formato Digital-8, con una videograbadora portátil (DV-H8, Sony). Las imágenes de video permitieron clasificar las secuencias de sonidos de ecolocación según fueran producidas durante el vuelo cerca ( $<1$  m) o lejos ( $> 2$  m) de los objetos de fondo.

Las grabaciones de sonido fueron digitalizadas empleando una tarjeta externa de sonido Soundblaster Extigy (Creative Technology Ltd.) con el programa BatSound Pro (Pettersson Elektronik AB), y analizados utilizando el programa SASLab Pro (Avisoft).

Para llevar a cabo las mediciones de las variables temporales y espectrales, se elaboró un sonograma con un procedimiento de transformación rápida de Fourier, empleando una ventana de análisis Hanning de 512 puntos de longitud, y una superposición entre ventanas adyacentes del 95%. Sobre el sonograma del segundo armónico de cada pulso, que normalmente es el de mayor intensidad, se midieron las variables temporales –intervalo (tiempo desde el inicio del pulso anterior hasta el inicio del presente pulso) y duración (tiempo desde el principio hasta el final)– y las variables espectrales de frecuencia inicial (FINI) y frecuencia final (FFIN). También sobre el sonograma se midieron la duración y algunas frecuencias características de los principales elementos componentes del pulso:

duración del elemento de frecuencia constante (T de FC), duración del elemento de frecuencia modulada (T de FM), frecuencia instantánea a la mitad del T de FM ( $F(TFM/2)$ ) (**Fig. 4**). Sobre el espectro de potencia acumulado del pulso entero se midieron las frecuencias del elemento de frecuencia constante (FC) y de la cola casi constante del elemento FM (FQC), así como la intensidad de los elementos de FC y de FQC de los diferentes armónicos.

Para cada secuencia de la fase de búsqueda se midió una serie de pulsos contiguos (en el caso de las secuencias de los animales volando lejos de obstáculos se midieron entre 11 y 26 pulsos, a excepción de una secuencia; y 10 pulsos en los demás casos, excepto en dos secuencias de murciélagos volando cerca de obstáculos en las que se midieron 30 pulsos). Para la descripción de las características de los pulsos de la fase de búsqueda se empleó el promedio de cada variable para todos los pulsos medidos en cada secuencia. En el caso del intervalo se utilizó la mediana, ya que esta variable puede tener una distribución multi-modal, que representa mejor el hecho de que los murciélagos frecuentemente omiten la emisión de algunos pulsos en la secuencia rítmica, que normalmente corresponde a la frecuencia de aleteo (Jones 1994), con lo cual la media aritmética no resulta muy informativa. Por la misma razón, para el cálculo de la mediana y para las pruebas estadísticas no se tomaron en cuenta los intervalos mayores a 90 ms ( $\approx 1.5$  veces la duración media del intervalo). Los valores empleados para realizar las pruebas de hipótesis para comprobar diferencias entre vocalizaciones emitidas cerca o lejos de los objetos del fondo fueron estos promedios o medianas por secuencia, lo cual permitió evitar problemas de pseudorreplicación.

Además de los individuos grabados en libertad, se procedió a la captura de una serie de ejemplares de *P. davyi*, en la Cueva de Cerro Colorado (Chahuapan,

Veracruz). Estos murciélagos fueron posteriormente liberados dentro del portal de una casa, cuyas dimensiones aproximadas eran de 2.5 x 5 x 3 m, obteniéndose grabaciones de su comportamiento acústico en tal situación. Esto tuvo el propósito de obtener información del comportamiento en una situación extrema de vuelo cerca de los obstáculos del fondo.

Para comprobar si había diferencia en las características de los pulsos entre las situaciones de los animales volando lejos o cerca de los obstáculos del fondo, y en la situación extrema del portal, empleamos un análisis de varianza (ANOVA) para cada variable considerada. Para identificar cuáles eran las situaciones que presentaban diferencias significativas se empleó una prueba *a posteriori* (prueba de Tukey para muestras de tamaño diferente; Zar 1984).

Para el estudio de las fases de aproximación y captura, se analizaron 10 secuencias que discurrían desde la fase de búsqueda hasta la presumible captura de la presa y posterior reinicio de la búsqueda. En primer lugar se hizo un análisis exploratorio de las secuencias, que consistió en la representación gráfica de las distintas variables frente al tiempo. Esto evidenció que los primeros cambios perceptibles antes del desarrollo de la maniobra de captura de la presa correspondían al acortamiento de los intervalos entre pulsos y de la duración de éstos. Para todos los casos que acababan en captura o intento de captura, la secuencia experimentaba un descenso monótonico en el intervalo entre pulsos y en la duración de estos. Dada esta circunstancia, se tomó como marca de inicio de la fase de aproximación el primer pulso de la serie monótonica que mostraba una reducción del intervalo con respecto al pulso anterior. A partir de este momento el intervalo entre pulsos y su duración se reducía de manera monótonica hasta estabilizarse progresivamente al principio de la fase de captura propiamente dicha. Consideramos como el punto de inicio de la fase de captura

el pulso cuyo intervalo se redujo menos del 10% con respecto al intervalo del pulso anterior.

Para la descripción cuantitativa de los cambios en la estructura de las señales a lo largo de la aproximación, se midieron las mismas variables utilizadas para la descripción de las secuencias de la fase de búsqueda para los pulsos de 7 posiciones bien definidas a lo largo de la secuencia de aproximación: 1) pulso de la fase de búsqueda localizado 10 pulsos antes del primero de la aproximación, 2) primer pulso de la aproximación, 3) pulso a  $1/3$  de la duración de la fase de aproximación, 4) pulso a  $2/3$  de la aproximación, 5) pulso de inicio de la fase de captura, 6) pulso final de la fase de captura y 7) primer pulso de la reanudación de la fase de búsqueda tras la captura. Para cada una de estas posiciones calculamos y tabulamos el promedio y la desviación estándar.

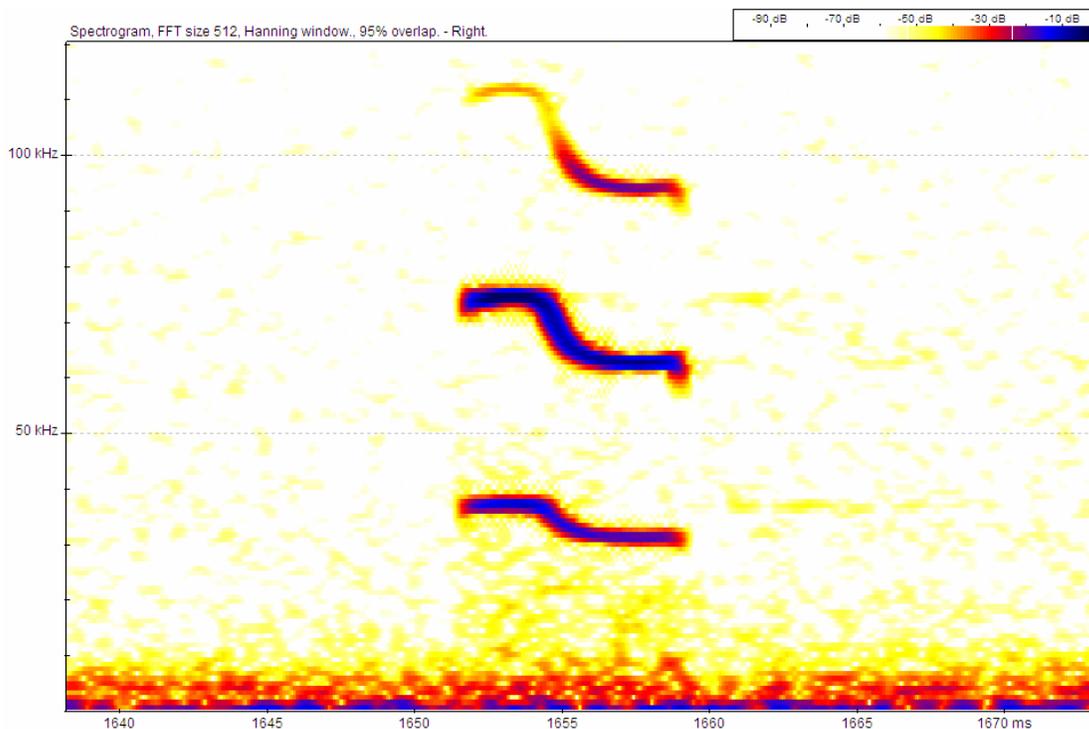
Dado que la distancia del micrófono al murciélago no se podía medir ni controlar, y que los micrófonos no estaban calibrados, las medidas de intensidad obtenidas no son absolutas. Sin embargo, se pudo calcular de forma sencilla la diferencia de intensidad entre armónicos y elementos de un mismo pulso: Dado que la escala de decibelios es logarítmica, la diferencia en decibelios corresponde a la razón de intensidades (Bradbury y Vehrencamp 1998). La relación de intensidad entre elementos y armónicos puede cambiar entre distintas situaciones perceptivas, por lo cual fueron estas diferencias las que comparamos entre las distintas situaciones espaciales consideradas en este estudio, así como durante la aproximación y captura de presas.

## RESULTADOS

### Ecolocación en la fase de Búsqueda

#### Pulsos emitidos al volar lejos de obstáculos

Durante la fase de búsqueda, los murciélagos emitían siempre pulsos con una forma muy distintiva: inician con un elemento muy corto de FM ascendente, al que siguen secuencialmente un elemento corto de FC y un prominente segundo elemento de frecuencia modulada de forma hiperbólica respecto al tiempo, que acaba en una cola de frecuencia casi constante (**Fig. 5**).



**Fig. 5** Sonograma (tiempo vs. frecuencia) de un pulso de búsqueda típico de *Pteronotus davyi*, cuando se encuentra lejos de obstáculos.

Se analizaron 12 secuencias de la fase de búsqueda del comportamiento ecolocador, en las cuales los murciélagos volaban lejos de los obstáculos del fondo (es decir a más de un metro de árboles, arbustos, rocas, construcciones humanas o suelo). Cuatro de estas secuencias se obtuvieron en la cañada de Ajuchitlán, y otras

tres en las afueras del pueblo de Quilamula (ambas localidades en la Sierra de Huautla, Morelos), y las cinco restantes fueron obtenidas en las inmediaciones de los pueblos de Apazapan y Jalcomulco (una y cinco secuencias respectivamente, ambas localidades pertenecen al valle del Río Pescados, Veracruz). La duración promedio de los pulsos de esta fase fue de 6.48 ms, 2.05 de los cuales correspondían al elemento de FC, y 4.04 ms al de FM. Las frecuencias mostraron promedios de 70.5 kHz en el caso de FINI, mientras que la FC estuvo ligeramente por encima, con 71.72 kHz. La frecuencia a la mitad del tiempo del elemento FM terminal fue de 61.1 kHz, la FQC de 60.3 kHz y la FFIN de 58.91 kHz (**Tabla 1**).

Los pulsos mostraron típicamente 2 ó 3 armónicos. El más intenso era normalmente el segundo, siguiéndole el primero o fundamental, y siendo el tercero el más débil; aunque en raras ocasiones se podía detectar la presencia de un cuarto y hasta un quinto armónico en el espectro de potencia acumulado. La parte correspondiente a la FQC del segundo armónico (FQC2) fue en promedio la más intensa (-38.74 dB), seguida muy de cerca por la parte de FC del mismo armónico (FC2, -39.54 dB) y después siguieron en intensidad la FC y la FQC del primer armónico (FC1 y FQC1), en ese orden (**Tabla 2**).

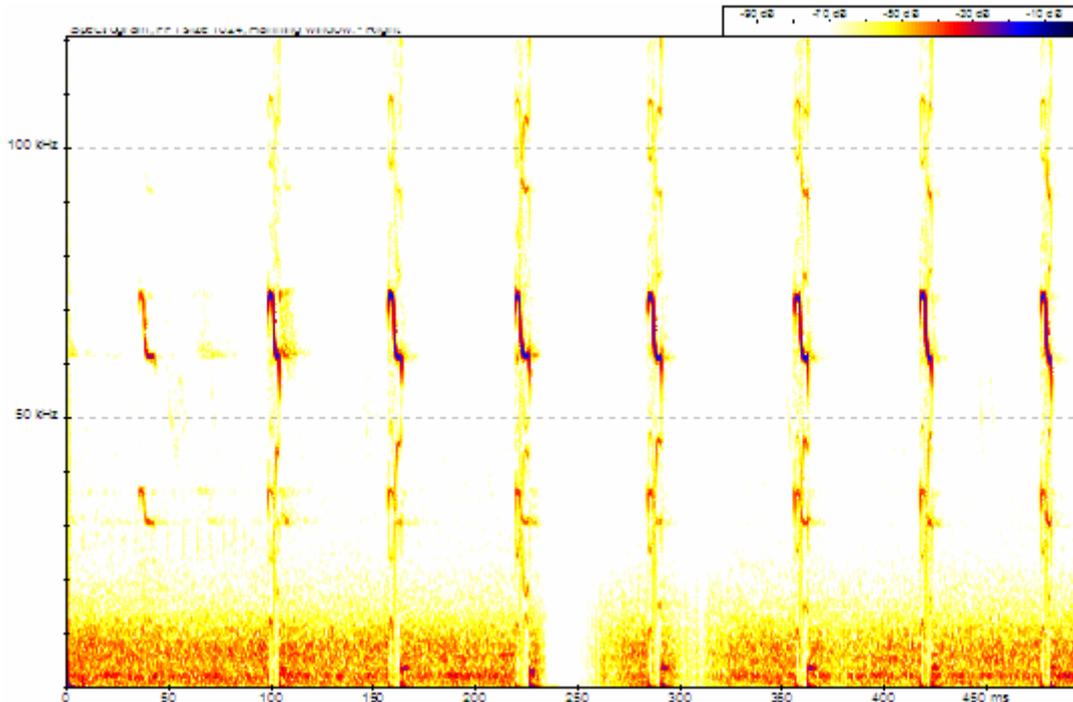
**Tabla 1.** Medias (mediana en el caso del intervalo) por secuencia de los parámetros temporales (Intervalo, Duración, T de FC y T de FM) y de frecuencia (FINI, FC, F(TFM/2), FQC y FFIN) correspondientes a pulsos de la fase de búsqueda cuando el murciélago se encontraba lejos de obstáculos. En las últimas dos líneas se incluyen el promedio y la desviación estándar de los estadísticos de tendencia central por secuencia para cada parámetro. Las variables indicadas con “\*” en la tercera línea de datos no se pudieron medir debido a que la intensidad del segundo armónico era muy débil, aunque el primero era intenso.

<b>LEJOS BÚSQUEDA</b>	# de P	Intervalo	Duración	T de FC	T de FM	FINI	FC	F(TFM/2)	FQC	FFIN
Apazapan	11	70.61	7.73	2.29	4.89	71.52	73.04	61.93	61.76	60.44
Cañ. Ajuchitlán 1	13	62.96	6.56	1.98	4.16	71.55	72.87	62.33	62.06	58.94
Cañ. Ajuchitlán 2	19	56.15	6.81	1.94	4.59	*	72.72	*	62.27	*
Cañ. Ajuchitlán 3	13	61.24	5.50	1.85	3.33	70.38	72.49	61.58	61.32	59.54
Cañ. Ajuchitlán 4	13	52.73	5.84	1.86	3.76	71.97	72.95	61.86	61.59	59.51
Jalcomulco 1	18	45.24	5.71	1.91	3.33	70.29	71.57	60.93	60.05	57.31
Jalcomulco 2	13	56.88	6.05	2.14	3.61	69.52	70.81	59.96	59.65	57.25
Jalcomulco 3	6	63.65	7.17	2.34	4.16	68.80	70.13	59.90	59.39	57.32
Jalcomulco 4	11	60.48	6.30	1.72	3.95	71.00	72.42	61.45	60.85	59.65
Quilamula 1	20	59.31	6.47	2.17	4.12	67.05	69.96	57.92	59.50	56.43
Quilamula 2	13	62.54	6.84	2.18	4.45	73.36	74.22	63.19	63.25	62.08
Quilamula 3	26	54.23	6.90	2.16	4.18	69.98	71.56	60.99	60.96	59.52
<b>n = 176</b>	<b>Prom.</b>	<b>58.83</b>	<b>6.49</b>	<b>2.05</b>	<b>4.04</b>	<b>70.49</b>	<b>72.08</b>	<b>61.10</b>	<b>61.09</b>	<b>58.91</b>
	<b>DesvEst</b>	<b>6.43</b>	<b>0.65</b>	<b>0.19</b>	<b>0.48</b>	<b>1.70</b>	<b>1.29</b>	<b>1.43</b>	<b>1.22</b>	<b>1.68</b>

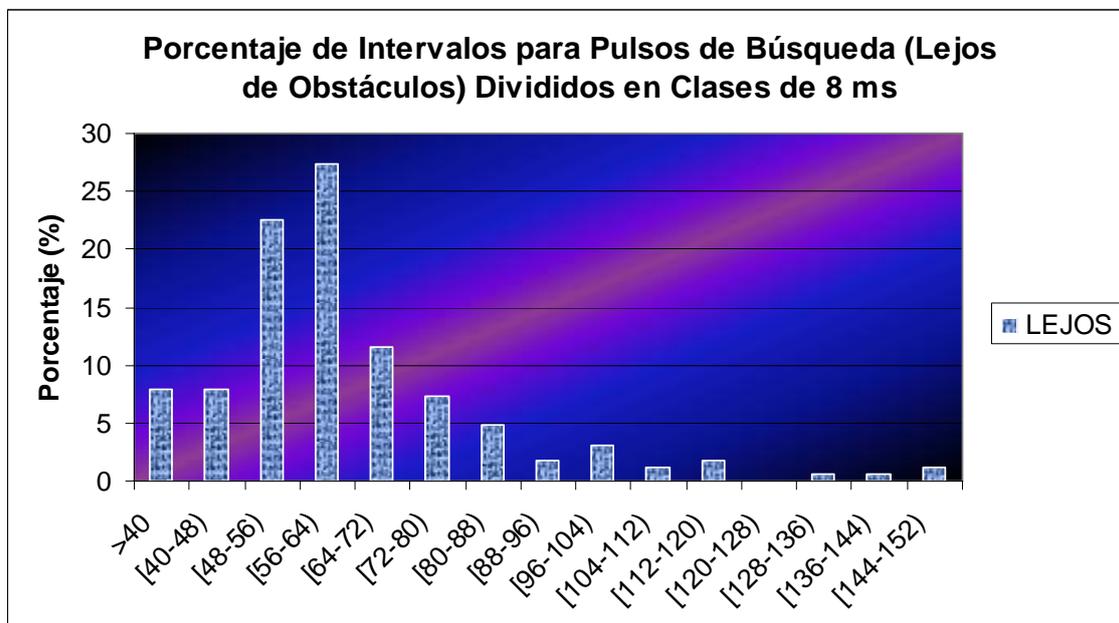
**Tabla 2.** Razón de intensidades entre la FC 2 y la FC 1, la FQC 2 y la FQC 1, la FC 1 y la FQC 1 y finalmente entre la FC 2 y la FQC 2, correspondientes a pulsos de búsqueda cuando los murciélagos se encontraban lejos de obstáculos. En la parte de abajo aparece el promedio y la desviación estándar. Los números negativos denotan que el segundo miembro de la diferencia es más intenso.

LEJOS BÚSQUEDA	Int. FC2 - FC1	Int. FQC2-FQC1	Int. FC1 - FQC1	Int. FC2- FQC 2
Apazapan	5.16	1.45	-5.92	-2.20
Cañada Ajuchitlán 1	12.49	17.51	5.03	0.01
Cañada Ajuchitlán 2	5.01	4.42	-6.99	-6.40
Cañada Ajuchitlán 3	1.65	9.24	8.33	0.74
Cañada Ajuchitlán 4	10.26	20.67	12.59	2.18
Jalcomulco 1	-0.18	6.19	7.72	1.35
Jalcomulco 2	2.66	10.06	4.32	-3.08
Jalcomulco 3	10.09	9.11	4.40	5.38
Jalcomulco 4	5.20	14.47	5.25	-4.02
Quilamula 1	2.53	4.65	-1.32	-3.43
Quilamula 2	1.47	6.22	5.45	0.70
Quilamula 3	1.77	4.29	1.65	-0.88
<b>n = 176</b>	<b>Prom.</b>	<b>9.02</b>	<b>3.38</b>	<b>-0.80</b>
	<b>DesvEst</b>	<b>5.83</b>	<b>5.72</b>	<b>3.20</b>

Durante esta fase, los murciélagos emitían los pulsos de una forma regular y monótona, a razón mediana de 17.00 pulsos/s, correspondiente a un intervalo entre pulsos de 58.83 ms (**Fig. 6**). El intervalo se distribuyó de una forma multimodal: un 90.55% de los intervalos se distribuyeron alrededor de la primera moda, que probablemente corresponde al intervalo normal entre pulsos marcado por la frecuencia de aleteo (clase modal [56-64] ms); 7.01% de los intervalos cayeron en la segunda moda, probablemente correspondiente al intervalo que se da cuando los murciélagos emiten un pulso cada dos aleteos (clase modal [96-104] ms) y el 2.44% de los intervalos se encontraron dentro de la tercera moda, probablemente correspondiente al intervalo que se da cuando los murciélagos emiten un pulso tras dos aleteos silenciosos (clase modal [144-152] ms, **Fig. 7**).



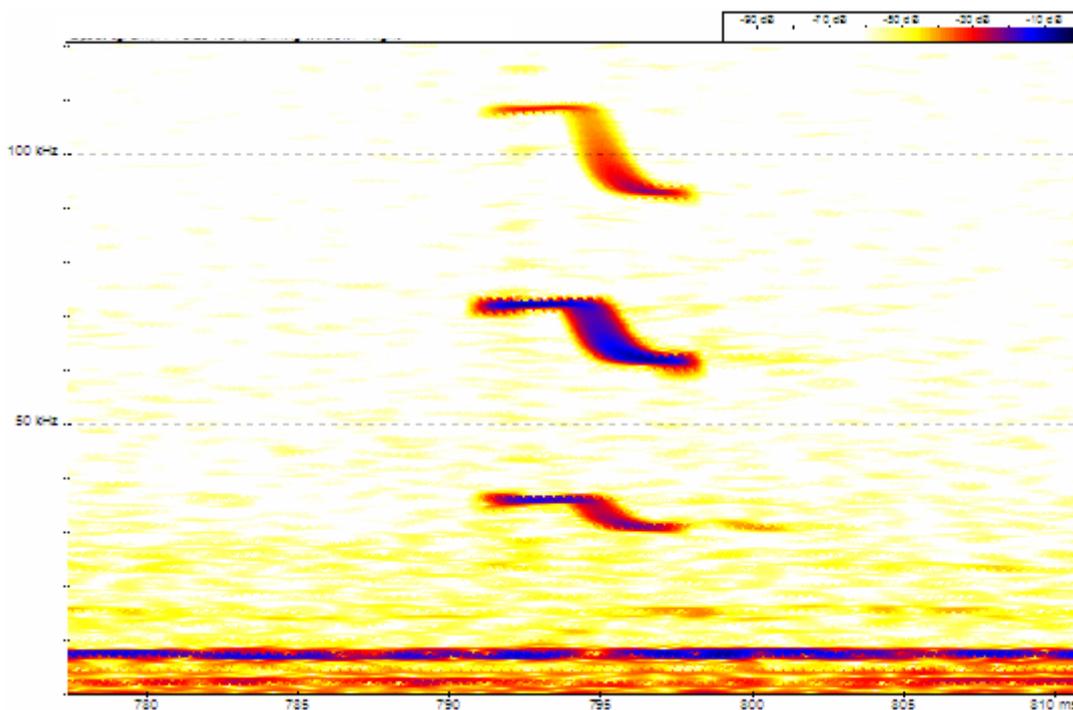
**Fig. 6** Secuencia de búsqueda de *Pteronotus dayi*. Cabe destacar que la principal característica durante esta fase es que el intervalo tiende a mantenerse homogéneo. Esta secuencia corresponde a un individuo volando lejos de obstáculos.



**Fig. 7** Cuando *Pteronotus dayi* volaba lejos de obstáculos alrededor del 7% de las veces omitía un pulso. Por otra parte, el 2.4% de las veces se saltaba 2 pulsos.

## ■ Pulsos emitidos al volar cerca de obstáculos

Se analizaron un total de 14 secuencias de la fase de búsqueda de la ecolocación durante las cuales los murciélagos volaban cerca (menos de un metro) de los obstáculos del fondo, tales como ramas, rocas, construcciones humanas y/o el suelo. Dos de estas secuencias se obtuvieron en las inmediaciones del pueblo de Quilamula (Sierra de Huautla, Morelos), mientras que las 12 restantes proceden de las inmediaciones de Jalcomulco (Veracruz; Tabla 3). Los pulsos de búsqueda emitidos en estas circunstancias fueron similares en estructura a aquellos que emitían al estar lejos de los objetos del fondo, con la diferencia de que el elemento terminal FM descendente parecía visiblemente más corto (**Fig. 8**).



**Fig. 8** Pulso de búsqueda de un individuo de *Pteronotus davyi* emitido cuando se encontraba cerca de obstáculos. Resalta el hecho de que la cola de FQC es más corta que cuando se encuentra lejos de obstáculos.

**Tabla 3.** Promedios por secuencia de los parámetros temporales y de frecuencia de pulsos de búsqueda emitidos por individuos de *Pteronotus davyi* que se encontraban cerca de obstáculos.

<b>CERCA BÚSQUEDA</b>	# de P	Intervalo	Duración	T de FC	T de FM	FINI	FC	F(TFM/2)	FQC	FFIN
Quilamula 4	30	57.07	5.09	1.89	2.81	71.89	73.10	63.22	62.66	61.09
Quilamula 5	30	56.80	5.74	2.39	2.97	71.71	72.83	63.09	62.50	61.28
Jalcomulco 5	10	64.20	6.58	1.82	4.33	70.79	71.87	61.66	61.85	59.99
Jalcomulco 6	10	51.12	5.04	1.85	2.57	70.61	72.84	62.71	62.45	60.48
Jalcomulco 7	10	82.60	5.41	2.04	2.90	69.82	72.70	62.71	62.50	60.51
Jalcomulco 8	10	71.80	4.51	1.60	2.55	71.08	73.15	63.09	62.54	60.64
Jalcomulco 9	10	62.59	6.45	2.52	3.48	67.14	69.18	59.51	59.44	57.20
Jalcomulco 10	10	58.06	7.07	2.56	3.95	69.59	72.23	62.15	62.26	60.34
Jalcomulco 11	10	55.24	5.09	1.84	2.79	71.89	73.13	62.31	62.53	59.57
Jalcomulco 12	10	67.53	5.15	1.72	2.94	70.80	72.36	62.46	62.26	59.79
Jalcomulco 13	10	59.44	4.83	1.76	2.74	70.22	71.26	61.71	61.63	60.10
Jalcomulco 14	10	51.72	4.46	1.75	2.29	70.60	72.13	62.63	62.02	60.15
<b>n = 160</b>	<b>Prom.</b>	<b>58.80</b>	<b>5.45</b>	<b>1.98</b>	<b>3.03</b>	<b>70.51</b>	<b>72.23</b>	<b>62.27</b>	<b>62.05</b>	<b>60.09</b>
	<b>DesvEst</b>	<b>9.03</b>	<b>0.84</b>	<b>0.33</b>	<b>0.60</b>	<b>1.30</b>	<b>1.12</b>	<b>1.01</b>	<b>0.88</b>	<b>1.04</b>

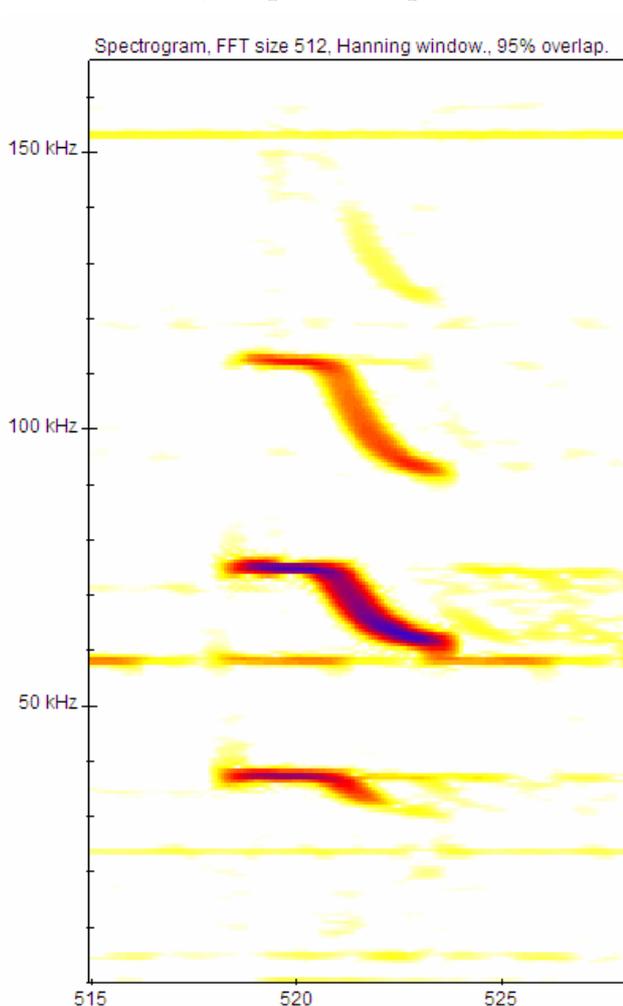
En las secuencias emitidas cerca del fondo de obstáculos, la FC 2 era la más intensa en promedio (-26.32 dB) seguida de la FQC 2 (-28.55 dB). Al igual que en las secuencias emitidas lejos de obstáculos, la FC2 y la FQC2 resultaron más intensas que las frecuencias correspondientes en el primer armónico, con una ligera tendencia a una mayor diferencia, la cual no es significativa. De igual forma, las FCs de ambos armónicos resultaron más intensas que las FQCs de sus correspondientes armónicos, por comparación de lo ocurrido con los pulsos de lejos, pero dichas diferencias tampoco fueron significativas (**Tabla 4**).

**Tabla 4.** Intensidades relativas entre la FC 2 y la FC 1, la FQC 2 y la FQC 1, la FC 1 y la FQC 1 y finalmente entre la FC 2 y la FQC 2; correspondientes a pulsos de búsqueda de *Pteronotus davyi* cuando los murciélagos se encontraban cerca de obstáculos. En la parte de abajo aparece el promedio y la varianza general. Los números negativos denotan que el segundo miembro de la diferencia es más intenso.

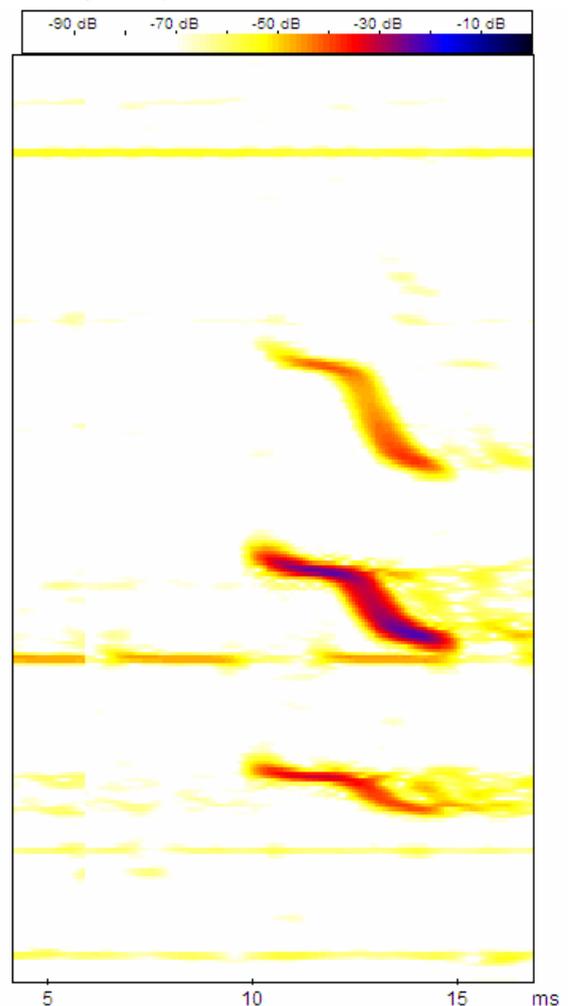
<b>CERCA BÚSQUEDA</b>		<b>Int.</b> <b>FC2 - FC1</b>	<b>Int.</b> <b>FQC2 - FQC1</b>	<b>Int.</b> <b>FC1 - FQC1</b>	<b>Int.</b> <b>FC2 - FQC2</b>
	Quilamula 4	7.59	8.25	5.98	5.31
	Quilamula 5	5.83	9.50	9.01	5.34
	Jalcomulco 5	1.78	8.70	5.75	-1.17
	Jalcomulco 6	14.14	13.93	2.23	2.44
	Jalcomulco 7	9.36	13.75	6.83	2.44
	Jalcomulco 8	4.31	14.23	11.30	1.37
	Jalcomulco 9	10.97	16.85	6.65	0.77
	Jalcomulco 10	5.07	1.91	3.96	7.12
	Jalcomulco 11	-2.03	3.57	6.19	0.58
	Jalcomulco 12	3.82	12.08	6.62	-1.64
	Jalcomulco 13	0.61	9.39	7.38	-1.39
	Jalcomulco 14	6.98	10.20	8.83	5.60
<b>n = 160</b>	<b>Prom.</b>	<b>5.70</b>	<b>10.20</b>	<b>6.73</b>	<b>2.23</b>
	<b>DesvEst</b>	<b>4.52</b>	<b>4.37</b>	<b>2.35</b>	<b>3.01</b>

## Pulsos emitidos por los murciélagos soltados en el portal

Se analizaron 7 secuencias de murciélagos liberados dentro del portal de una casa a la entrada del poblado de Chahuapan (con un espacio aproximado de 2.5 x 5 x 3 m), todos ellos procedentes de la cueva de Cerro Colorado (**Tabla 5**). Los pulsos de búsqueda emitidos en estas circunstancias fueron similares en estructura a los emitidos en las circunstancias anteriores, pero en general no mostraban el pequeño elemento FM ascendente inicial, y al igual que los de búsqueda cerca de obstáculos, su elemento terminal FM descendente parecía visiblemente más corto (**Fig. 9**). Sin embargo, también fue muy interesante encontrar que en dos de las secuencias la FINI fue para todos los pulsos superior a la FC, lo que provocó que en promedio la FINI fuera mayor que la FC para este tratamiento (**Fig. 10 y Tabla 5**)



**Fig. 9** Pulso de búsqueda dentro del portal. Aquí la FINI  $\approx$  FC



**Fig. 10** Pulso de búsqueda dentro del portal. Aquí la FINI  $>$  FC

**Tabla 5.** Características de los pulsos de 7 *P. davyi* grabados al ser liberados dentro de un portal de 2.5 x 5 x 3m.

<b>PORTAL</b>	<b># de P</b>	<b>Intervalo</b>	<b>Duración</b>	<b>T de FC</b>	<b>T de FM</b>	<b>FINI</b>	<b>FC</b>	<b>F(TFM/2)</b>	<b>FQC</b>	<b>FFIN</b>
Chahuapan Portal 1	10	78.65	5.24	2.09	3.15	77.93	73.71	63.08	62.88	60.65
Chahuapan Portal 2	10	54.23	5.93	2.13	3.42	74.30	74.81	63.93	63.04	61.17
Chahuapan Portal 3	10	66.84	5.55	1.53	3.35	76.29	74.13	64.16	62.72	60.56
Chahuapan Portal 4	10	59.20	5.68	1.81	3.41	73.76	74.51	64.51	62.90	61.76
Chahuapan Portal 5	10	77.83	6.13	2.18	3.25	71.89	72.91	62.98	61.34	59.99
Chahuapan Portal 6	10	55.92	4.96	1.58	2.96	72.72	74.30	65.74	63.67	60.37
Chahuapan Portal 7	10	53.72	5.69	1.99	3.56	74.70	75.24	65.00	63.23	60.53
<b>n = 70</b>	<b>Prom.</b>	<b>63.77</b>	<b>5.60</b>	<b>1.90</b>	<b>3.30</b>	<b>74.51</b>	<b>74.23</b>	<b>64.20</b>	<b>62.82</b>	<b>60.72</b>
	<b>DesvEst</b>	<b>10.82</b>	<b>0.40</b>	<b>0.27</b>	<b>0.20</b>	<b>2.06</b>	<b>0.76</b>	<b>0.99</b>	<b>0.72</b>	<b>0.58</b>

En las secuencias emitidas dentro del portal de nuevo la FC 2 fue la más intensa en promedio (-38.87 dB) y también fue seguida de la FQC 2 (-42.16 dB). La FQC2 resultó en este caso significativamente más intensa que la frecuencia correspondiente en el primer armónico, por comparación con las secuencias de búsqueda lejos. De forma similar, la FC1 resultó significativamente más intensa que la FQC1 al compararla con lo ocurrido en los murciélagos libres volando lejos de obstáculos (Ver **Tabla 6**).

**Tabla 6.** Intensidades relativas entre la FC 2 y la FC 1, la FQC 2 y la FQC 1, la FC 1 y la FQC 1 y finalmente entre la FC 2 y la FQC 2; correspondientes a pulsos de búsqueda de *Pteronotus davyi* liberados dentro del portal de una casa. En la parte de abajo aparece el promedio y la varianza general. Los números negativos denotan que el segundo miembro de la diferencia es más intenso.

<b>PORTAL</b>	<b>Int. FC2 - FC1</b>	<b>Int. FQC2 - FQC1</b>	<b>Int. FC1 - FQC1</b>	<b>Int. FC2 - FQC2</b>	
Chahuapan Portal 1	10.65	21.14	2.79	-7.70	
Chahuapan Portal 2	-7.10	15.46	15.51	-7.05	
Chahuapan Portal 3	7.22	12.45	9.67	4.44	
Chahuapan Portal 4	12.23	16.83	12.02	7.42	
Chahuapan Portal 5	18.20	11.87	6.95	13.28	
Chahuapan Portal 6	9.83	15.15	13.59	8.28	
Chahuapan Portal 7	6.71	20.83	18.50	4.37	
<b>n = 70</b>	<b>Prom.</b>	<b>8.25</b>	<b>16.25</b>	<b>11.29</b>	<b>3.29</b>
	<b>DesvEst</b>	<b>7.77</b>	<b>3.67</b>	<b>5.31</b>	<b>7.87</b>

## ■ Comparación entre situaciones

Las pruebas a posteriori indicaron que la diferencia significativa en la duración total de los pulsos se presentaba entre las secuencias de los murciélagos libres volando lejos de obstáculos y los que fueron grabados volando cerca de obstáculos, mientras que los que se grabaron volando dentro del portal tuvieron un intervalo intermedio que no difería significativamente de ninguno de los otros dos grupos (aunque fue marginalmente significativa la diferencia de éstos con los que volaban lejos,  $p=0.056$ ). Este acortamiento de los pulsos en situaciones en las que los murciélagos volaban cerca de obstáculos era debido fundamentalmente al acortamiento, también significativo, del elemento de FM terminal, para el cual las secuencias de los murciélagos libres volando lejos del fondo mostraron valores significativa y considerablemente mayores que los otros dos grupos, los cuales no mostraron diferencias significativas entre sí. Sin

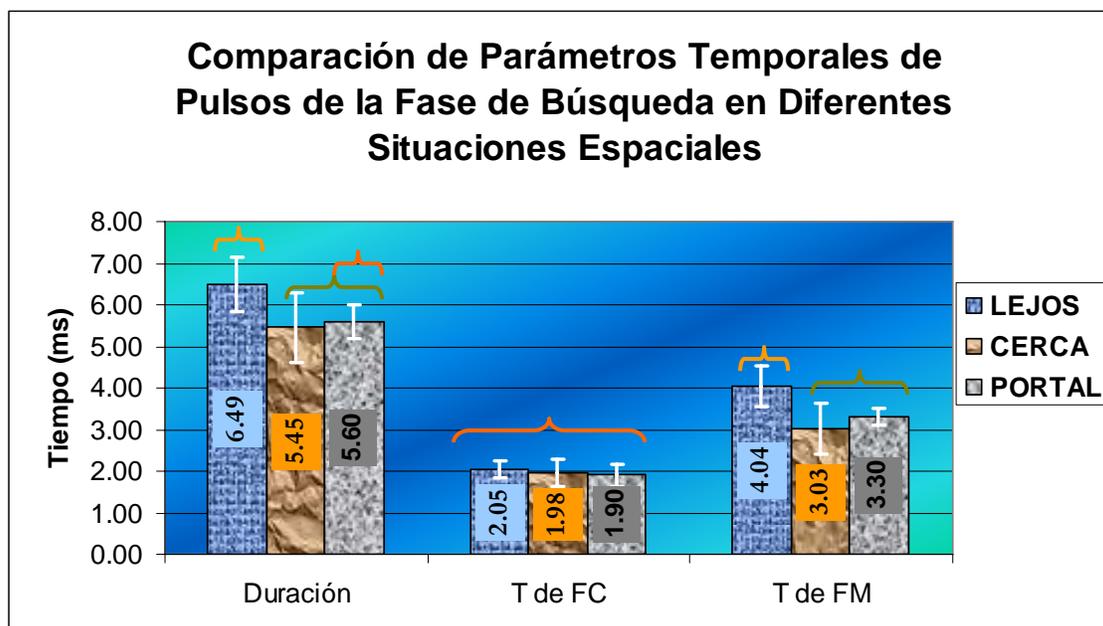
**Tabla 7.** Resumen de los resultados del ANOVA realizado para verificar diferencias entre los pulsos de ecolocación de murciélagos volando libres (lejos y ceca de obstáculos) y aquellos soltados dentro de un portal. Para todas las variables los grados de libertad del factor fueron 2 pues siempre se tuvo 3 grupos.

	Suma de Cuadrados del Factor	G. L. Error	Suma de Cuadrados del Error	F	p
Intervalo	56.626625	28	73.397995	0.771501	0.471898
Duración	3.612402	28	0.475107	7.603339	0.002304
T de FC	0.045698	28	0.072209	0.632862	0.538496
T de FM	3.262886	28	0.240165	13.586011	0.000075
FINI	43.153584	27	2.701676	15.972896	0.000026
FC	11.724735	28	1.264116	9.275043	0.000812
F(TFM/2)	20.624523	27	1.386887	14.871088	0.000044
FQC	7.020475	28	1.002897	7.000198	0.003425
FFIN	7.853846	27	1.551458	5.062235	0.013583
FC2-FC1	26.213717	28	27.443890	0.955175	0.396928
FQC2-FQC1	123.446945	28	23.768761	5.193663	0.012067
FC1-FQC1	139.137833	28	21.057177	6.607621	0.004461
FC2-FQC2	45.667881	28	20.873173	2.187875	0.130959

embargo, en el caso de la duración del elemento de FC no se encontraron diferencias significativas entre los grupos, aunque se observó una ligera tendencia hacia valores progresivamente menores desde las secuencias emitidas por los murciélagos libres volando lejos hasta las emitidas por los liberados en el portal (Tabla 8, Figura 11).

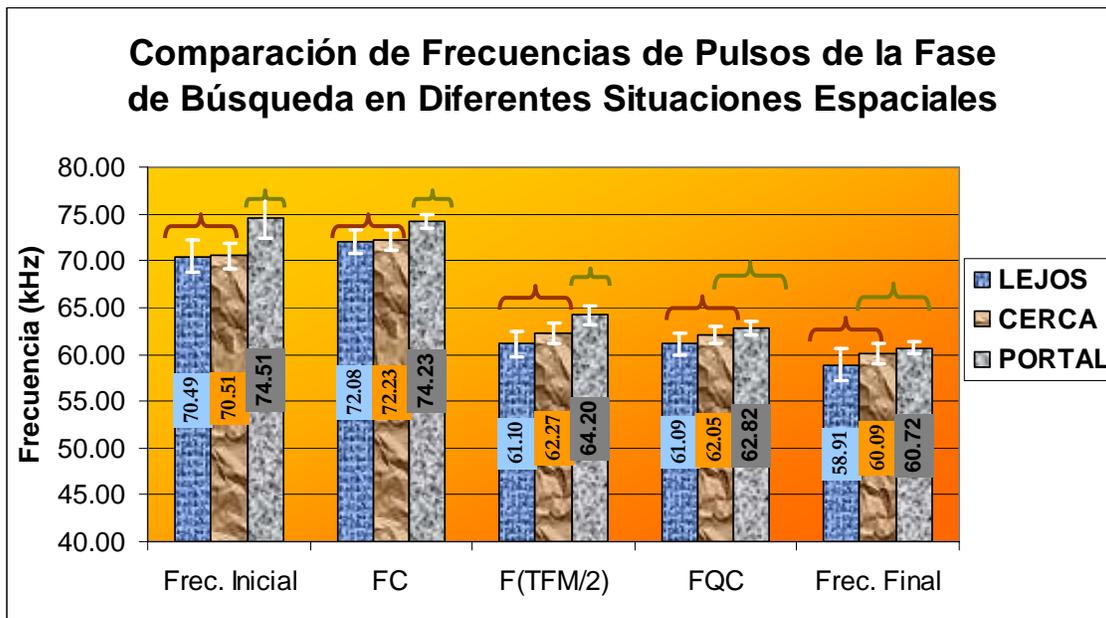
**Tabla 8.** Resumen de los resultados de la prueba de Tukey (muestras con diferente n) para los parámetros temporales, efectuada tras realizar el ANOVA para verificar qué grupos eran los que presentaban diferencias significativas y cuales se comportaban de igual forma. Cada color representa un grupo formado por las distintas situaciones espaciales con características estadísticamente similares.

	Intervalo	Duración	T de FC	T de FM
Lejos	[Color naranja]	[Color naranja]	[Color naranja]	[Color naranja]
Cerca		[Color blanco]		[Color blanco]
Portal		[Color verde]		[Color verde]



**Fig. 11** Comparación de parámetros temporales de pulsos de la fase de búsqueda en diferentes situaciones espaciales. Las llaves indican los grupos que detectó la prueba de Tukey.

En el caso de las frecuencias siempre hubo un cambio gradual desde los valores más bajos, mostrados en todos los casos por las secuencias emitidas por los murciélagos volando libres lejos de los obstáculos del fondo, hasta los más altos mostrados por las secuencias obtenidas de los animales volando en el portal, mientras que las secuencias emitidas por los murciélagos volando libres cerca de los obstáculos mostraron valores intermedios (**Figura 12**).



**Fig. 12** Comparación de las diferentes frecuencias de pulsos de la fase de búsqueda en diferentes situaciones espaciales. Las llaves indican los grupos que detectó la prueba de Tukey.

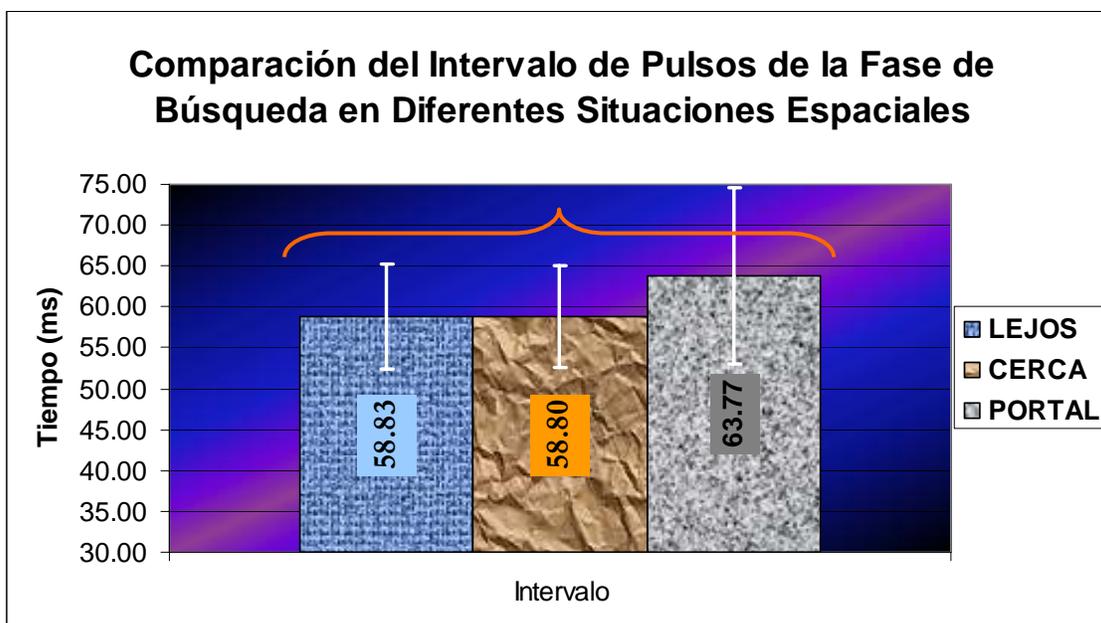
Por lo que respecta a la FINI, la FC y la F(TFM/2), las pruebas a posteriori tan sólo detectaron diferencias significativas entre las secuencias del portal con los otros dos grupos, aunque en la tercera variable las diferencias entre las secuencias de los murciélagos libres volando lejos y cerca fueron marginalmente significativas ( $p=0.06$ ). Por lo que respecta a la FQC y la FFIN, las pruebas tan sólo detectaron diferencias significativas entre las secuencias

emitidas por los murciélagos libres volando lejos y los murciélagos liberados en el portal (Tabla 9).

	FINI	FC	F(TFM/2)	FQC	FFIN
Lejos	Orange	Orange	Orange	Orange	Orange
Cerca	White	White	White	White	White
Portal	Green	Green	Green	Green	Green

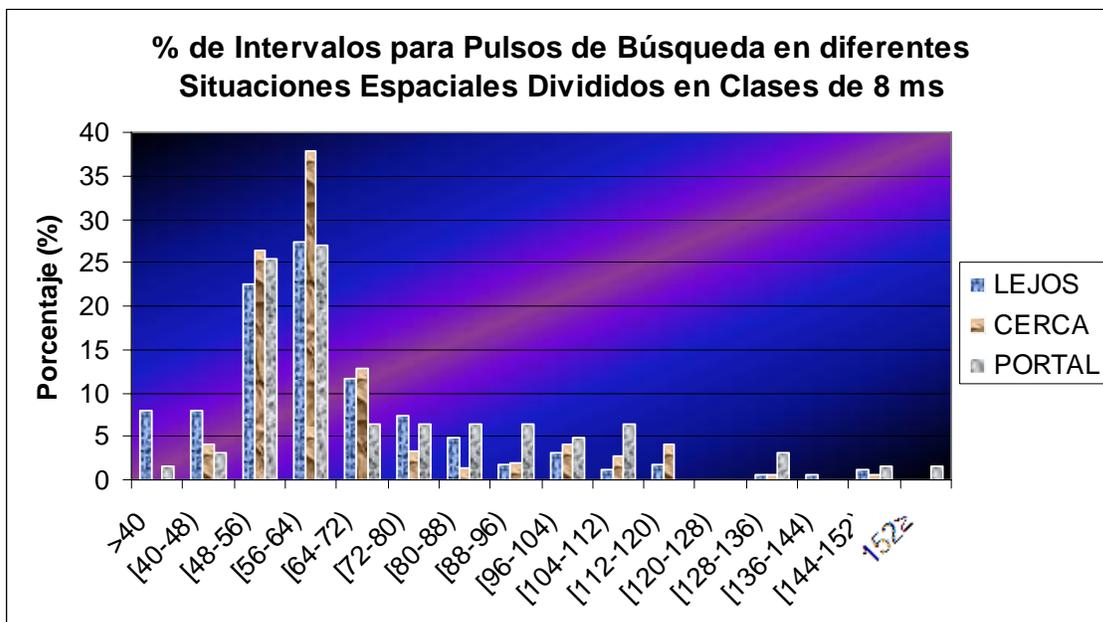
**Tabla 9.** Resumen de los resultados de la prueba de Tukey (muestras con diferente n) para los parámetros de frecuencias, efectuada tras realizar el ANOVA para verificar qué grupos eran los que presentaban diferencias significativas y cuales se comportaban de igual forma. Cada color representa un grupo formado por las distintas situaciones espaciales con características estadísticamente similares.

La tasa de emisión de pulsos fue similar en los dos casos de secuencias emitidas por murciélagos libres (Tablas 1 y 3). Aunque el promedio del intervalo fue algo mayor en las secuencias de los murciélagos liberados en el portal, el análisis de la varianza no detectó diferencias significativas entre grupos (Tablas 7 y 8, Fig. 13).



**Fig. 13** El Intervalo no fue estadísticamente diferente entre las tres situaciones espaciales, a pesar de que en los pulsos emitidos dentro del portal su promedio fue mayor.

Resulta interesante que al analizar la distribución de los intervalos por clases de 8 ms (que nuevamente fue tri-modal) se encontró que los murciélagos se saltaban más pulsos en las situaciones de cerca de obstáculos y dentro del portal que lo ocurrido para los murciélagos volando libres lejos de obstáculos. Para el caso en el que se encontraban volando ceca de obstáculos, los murciélagos omitían con mayor frecuencia uno de los pulsos, pero menos frecuentemente omitían dos: el 85.14% de las veces no omitían pulsos (clase modal [56-64) ms), el 13.51% de las veces omitían un pulso (clase modal [96-104) ms) y solo el 1.35% de las veces omitían dos pulsos (clase modal [136-144) ms). Por otra parte, los murciélagos liberados dentro del portal 84.92% de las veces no omitían pulsos (clase modal [56-64) ms), el 8.73% de las veces omitían un pulso y el 6.35% de las veces omitían dos pulsos (**Fig. 14**).



**Fig. 14** Porcentaje de intervalos para pulsos de búsqueda emitidos en las tres diferentes situaciones espaciales divididos en clases de 8 ms. Destaca el hecho que para los tres casos se presentó una distribución tri-modal y entre el 85 y 90% de los pulsos se agruparon en la clase de 56 a 64 ms. Otra característica que llama la atención es que en los pulsos de lejos solo alrededor del 10% de las veces los murciélagos omitían uno o dos pulsos mientras que en las otras dos situaciones lo hacían en un 15% de las veces.

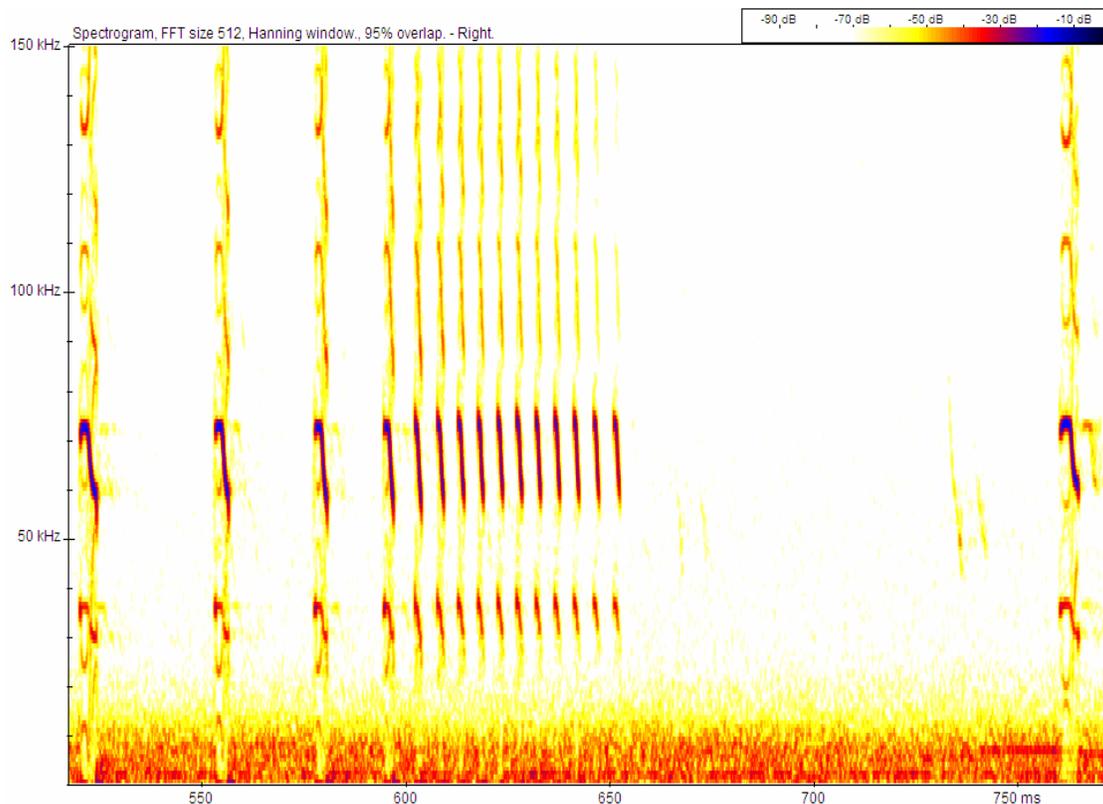
En cuanto a las intensidades relativas de la parte de FC y la de FQC de los dos primeros armónicos, se encontró que ni la diferencia FC2-FC1 ni la diferencia FC2-FQC2 variaban significativamente en ninguna de las tres situaciones espaciales. Sin embargo, las diferencias FQC2-FQC1 y FC1-FQC1 variaban significativamente entre los pulsos de lejos y los del portal, mientras que los pulsos de cerca se comportaron de forma intermedia pues no presentaron diferencias significativas con ninguno de los otros dos grupos (**Tabla 10**).

**Tabla 10.** Resumen de los resultados de la prueba de Tukey (muestras con diferente n) para las intensidades relativas de la FC y la FQC los primeros dos armónicos, efectuada tras realizar el ANOVA para verificar qué grupos eran los que presentaban diferencias significativas y cuales se comportaban de igual forma. Cada color representa un grupo formado por las distintas situaciones espaciales con características estadísticamente similares.

	FC2-FC1	FQC2-FQC1	FC1-FQC1	FC2-FQC2
Lejos	Orange	Orange	Orange	Orange
Cerca	Orange	Green	Green	Orange
Portal	Orange	White	White	Orange

## ● Ecolocación en las fases de Aproximación y Captura

Para el estudio del comportamiento acústico de los murciélagos durante la captura de presas se utilizaron 10 secuencias que contenían pulsos desde la fase de búsqueda hasta la aproximación y la captura de la presa, incluyendo también la reanudación posterior de la fase de búsqueda. Cuatro de estas secuencias se obtuvieron en la cañada de Ajuchitlán, y otras dos en los suburbios del pueblo de Quilamula (ambas localidades en la Sierra de Huautla, Morelos), y las cuatro restantes fueron obtenidas en las inmediaciones de los pueblos de Apazapan y Jalcomulco (una y tres secuencias respectivamente, ambas localidades pertenecen al valle del Río Pescados, Veracruz). Al igual que en otras especies de murciélagos, se observó un patrón característico de cambios en las propiedades de las señales (ver **Fig. 15**) que permitían diferenciar las diversas fases utilizando los criterios descritos en la metodología.



**Fig. 15.** Ejemplo de una secuencia típica de aproximación y captura emitida por un *Pteronotus davyi*. Destaca la forma en que se va incrementando la tasa de emisión de pulsos a la par que disminuye la duración de los mismos.

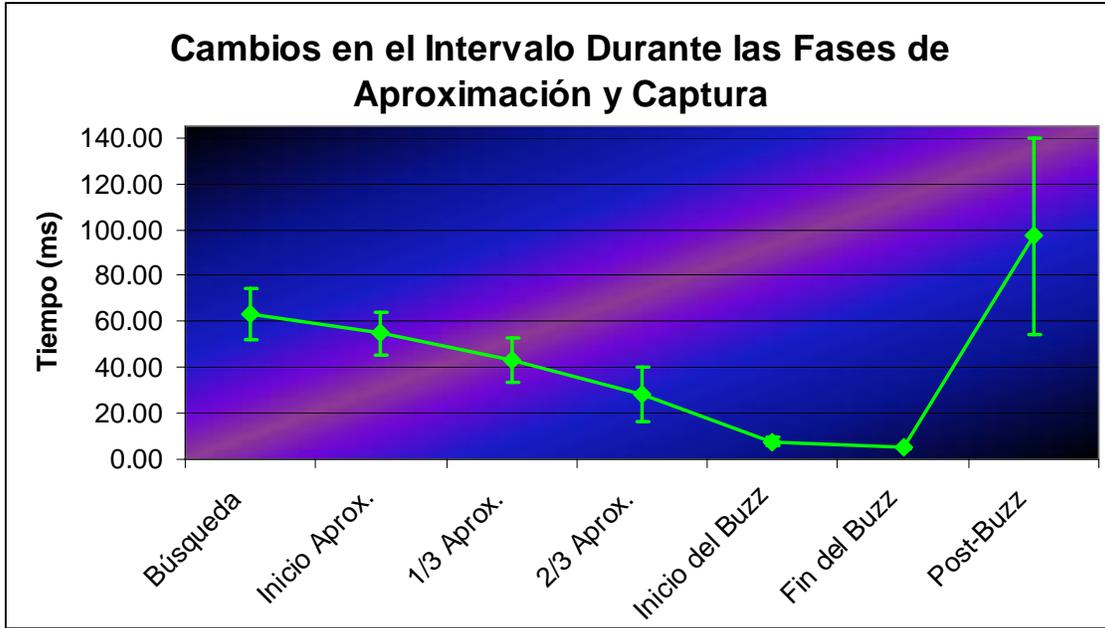
Para explorar los cambios en las características de los pulsos se compararon los valores de las variables descriptivas de la duración, frecuencia e intensidad de los pulsos y sus elementos entre pulsos localizados en distintas posiciones características a lo largo de la secuencia. Estas posiciones fueron: (1) Pulso de la fase de búsqueda localizado 10 pulsos antes del inicio de la aproximación, (2) pulso al inicio de la aproximación, (3) Pulso a 1/3 de la aproximación, (4) Pulso a 2/3 de la aproximación, (5) Primer pulso de la fase de captura, (6) Último pulso de la fase de captura y (7) Primer pulso de búsqueda después de que terminó el buzz.

Fase de aproximación. Esta fase en promedio se extendió por 214.24 ms (57.81-548.27 ms; Desviación Estándar (D.E.) 160.60), y comprendió un total de 8.20 pulsos (4-16 pulsos; D.E. 4.05). A lo largo de esta fase el intervalo se redujo de manera monotonía, al igual que la duración y el T de FM; mientras que el T de FC se mantuvo casi igual que en fase de búsqueda hasta los 2/3 de la aproximación en que empezó a decrecer (**Figuras 16 y 17, Tabla 11**). Respecto a las frecuencias encontramos que la FINI mostró un aumento paulatino desde el inicio de la aproximación; la FC y la  $F(TFM/2)$  casi no presentaron variación durante esta fase por comparación con los pulsos de búsqueda; la FQC no varió al inicio de la aproximación, pero desde un tercio de la misma empezó a disminuir; y la FFIN presentó una disminución desde el inicio de la aproximación (**Figura 18, Tabla 11**). Desde el inicio de la aproximación la diferencia FC2-FC1 empezó a disminuir, y para los 2/3 de la aproximación la FC1 se volvió más intensa que la FC2; por su parte la diferencia FQC2-FQC1 también disminuyó pero nunca se volvió más intensa la FQC1 (**Figura 19, Tabla 12**).

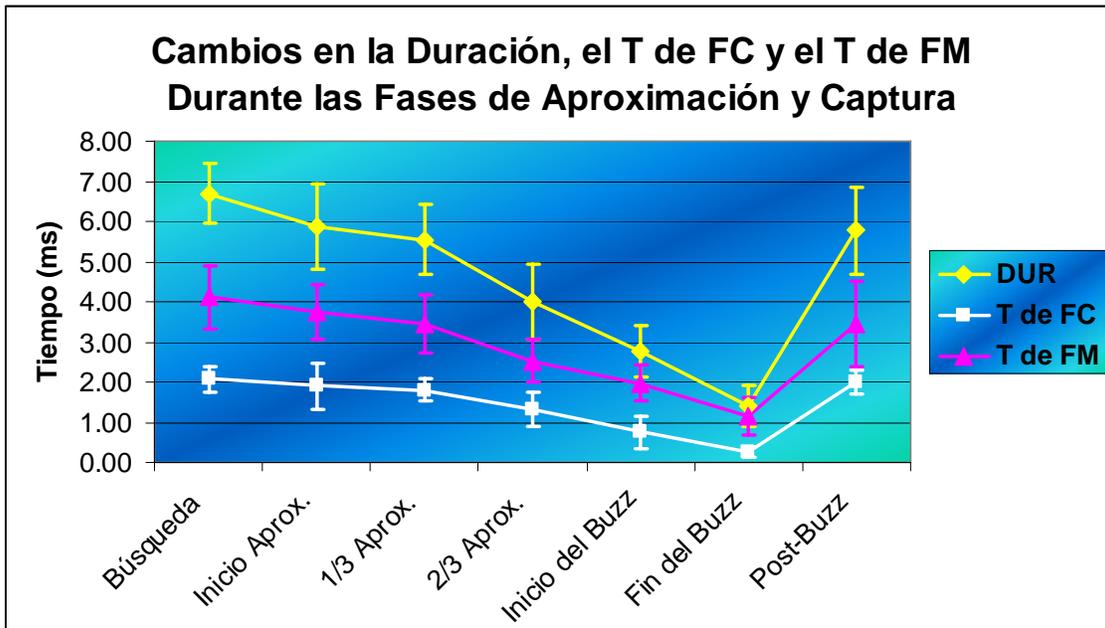
Fase de captura. Esta fase se extendió un promedio de 112.88 ms (38.33-239.2; D.E. 61.75), y comprendió un total de 20.20 pulsos (9-32; D.E. 7.02). A lo

largo de esta fase el intervalo disminuyó más, pero este decremento fue en realidad muy poco, del orden de menos de 3 ms; y de forma similar ocurrió con la duración y el T de FM, mientras que el T de FC sufrió una disminución más drástica hasta casi desaparecer para el final del buzz de captura (**Figuras 16 y 17, Tabla 11**). En cuanto a las frecuencias, la FINI se mantuvo en promedio ligeramente por encima de la FC; mientras que la  $F(TFM/2)$ , la FQC y la FFIN mostraron un aumento (más drástico en el caso de la primera variable) en esta fase (**Figura 18, Tabla 11**). La intensidad relativa de la parte de FC1 siguió siendo mayor que la de FC2 (sobre todo al inicio del buzz); por su parte, la diferencia  $FQC2-FQC1$  aumentó lo que implica que hacia el fin del buzz la FQC2 era bastante más intensa que la FQC1 (**Figura 19, Tabla 12**).

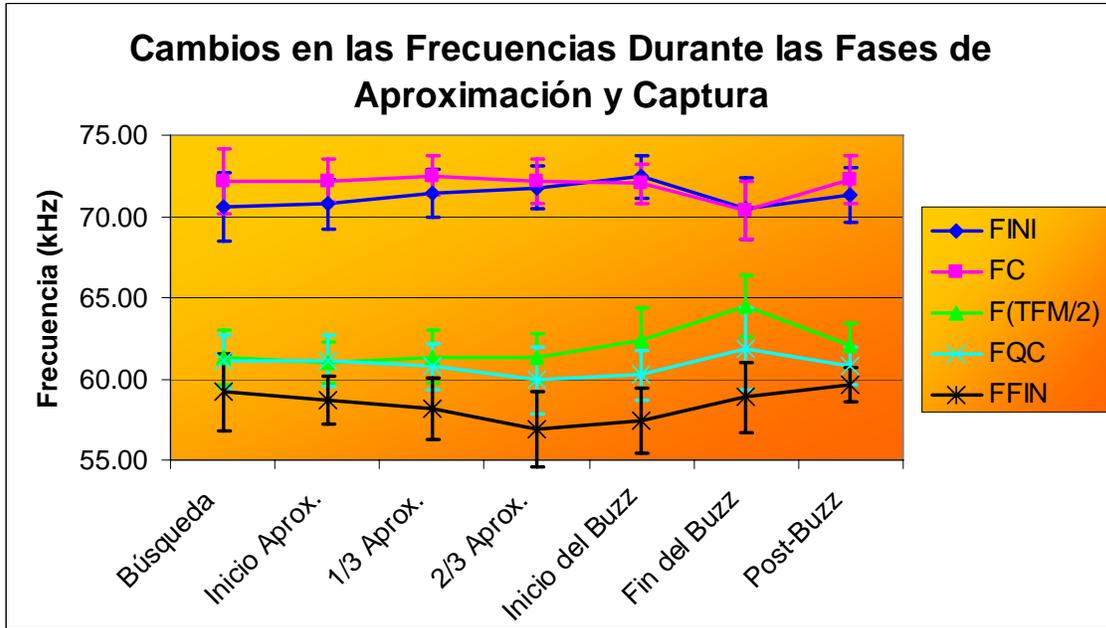
Pulso inmediatamente posterior a la captura. Tras la presumible captura de la presa por parte del murciélago al final de la secuencia de aproximación se producía un periodo de silencio debido a que el intervalo era más largo que el intervalo normal entre pulsos de la fase de búsqueda. El primer pulso tras la finalización del buzz de captura tenía una duración menor que la de un pulso típico de búsqueda, debido en esencia a que el T de FM también era considerablemente menor, mientras que el T de FC casi era igual que el observado en pulsos de búsqueda; en cuanto a las frecuencias, este tipo de pulsos era muy similar a los de búsqueda con excepción de la FINI que tendía a ser mayor (**Tabla 11**).



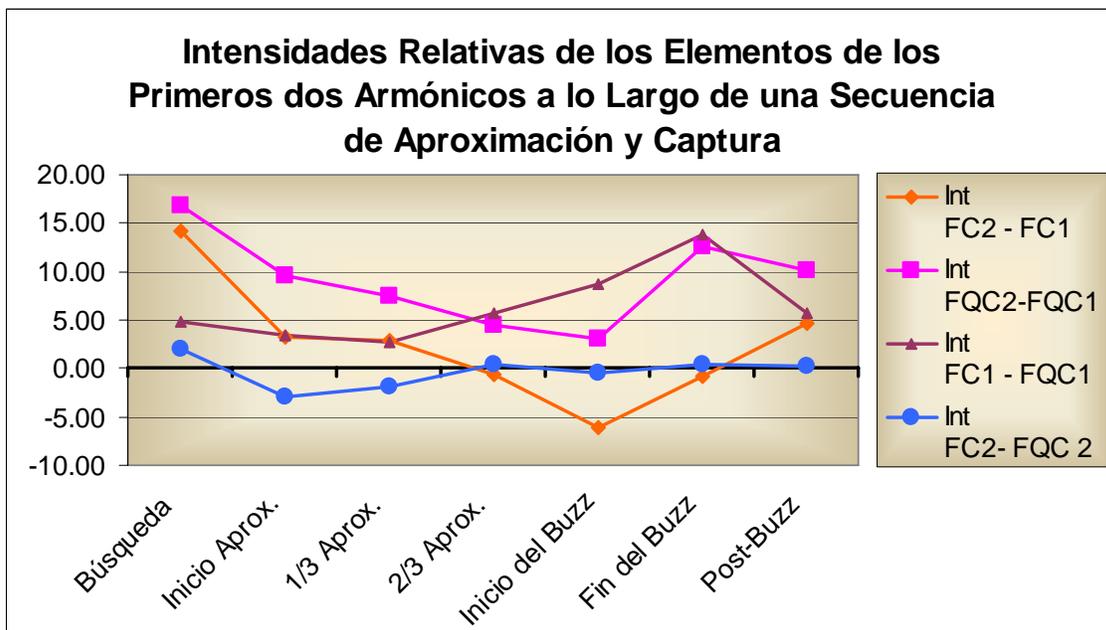
**Fig. 16** Cambios en el intervalo a lo largo de las 7 posiciones definidas para el estudio de las fases de aproximación y captura de presas del comportamiento ecolocador de *Pteronotus davyi*.



**Fig. 17** Cambios en los parámetros temporales a lo largo de las 7 posiciones definidas para el estudio de las fases de aproximación y captura del comportamiento ecolocador de *P. davyi*.



**Fig. 18** Cambios en las frecuencias a lo largo de las 7 posiciones definidas para el estudio de las fases de aproximación y captura del comportamiento ecolocador de *P. davyi*.



**Fig. 19** Cambios en las intensidades relativas de los elementos de los primeros dos armónicos a lo largo de las 7 posiciones definidas para el estudio de las fases de aproximación y captura del comportamiento ecolocador de *P. davyi*.

**Tabla 11.** Promedios (en negrita) de los diferentes parámetros temporales y de frecuencia medidos en pulsos correspondientes a las 7 diferentes posiciones definidas para el análisis de la aproximación y captura (se midieron 10 pulsos por posición). La desviación estándar aparece debajo de cada promedio.

<b>TIPO DE PULSO</b>	INTERVALO	DUR	T de FC	T de FM	FINI	FC	F(TFM/2)	FQC	FFIN
Búsqueda	<b>63.30</b> 10.94	<b>6.69</b> 0.74	<b>2.07</b> 0.32	<b>4.12</b> 0.78	<b>70.57</b> 2.14	<b>72.16</b> 1.99	<b>61.33</b> 1.67	<b>61.08</b> 1.65	<b>59.16</b> 2.32
Inicio Aprox.	<b>54.74</b> 9.50	<b>5.88</b> 1.07	<b>1.90</b> 0.58	<b>3.74</b> 0.68	<b>70.74</b> 1.48	<b>72.21</b> 1.33	<b>61.00</b> 1.25	<b>61.07</b> 1.57	<b>58.69</b> 1.50
1/3 Aprox.	<b>43.10</b> 9.34	<b>5.55</b> 0.88	<b>1.80</b> 0.27	<b>3.45</b> 0.74	<b>71.43</b> 1.44	<b>72.52</b> 1.23	<b>61.36</b> 1.61	<b>60.76</b> 1.44	<b>58.18</b> 1.89
2/3 Aprox.	<b>28.10</b> 12.04	<b>3.99</b> 0.93	<b>1.33</b> 0.42	<b>2.53</b> 0.55	<b>71.78</b> 1.34	<b>72.18</b> 1.38	<b>61.30</b> 1.46	<b>59.91</b> 2.02	<b>56.90</b> 2.32
Inicio del Buzz	<b>7.65</b> 1.76	<b>2.75</b> 0.64	<b>0.76</b> 0.40	<b>1.98</b> 0.44	<b>72.43</b> 1.32	<b>72.02</b> 1.23	<b>62.37</b> 1.98	<b>60.22</b> 1.52	<b>57.46</b> 2.02
Fin del Buzz	<b>4.94</b> 0.43	<b>1.39</b> 0.52	<b>0.26</b> 0.12	<b>1.16</b> 0.48	<b>70.46</b> 1.92	<b>70.33</b> 1.80	<b>64.49</b> 1.91	<b>61.83</b> 2.56	<b>58.84</b> 2.17
Post-Buzz	<b>97.11</b> 42.96	<b>5.77</b> 1.08	<b>2.01</b> 0.29	<b>3.44</b> 1.07	<b>71.29</b> 1.69	<b>72.28</b> 1.46	<b>62.06</b> 1.38	<b>60.78</b> 1.13	<b>59.61</b> 1.08

<b>TIPO DE PULSO</b>	<b>Int. FC2 - FC1</b>	<b>Int. FQC2-FQC1</b>	<b>Int. FC1 - FQC1</b>	<b>Int. FC2- FQC 2</b>
Búsqueda	14.18	16.89	4.79	2.09
Inicio Aprox.	3.15	9.52	3.36	-3.02
1/3 Aprox.	2.83	7.45	2.74	-1.89
2/3 Aprox.	-0.70	4.56	5.72	0.46
Inicio del Buzz	-6.13	3.12	8.75	-0.50
Fin del Buzz	-0.81	12.53	13.75	0.40
Post-Buzz	4.64	10.11	5.62	0.15
<b>Prom.</b>	<b>2.45</b>	<b>9.17</b>	<b>6.39</b>	<b>-0.33</b>
<b>DesvEst</b>	<b>39.53</b>	<b>22.12</b>	<b>14.30</b>	<b>2.81</b>

**Tabla 12.** Intensidades relativas entre la FC 2 y la FC 1, la FQC 2 y la FQC 1, la FC 1 y la FQC 1 y entre la FC 2 y la FQC 2; correspondientes a pulsos de las 7 posiciones definidas dentro de una secuencia de ecolocación completa de *Pteronotus davyi*. En la parte de abajo aparece el promedio y la desviación estándar.

Gráficamente, se pudo observar muy claramente los cambios en los diferentes parámetros (sobre todo en los temporales) a lo largo de la aproximación y captura (Figs. 20, 21 y 22). Finalmente en la Fig. 23 se muestran ejemplos de pulsos típicos para 6 de las 7 posiciones definidas.

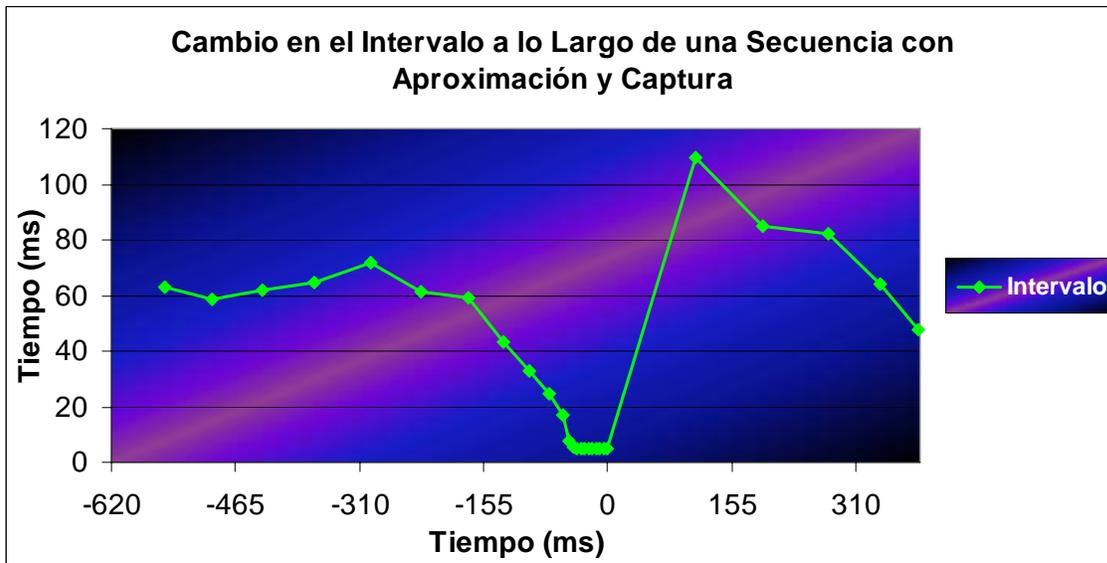


Fig. 20 Ejemplo del cambio en el intervalo a lo largo de una secuencia de ecolocación de *Pteronotus davyi*: incluye búsqueda, aproximación, captura y periodo post-captura.

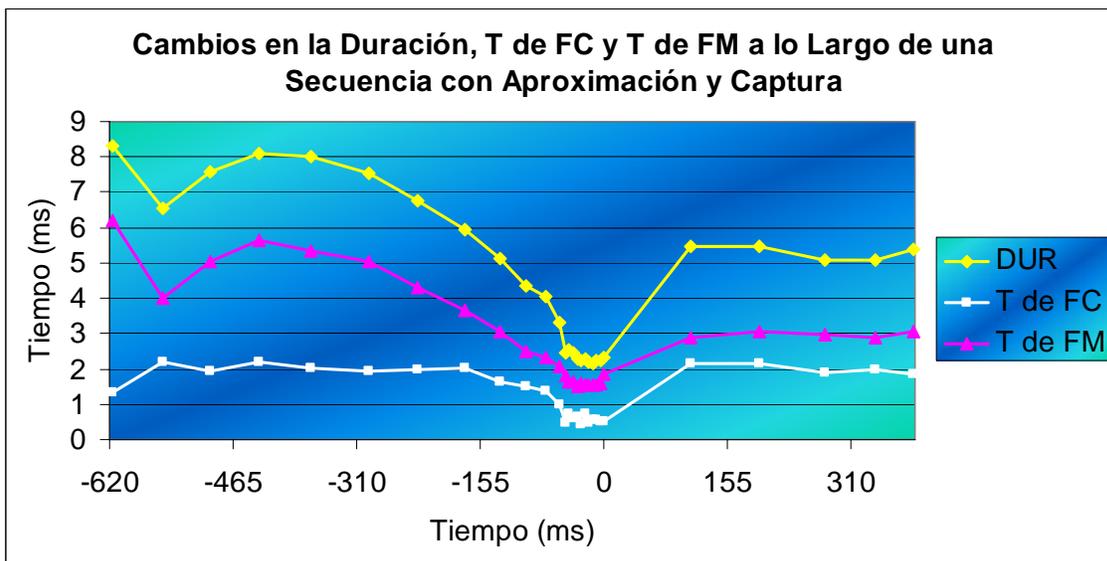


Fig. 21 Ejemplo de los cambios en los parámetros temporales a lo largo de una secuencia completa de *Pteronotus davyi*.

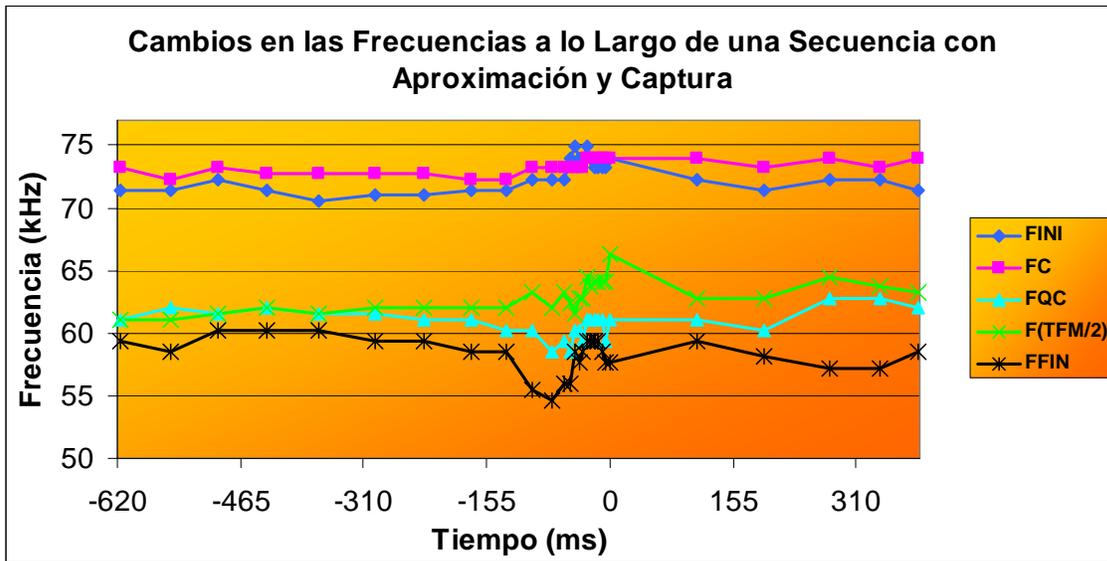


Fig. 22 Ejemplo de los cambios en las frecuencias a lo largo de una secuencia completa de *Pteronotus davyi*.

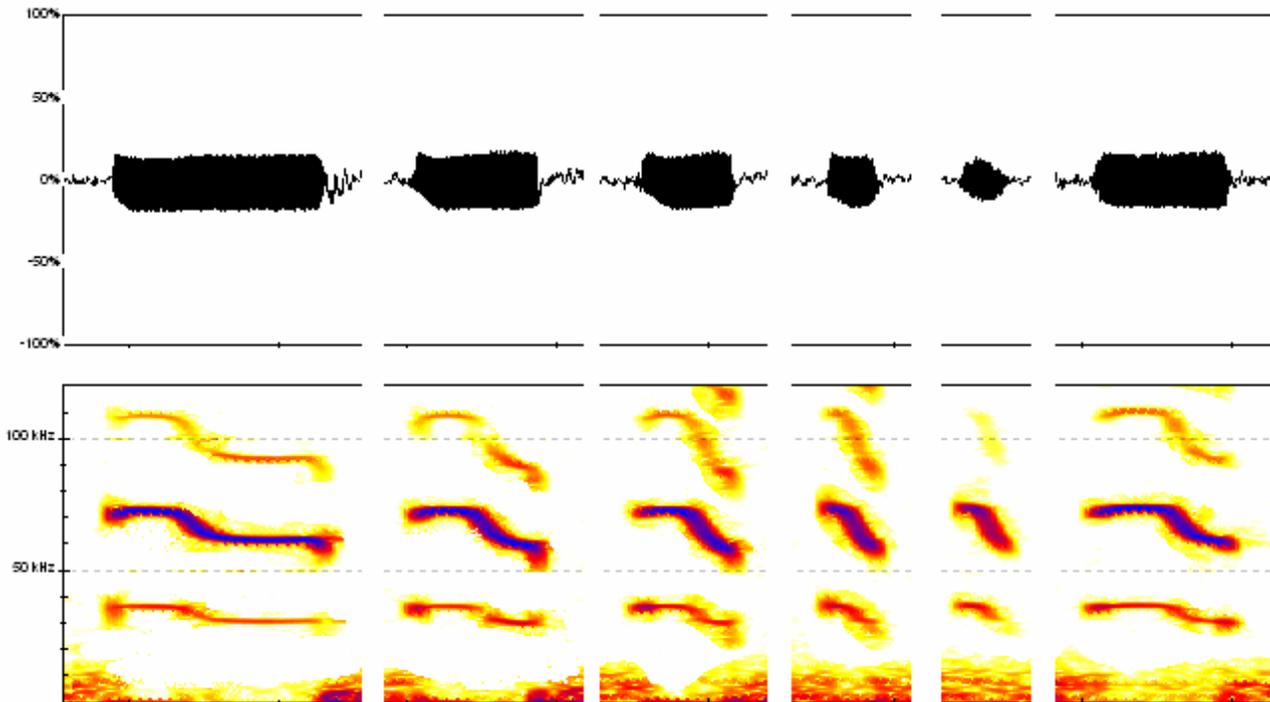


Fig. 23 Ejemplo de pulsos típicos de 6 de las posiciones definidas para el estudio de los cambios en los pulsos a través de una secuencia de ecolocación de *Pteronotus davyi*; Pulsos de izquierda a derecha: Búsqueda, a 1/3 de la Aproximación, a 2/3 de la Aproximación, Inicio del Buzz, Fin del Buzz y Primer pulso después del Buzz. Arriba aparece el oscilograma y abajo el espectrograma de cada pulso.

## DISCUSIÓN

*Pteronotus davyi* mostró un comportamiento ecolocador que difería dependiendo de la complejidad estructural del medio en que volaba. Durante la fase de búsqueda, *P. davyi* emite pulsos con un elemento FM significativamente más corto cuando se encuentra cerca de objetos de fondo que cuando vuela lejos de obstáculos. Respecto a las frecuencias, la FINI y la FC fueron casi idénticas en los murciélagos volando lejos o cerca del fondo, pero significativamente mayores en situaciones de extrema cercanía a los objetos (portal). La  $F(TFM/2)$ , FQC y la FFIN mostraron una tendencia a aumentar según la cercanía al fondo, siendo mayores para los murciélagos volando en el portal, intermedias para los que volaban cerca y menores en los murciélagos que volaban lejos de obstáculos, aunque de forma no significativa en general. La intensidad del segundo armónico respecto del primero también aumentó desde la situación de vuelo lejos del fondo de obstáculos hasta la experimental de vuelo muy cerca del fondo. En el mismo sentido, y en ambos armónicos, aumentó la intensidad del elemento de FC respecto a la de la cola casi constante.

Durante la aproximación se encontró el patrón esperado de acortamiento progresivo de los pulsos a la par del acortamiento del intervalo entre ellos. Este acortamiento se debió fundamentalmente a la disminución de la duración del elemento de FM, pues la duración del elemento de FC se mantuvo invariable hasta el final de la aproximación. La intensidad del primer armónico respecto al segundo aumentó en el curso de la aproximación hasta el inicio de fase de captura, cuando la FC1 llegó a ser más intensa que la FC2.

La emisión de pulsos ultrasónicos resulta energéticamente costosa, a no ser que se emplee la compresión de la caja torácica producida durante el batido de las alas para expeler el aire que hace vibrar las cuerdas vocales (Speakman *et al.* 1989).

Como señala Jones (1994), los murciélagos suelen emitir los pulsos de ecolocación con una cadencia constante correspondiente al ritmo de batido de sus alas, ya que esto es energéticamente más redituable mientras no se encuentren con alguna presa potencial. La omisión ocasional de uno o dos pulsos en esta secuencia encontrada en *P. davyi*, es común en los murciélagos que persiguen presas voladoras en ambientes más o menos abiertos (Jones 1994), y puede deberse a que el murciélago no ha detectado ningún eco y evita emitir un nuevo pulso para dejar una ventana de tiempo más amplia en la cuál podría captar el eco de un objeto más lejano.

La variación de la estructura del componente de FM entre situaciones espaciales abiertas y con obstáculos, así como durante la aproximación a la presa, fue de cierta forma similar a lo que se ha observado en otros murciélagos que utilizan pulsos de ecolocación de FM con una cola de FQC, como es el caso de muchos vespertilionidos y molosidos. Esta similitud consiste en que en ambos casos, el elemento de FM tiene una modulación lineal del periodo respecto al tiempo (PLM). Además, conforme se acercan a los objetos del fondo, así como durante la aproximación, los murciélagos acortan progresivamente la cola de FQC y aumentan simultáneamente la tasa de modulación del elemento de FM. El acortamiento encontrado en la duración del elemento de FM corresponde con lo descrito por Schnitzler y Kalko (1998) para los pulsos de murciélagos cuando forrajean en sitios con mayor complejidad estructural de fondo. Estos cambios en la duración y en la tasa de modulación son el resultado de un compromiso entre la capacidad de detección a mayor distancia o el incremento en la resolución del cálculo del retraso del eco (Surlykke *et al.* 1993), y son también necesarios para evitar el solapamiento de los pulsos con su propio eco.

Cabe señalar que para el caso de *Pteronotus davyi*, este solapamiento se daría aproximadamente a los 1.10 m de distancia entre el murciélago y los posibles objetivos (superposición entre emisión y eco), o a los 1.10 m entre objetivos o entre objetivos y fondo (superposición entre ecos de diversos objetos), en caso de que el murciélago mantuviera la duración promedio de sus pulsos de fase de búsqueda ( $[6.49 \text{ ms} * 0.34 \text{ m/ms}]/2 = 1.1033 \text{ m}$ ). Si la parte de FC tan sólo funcionara como marcador de apertura de una ventana de atención, las ventanas de superposición tan sólo implicarían a la parte FM de la señal, y serían más estrechas ( $[4.04 \text{ ms} * 0.34 \text{ m/ms}]/2 = 0.6868 \text{ m}$ ). Ésta debe ser la razón principal por la cual la duración de la parte FM se reduce cuando el murciélago vuela cerca de obstáculos (ventana superposición parte FM:  $[3.03 \text{ ms} * 0.34 \text{ m/ms}]/2 = 0.5151 \text{ m}$ ). El mismo motivo debe tener la dramática disminución de la duración de la parte FM durante la aproximación y la captura de presas, hasta llegar a tan sólo 1.16 ms al final del buzz.

Sin embargo, también debe hacerse notar algunas diferencias considerables entre los patrones encontrados en *P. davyi* y lo descrito para estos vespertiliónidos. En general, los vespertiliónidos y molósidos que emplean señales de ecolocación que constan únicamente de un elemento de PLM, incrementan el ancho de banda de la señal cuando vuelan cerca de los objetos del fondo, o cuando se aproximan a la presa, mediante el incremento de la frecuencia inicial. Este patrón aparece claramente durante la fase de aproximación en el vespertiliónido *Myotis siligorensis* (Surlykke *et al.* 1993). Schnitzler y Kalko (1998) también señalan varios ejemplos de vespertiliónidos (*Pipistrellus sp.* y *Eptesicus sp.*) que emplean pulsos de ecolocación compuestos únicamente de un elemento PLM que, al acercarse a sus presas, incrementan el ancho de banda de sus pulsos. De igual forma ocurre con *Myotis nigricans* (Siemers *et al.* 2001), otro vespertiliónido cuya considerable plasticidad en la emisión de sus pulsos de

ecolocación le permite usar pulsos casi exclusivamente de FC (con ancho de banda muy estrecho) al volar lejos de obstáculos, pero que al acercarse a los objetos de fondo cambia a pulsos PLM con un incremento notable en la anchura de banda. En un ejemplo más reciente, Mora *et al.* (2004), describen un comportamiento parecido en el molósido *Molossus molossus*. Llama la atención que *Pteronotus davyi* mantiene un ancho de banda constante, sea que esté volando en situaciones estructurales abiertas o con obstáculos, así como durante la mayor parte de la secuencia de aproximación. Aquí pueden plantearse dos importantes preguntas: ¿Por qué los vespertiliónidos aumentan la anchura de banda al acercarse a los objetos de fondo? y ¿Por qué *Pteronotus davyi* mantiene una anchura de banda grande –aunque no tanto como la de los vespertiliónidos volando cerca de obstáculos o aproximándose a presas– aún cuando se encuentre volando lejos de obstáculos?

La primera cuestión ha merecido considerable esfuerzo de investigación, y la respuesta parece estar en la circunstancia de que las señales de banda ancha permiten obtener mayor resolución en el cálculo de las distancias y posibilitan la obtención de información a partir de los patrones espectrales, lo cual permite medidas más precisas de la distancia y el ángulo a que se encuentra el objeto de fondo o presa (Roverud 1987, Simmons y Grinnell 1988). La forma más viable de incrementar la anchura de banda, es justamente elevando la frecuencia inicial del pulso, pues para ello el murciélago tan sólo requiere aumentar la tensión inicial de las cuerdas vocales. Sin embargo, la reducción en la frecuencia final, terminal o mínima puede estar restringida por el hecho de que los objetos (ej. posibles presas) con dimensiones inferiores a la longitud de onda no producen ecos significativos, con lo cual, al menos durante la aproximación, no sería de gran utilidad extender el rango de frecuencias hacia abajo (Guillén-Servent e Ibáñez, en revisión).

Es pertinente señalar que los vespertiliónidos emiten normalmente un solo armónico mientras que en las emisiones de *P. davyi* casi siempre se puede observar al menos dos armónicos (el primero y el segundo), y es relativamente común llegar a observar la presencia de un tercer armónico. La presencia de varios armónicos permite cubrir un mayor ancho de banda, lo cual es una estrategia común en especies de murciélagos que buscan presas sobre sustratos, como es el caso de los megadermátidos (Neuweiler 2000). Contando ambos armónicos, la anchura de banda total de las señales de *Pteronotus davyi* alcanzaría unos 20 kHz, sumando los 13 kHz del segundo armónico y los 6.5 kHz del primero. Este valor se mantiene prácticamente invariable a pesar de que los animales vuelen lejos o cerca del fondo, y queda todavía distante de la anchura de banda de 40 kHz ó más empleada por muchos vespertiliónidos cuando vuelan cerca del fondo (Schnitzler y Kalko 1998). En relación con esto, quizás podríamos esperar un incremento de la intensidad relativa de los armónicos primero y tercero cuando los murciélagos se acercan a los objetos del fondo y durante la aproximación a la presa. Sin embargo, la intensidad del primer armónico disminuye en relación al segundo conforme los animales vuelan más cerca del sustrato. Esto puede ser un patrón aparente, causado por el hecho de que las grabaciones de los murciélagos volando lejos del fondo siempre fueron obtenidas con el micrófono a mayor distancia del animal, combinado con que los sonidos de más alta frecuencia sufren una atenuación atmosférica más intensa (Lawrence y Simmons 1982). De hecho, aunque el tercer armónico es siempre muy débil (16-26 dB por debajo del segundo), su intensidad aumenta en relación al segundo armónico conforme los animales están más cerca del fondo (y de nuestro micrófono; datos no presentados). Así, aunque nuestro diseño y equipo no permiten un análisis sofisticado de los cambios en intensidad, no parece que se refuerce el primer armónico en el vuelo cerca de objetos en el fondo. La razón

de que *P. davyi* mantenga señales de banda relativamente ancha cuando vuela lejos de los obstáculos del fondo puede estar en que en realidad “nunca” vuela muy lejos del sustrato, ni busca presas a gran distancia. En todas nuestras observaciones, los murciélagos volaban siempre a una altura menor o igual a 2 m, aunque lo hicieran en campo relativamente abierto. En esta situación los murciélagos siempre se pueden beneficiar al emitir una señal de banda ancha cuyos ecos les pueden informar sobre la presencia de obstáculos.

Sin embargo, sí observamos un patrón de incremento de la intensidad del primer armónico con respecto al segundo durante las secuencias de aproximación y captura de las presas, al tiempo que se incrementa ligeramente la anchura de banda de cada uno de los armónicos debido a un pequeño descenso en la frecuencia final del pulso. Es decir: sí existen algunas evidencias que indican que esta especie incrementa la anchura de banda total de la señal durante la aproximación a las presas, fundamentalmente mediante el reforzamiento del primer armónico. Aunque el rango de frecuencias cubierto por el primer armónico debe producir ecos menos intensos sobre las presas de pequeño tamaño que caza esta especie, porque su longitud de onda (9.5-12.0 mm) es mayor que las dimensiones de aquellos, esto debe ser irrelevante a las pequeñas distancias que separan predador y presa en esos momentos (Houston *et al.* 2004). En este desplazamiento de parte de la energía hacia regiones de menor frecuencia, podemos encontrar ciertos paralelismos con el comportamiento de numerosas especies de vespertiliónidos y molósidos que, durante la fase de captura desplazan hacia abajo el rango de frecuencias cubierto por el primer armónico, al tiempo que introducen y refuerzan el segundo armónico, consiguiendo aumentar aún más la anchura de banda de la señal. Este patrón se ha reportado por ejemplo para *Myotis siligorensis*, una especie que durante la fase de búsqueda emite con mayor intensidad en el primer armónico, y que en la

última parte de la fase de captura utiliza un segundo armónico más intenso (Surlykke *et al.* 1993). Este descenso de la banda de frecuencia cubierta por el primer armónico, que a menudo ocurre en un momento intermedio de la fase de captura, se ha utilizado para diferenciar dos sub-fases de captura en algunas especies de vespertiliónidos como *Pipistrellus pipistrellus*, *P. kuhli*, *P. nathusii* (Kalko y Schnitzler 1993) y *M. siligorensis* (Surlykke *et al.* 1993). En el caso de *Pteronotus davyi*, los cambios en las distintas variables tan sólo permiten definir una fase de captura, tal como ocurre en otras especies, como el crasionictérico *Craseonycteris thonglongyai* (Surlykke *et al.* 1993). Además, a diferencia de las tres especies de *Pipistrellus* analizadas por Kalko y Schnitzler (1993), que en fase de búsqueda solían tener un solo armónico visible (correspondiente al primer armónico) y que para la segunda fase del buzz de captura ya presentaban un segundo armónico conspicuo; en el caso de *Pteronotus davyi* el tercer armónico (recuérdese que para esta especie el segundo armónico es comparable con el primero de los *Pipistrellus* antes señalados por ser el que en fase de búsqueda es el más intenso) se vuelve aún menos intenso en la fase de captura.

La cuestión de por qué *P. davyi* mantiene la anchura de banda relativamente estrecha en situaciones de vuelo cerca de los objetos del fondo o durante la aproximación a las presas, en comparación con murciélagos de otras familias, resulta más difícil de responder. Una posibilidad es que esta especie obtenga información complementaria sobre los objetos del fondo y las presas a partir del elemento de FC, a través del análisis de las modulaciones de frecuencia (efecto Doppler) y amplitud que estos objetos puedan introducir en los ecos, al igual que ocurre en el caso de su congénere *Pteronotus parnelli* (Neuweiler 2000). La presencia del corto elemento de FC por encima del rango de frecuencias del elemento PLM, es otra característica que diferencia a *P. davyi* de los murciélagos que usan llamados FM-FQC, pero que esta especie comparte con los murciélagos

que realizan análisis de frecuencia de banda estrecha. La presencia de este elemento podría ser lo que determina el ancho de banda fijo de estas señales, ya que los cambios en esta anchura son provocados por el incremento de la frecuencia inicial o la frecuencia más alta en otros murciélagos. La función de este elemento de FC permanece incierta. El murciélago podría usar el elemento de FC para obtener información sobre presas que estuvieran aleteando. Sin embargo, este elemento es de muy corta duración como para codificar patrones espectrales relevantes (por ejemplo, tan sólo podría codificar los cambios Doppler de un ciclo completo de aleteo en insectos que movieran las alas al menos a 500 ciclos por segundo:  $1000 \text{ ms} / 2 \text{ ms} = 500$ ). Datos de una investigación colateral indican que *Pteronotus davyi* no lleva a cabo compensación del efecto Doppler (Smotherman y Guillén comunicación personal), lo cual sería necesario para mantener la frecuencia de los ecos recibidos dentro de la 'fóvea' acústica, y así permitir que se desarrolle el análisis de banda estrecha. Por otra parte los estudios audio-gramétricos en especies cercanas indican que el linaje al que pertenece *P. davyi* carece de tal fovea acústica (Kössl *et al.* 1999). Es difícil pensar que sin la presencia de estos rasgos sea posible el análisis de banda estrecha del elemento de FC. Además, el hecho de que la cola de FQC del elemento de FM incremente su duración y que en cambio la duración del elemento de FC no muestre diferencias significativas cuando el murciélago está buscando presas lejos del sustrato, parece indicar que el elemento de FC no está involucrado en la detección de presas a gran distancia. Una hipótesis alternativa es la evidencia encontrada por Roverud (1987) para otros murciélagos (de la familia cercana de los Noctilionidos) que emplean señales con un elemento de FC inicial seguido por uno de FM, según la cuál el elemento de FC inicial abre una ventana de atención en el sistema neuronal del murciélago que le permite procesar los ecos de la parte de FM que le sigue. Esta explicación sería

consistente con la presencia del elemento de FC al principio del pulso, con una duración prácticamente invariable desde la fase de búsqueda, sea cerca o lejos de los objetos del fondo, hasta la mayor parte de la fase de aproximación.

Finalmente, hay que considerar que el elemento de FC pueda ser una reminiscencia de las señales utilizadas por el ancestro de todos los *Pteronotus*, el cual, según un análisis de mapeo filogenético de caracteres probablemente llevaba a cabo el análisis de frecuencias de banda estrecha, tal como hace en la actualidad *Pteronotus parnelli* (Antonio Guillén, comunicación personal). Esta última opción implica que ciertas características del sistema de ecolocación pueden estar sujetas a una importante inercia filogenética. En este sentido, conviene recordar que la forma del sonograma de las señales de ecolocación de *P. davyi* es extremadamente similar en estructura a la forma de las de *P. parnelli*, aunque comprimidas en el eje del tiempo y su elemento final tiene una modulación lineal del periodo –en vez de la frecuencia– respecto al tiempo. Así pues, es perfectamente plausible que la adaptación al forrajeo en aire abierto, desde una condición ancestral de forrajeo entre la vegetación, haya producido la pérdida de la capacidad del análisis de banda estrecha, el consiguiente acortamiento del elemento de FC, y la introducción de la modulación lineal del periodo respecto al tiempo en el elemento final, lo cual proporcionaría la flexibilidad necesaria ante los cambios en las necesidades perceptivas entre las situaciones de lejos o cerca de los objetos del fondo, y durante la aproximación a las presas. Por otro lado, el elemento de FC puede haberse ‘exaptado’ (Gould y Vrba 1982) desde su función original como portador de información en forma de variaciones de frecuencia, hasta marcador de inicio de la ventana de atención, tal como Roverud (1987) encontró en el caso de *Noctilio*. Una posibilidad final es que el sistema de ecolocación de *P. davyi* se encuentre altamente estereotipado y que mantenga como rudimentos elementos no funcionales en la señal, simplemente debido a inercia filogenética. El rechazo

de cualquiera de las anteriores hipótesis alternativas queda fuera del alcance de nuestro estudio, y requeriría de estudios experimentales capaces de evaluar la respuesta de los animales ante distintos tipos de señales y ecos.

## CONCLUSIONES

El murciélago de espalda desnuda *Pteronotus davyi*, emite de forma diferencial los pulsos de ecolocación correspondientes a la fase de búsqueda de acuerdo a la complejidad estructural del medio en el que esté volando. La duración del elemento de FM es la característica que se modifica más notoriamente: cuanto más complejo es el espacio por el que vuela, más corto es este elemento y la duración total del pulso. Sin embargo, la duración del elemento de FC permanece invariable entre las distintas situaciones espaciales.

Cuando *P. davyi* se aproxima a una presa el intervalo y la duración del pulso disminuyen progresivamente, siendo notorio que la parte de FC del pulso se mantiene con una duración constante durante mayor tiempo que la de FM.

La intensidad relativa de los armónicos se modifica durante la aproximación y captura: en fase de búsqueda el segundo armónico siempre es el más intenso, pero desde 2/3 de la aproximación y hasta el final del buzz la parte constante del primer armónico se vuelve la más intensa.

Los cambios observados en la duración y estructura del elemento de FM, así como en la distribución de energía entre los armónicos encuentran paralelismos con el comportamiento de ecolocación de murciélagos de las familias de los vespertiliónidos y molósidos que cazan presas voladoras en ambientes más o menos abiertos. Estos cambios se relacionan con el cambio en las necesidades perceptivas desde la detección de presas a mayor distancia hasta una mayor resolución en el cálculo de distancias y ángulos a las que se encuentran los objetos del fondo y las presas.

Los pulsos de *P. davyi* se diferencian de los de las anteriores especies por la presencia de un corto elemento de frecuencia constante al inicio del pulso, cuya duración se mantiene invariable vuela el murciélago cerca o lejos de los obstáculos del fondo, así como durante la mayor parte de la aproximación a las presas. Este elemento puede estar asociado a la también casi invariable anchura de banda de las señales de ecolocación de *P. davyi*, otra diferencia importante con las señales de vespertiliónidos y molósidos que puedan forrajear de forma parecida, y en los cuales la anchura de banda de la señal se incrementa ante la cercanía de los objetos del fondo o las presas.

Entre las diversas hipótesis posibles sobre la función de este elemento de FC, consideramos improbable que sirva para codificar información espectral, al contrario del caso de la especie congénérica *P. parnelli*. En cambio, consideramos la posibilidad de que este elemento sirva como marcador de apertura de una ventana de atención para el análisis del elemento de FM de los ecos subsiguientes, o que sea un rudimento arrastrado desde un ancestro que probablemente realizaba análisis de banda estrecha.

Por último, algunos posibles estudios a futuro incluyen:

- En primera instancia la obtención del audiograma completo de la especie, lo que permitiría conocer si existe alguna fóvea acústica, aunque se espera que no sea así por los estudios hechos a las especies congénéricas.
- Realizar grabaciones de individuos de *Pteronotus davyi* en diferentes condiciones espaciales bien definidas, con distintos obstáculos, variando el espacio libre que tuvieran para volar e incluso presentándole diversas presas potenciales y verificar cómo varían, si es que lo hacen, sus emisiones. Específicamente, sería muy interesante presentarle a los murciélagos presas con movimiento

versus presas estáticas para verificar si ello influye en la detección de las mismas.

- Otro estudio interesante sería situar a individuos de *P. davyi* en un cuarto que permita capturar los ultrasonidos emitidos, modificarlos digitalmente y enviarlos de regreso al murciélago a manera de “ecos fantasma”. Esto permitiría definir con mayor exactitud la función de las diferentes partes del pulso, pues al variar cada una de estas (en el eco fantasma) se podría verificar como responde el murciélago al recibir los ecos.
- Además, queda pendiente la comparación fina de la estructura de los pulsos de esta especie con los pulsos de las demás especies de la familia; para lo cual, faltaría la realización de estudios similares a éste para otros de los Mormoópidos de los cuáles aún no se conocen los cambios en las emisiones ecolocadoras de acuerdo a la complejidad estructural donde se encuentren.

## REFERENCIAS

- Altringham, J. D. (1996). Bats. Biology and behaviour. Oxford, Oxford University Press.
- Arita, H. T. y M. B. Fenton (1997). “Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats”. *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 53-58.
- Avise, J. C. (1994). Molecular markers, natural history and evolution. Chapman & Hall, New, York, E. U. A.
- Bradbury, J. W. y S. L. Vehrencamp (1998). Principles of Animal Communication. Sunderland, MA, Sinauer Associates, Inc.
- Felsenstein, J. (2004). Inferring phylogenies. Sunderland, MA, E. U. A. Sinauer Associates, Inc.
- Fullard, J. H. (1987). “Sensory ecology and neuroethology of moths and bats: interactions in a global perspective”. En Recent advances in the study of bats. M. B. Fenton, P. Racey y J. M. V. Rayner, Cambridge, Cambridge University Press: 244-272.
- Gould, S. J. y E. S. Vrba, E. S. 1982. “Exaptation - A missing term in the science of form”. *Paleobiology* **8(1)**: 4-15.
- Griffin, D. R. (1958). Listening in the dark. New Haven, Yale University Press.
- Guillén, A., J. Juste y C. Ibáñez (2000). “Variation in the frequency of the echolocation calls of *Hipposideros ruber* in the Gulf of Guinea: an exploration of the adaptive meaning of the constant frequency value in rhinolophoid CF bats”. *Journal of Evolutionary Biology* **13**:70-80.
- Guillén-Servent, A. y C. Ibáñez (En revisión). “Unusual echolocation vocal gymnastics and foraging behavior in the small molossid bat *Molossops temminckii*: insights on the evolution of chiropteran echolocation systems”. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.

- Habersetzer, J., y G. Storch G (1993). “Radiographic studies of the cochlea in extant Chiroptera and microchiropterans from Messel”. *Kaupia Darmst. Beitr. zur Naturgesch* **3**:97-105.
- Hall, R. E. (1981). The mammals of North America, John Wiley & Sons.
- Hennig, W. (1966). Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana.
- Henson, O. W., A. Bishop, A. Keating, J. Kobler, M. Henson, B. Wilson y R. Hansen (1987). “Biosonar imaging of insects by *Pteronotus p. parnellii*, the mustached bat”. *National Geog. Res.* **3(1)**: 82-101.
- Henson, O. W., y H.-U. Schnitzler (1980). “Performance of airborne biosonar systems: II. Vertebrates other than Microchiroptera”. En Animal sonar systems. Busnel, R. G. y J. F. Fish. New York, Plenum Press: 183-195.
- Hill, J. E. y L. D. Smith (1984). Bats: A natural history. Londres, British Museum (Natural History).
- Houston, R. D., A. M. Boonman y G. Jones (2004). “Do echolocation signal parameters restrict bats' choice of prey?” En Echolocation in bats and dolphins. Thomas, J. A., C. F. Moss y M. Vater. Chicago y Londres, University of Chicago Press: 339-345.
- Huffman, R. F. y O. W. Henson, Jr, (1993). “Labile cochlear tuning in the mustached bat. I. Concomitant shifts in biosonar emission frequency”. *J.Comp.Physiol. A.* **171**: 725-734.
- Ibáñez C., A. Guillén, A. Juste y J. L. Pérez-Jordá (1999). “Echolocation calls of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) from Panama”. *Journal of Mammalogy* **80(3)**: 924-928.
- Ibáñez, C., R. López-Wilchis, J. Juste y B. A. León-Galván (2001). “Description of the echolocation calls and a noteworthy record of

*Pteronotus gymnotus* (Chiroptera, Mormoopidae) from Tabasco, Mexico”. *Southwestern Naturalist* **45**: 345-347.

- InfoNatura: Birds, mammals, and amphibians of Latin America [aplicación web]. (2004). Version 4.1. Arlington, Virginia (USA): NatureServe. Disponible en: <http://www.natureserve.org/infonatura>.
- Jiménez-Guzmán, A. y G. Ceballos (2005). “*Pteronotus davyi* Gray, 1838”. En Los mamíferos silvestres de México. Ceballos G. y G. Oliva. México, D. F., CONABIO - Fondo de Cultura Económica: 179-180.
- Jones, G. (1994). “Scaling of wingbeat and echolocation pulse emission rates in bats: why are aerial insectivorous bats so small?”. *Functional Ecology* **8**:450-457.
- Jones, G. y C. E. Teeling (2006). “The evolution of echolocation in bats”. *Trends in Ecology and Evolution* **21(3)**: 149-156.
- Kalko, E. K. V. y H.-U. Schnitzler (1993). “Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection” *Behav. Ecol. Sociobiol.* **33**: 415-428.
- Kalko, E. K. V. y H.-U. Schnitzler (1998). “How echolocating bats approach and acquire food”. En Bat Biology and Conservation. T. H. Kunz y P. A. Racey. Washington y Londres, Smithsonian Institution Press: 197-204.
- Kössl, M., F. Mayer, G. Frank, M. Faulstich e I. J. Russell (1999). “Evolutionary adaptations of cochlear function in jamaican mormoopid bats”. *J. Comp. Physiol. A* **185**: 217-228.
- Kössl, M. y M. Vater (1985). “The cochlear frequency map of the mustache bat, *Pteronotus parnellii*” *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology.* **157(5)**: 687-697.

- Lawrence, B. D. y J. A. Simmons (1982) “Measurements of atmospheric attenuation at ultrasonic frequencies and the significance for echolocation by bats”. *J Acoust Soc Am* **71**:585-590.
- Leippert, D., E. Frank, P. Gabriel, S. Kutter, K. D. Scheidemann, N. von Stillfried, y F. Weller (2002). “Prey-Related Spectral Changes in Echolocation Sounds of the Indian False Vampire *Megaderma lyra*”. *Ethology* **108(2)**: 139-156.
- Martin, P. y P. Bateson (1993). Measuring Behaviour. An Introductory Guide. Cambridge, Cambridge University Press.
- Menne, D. (1988). “Is the structure of bat echolocation calls an adaptation to the mammalian hearing system?” *J. Acoust. Soc. Am.* **83(6)**: 2447-2449.
- Macías, S. y E. C. Mora (2003). “Variation of echolocation calls of *Pteronotus quadridens* (Chiroptera; Mormoopidae) in Cuba”. *Journal of Mammalogy* **84(4)**: 1428-1436.
- Mora, E. C., S. Macías, M. Vater, F. Coro, y M. Kössl (2004). “Specializations for aerial hawking in the echolocation system of *Molossus Molossus* (Molossidae, Chiroptera)”. *J. Comp. Physiol. A* **190(7)**: 561-74.
- Moss, C. F. y H.-U. Schnitzler (1995). “Behavioral studies of auditory information processing”. En Hearing by bats. Popper, A. N. y Fay, R. R. New York, Springer-Verlag: 87-145.
- Moss, C. F. y S. R. Sinhay (2003). “Neurobiology of echolocation in bats” *Current Opinion in Neurobiology* **13**: 751–758.
- Neuweiler, G. (1983). “IV.5 Echolocation and adaptivity to ecological constraints”. En Neuroethology and Behavioral Physiology. Huber F. y H. Markl. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag: 280-302.
- Neuweiler, G. (1989). “Foraging ecology and audition in echolocating bats”. *Trends Ecol. Evol.* **4**: 160-166.

- Neuweiler, G. (1990). "Auditory adaptations for prey capture in echolocating bats". *Physiological reviews* **70(3)**: 615-641.
- Neuweiler, G. (2000). The biology of bats. Oxford & New York, Oxford University Press.
- Novacek, M. J. (1991). "Aspects of the morphology of the cochlea in microchiropteran bats: an investigation of character transformation". *Bulletin of the American Museum of Natural History* **206**:84-100.
- O'Farrell, M. J. y B. W. Miller (1997). "A new examination of echolocation calls of some neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae)". *Journal of Mammalogy* **78(3)**: 954-963.
- Otte, D. (1974). "Effects and functions in the evolution of signaling systems". *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5**:385-417.
- Pagel, M. (1999). "Inferring the historical patterns of biological evolution". *Nature* **401**:877-884.
- Pollack, G. D. y J. H. Casseday (1989). The neural basis of echolocation in bats. Heidelberg, Germany, Springer-Verlag.
- Pye, D. (1980). "Adaptiveness of echolocation signals in bats. Flexibility in behavior and in evolution". *Trends in Neuroscience* **3**: 232-235.
- Reid, F. A. (1997). A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. New York & Oxford, Oxford University Press.
- Ronquist, F. (2004). "Bayesian inference of character evolution". *Trends in Ecology and Evolution* **19**:475-481.
- Roverud, R. C. (1987). "The processing of echolocation sound elements in bats: a behavioural approach". En Recent advances in the study of bats. M. B. Fenton, P. Racey y J. M. V. Rayner. Cambridge, Cambridge Univ. Press: 152-169.

- Rydell, J., H. T. Arita, M. Santos y J. Granados (2002). “Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatan, Mexico”. *J. Zool., Lond.* **257**: 27-36.
- Schnitzler, H.-U. (1987). “Echoes of fluttering insects: information for echolocating bats”. En Recent advances in the study of bats. M. B. Fenton, P. Racey y J. M. V. Rayner. Cambridge, Cambridge Univ. Press: 226-243.
- Schnitzler, H.-U. y O. W. Henson (1980). “Performance of Airborne animal sonar systems: I. Microchiroptera”. En Animal Sonar Systems. R. G. Busnel and J. F. Fish. New York, Plenum Press: 109-181.
- Schnitzler, H.-U. y E. K. V. Kalko (1998). “How echolocating bats search and find food”. En Bat Biology and Conservation. T. H. Kunz y P. A. Racey. Washington and London, Smithsonian Institution Press: 183-196.
- Schnitzler, H.-U., C. F. Moss, y A. Denzinger (2003). “From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats” *Trends in Ecology and Evolution* **18(8)**: 386-394.
- Siemers, B. M., E. K. V. Kalko y H.-U. Schnitzler (2001). “Echolocation behavior and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*?” *Behav. Ecol. Sociobiol.* **50**: 317-328.
- Simmons, J. A. (1980). “The processing of sonar echoes by bats”. En Animal Sonar Systems. Busnel R. G. y J. F. Fish. New York, Plenum Press: 695-714.
- Simmons, J. A. y A. D. Grinnell (1988). “The performance of echolocation: Acoustic images perceived by echolocating bats”. En Animal Sonar. P. E. Nachtigall y P. W. B. Moore, Plenum Publishing Corporation: 353-385.

- Simmons, N. B. (2005). "Order Chiroptera". En Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. D. E. Wilson y D. M. Reeder. Tercera edición. Volumen 1. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp 312-529.
- Simmons, N. B. y J. H. Geisler (1998). "Phylogenetic relationships of Icaronycteris, Archaeonycteris, Hassianycteris, and Palaeochiropteryx to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in microchiroptera". Bulletin of the American Museum of Natural History **235**:1-182.
- Simmons, N. B. y T. M. Conway (2001). "Phylogenetic relationships of Mormoopid bats (Chiroptera: Mormoopidae) based on morphological data". Bulletin American Museum of Natural History **258**: 97 pp.
- Slater, P. J. B. (2000). El Comportamiento Animal. Cambridge University Press. 238 pp.
- Speakman, J. R., M. E. Anderson y P. A. Racey (1989). "The energy cost of echolocation in pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*)". J. Comp. Physiol. A. **165**: 679-685.
- Suga, N. (1990). "Biosonar y cómputo neural en los murciélagos". Investigación y Ciencia **167-Agosto 1990**: 30-38.
- Surlykke A, L. A. Millar, B. B. Andersen y J. Christensen-Dalsgaard (1993). "Echolocation in two very small bats from Thailand: *Craseonycteris thonglongyai* and *Myotis siligorensis*" Behav. Ecol. Sociobiol. **33**: 1-12.
- Teeling, E. C., O. Madsen, R. A. Van Den Bussche, W. W. de Jong, M. J. Stanhope, y M. S. Springer (2002). "Microbat paraphyly and the convergent evolution of a key innovation in Old World rhinolophoid microbats." Proceedings of the National Academy of Sciences, USA **99**(3): 1431-1436.

- Vaughan-Jennings, N., S. Parsons, K. E. Barlow y M. R. Gannon (2004). "Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies". *Acta Chiropterologica* 6(1): 75-90.
- Zar, J. H. (1984). Biostatistical Analysis. Segunda Edición, Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.