

88



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

CARACTERIZACION DE LOS LLAMADOS DE  
ECOLOCALIZACION DE LOS MURCIELAGOS  
INSECTIVOROS DEL ESTADO DE YUCATAN,  
MEXICO

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
B I O L O G A  
P R E S E N T A :

**JANIK GRANADOS HERRERA**

DIRECTOR DE TESIS: HECTOR TAKESHI ARITA WATANABE



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR

---

---



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO**  
**Jefa de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Caracterización de los llamados de ecolocalización de los  
murciélagos insectívoros del estado de Yucatán, México"

realizado por Janik Granados Herrera

con número de cuenta 9007909-0 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dr. Héctor Takeshi Arita Watanabe

Propietario

Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta

Propietario

Dr. Luis Zambrano González

Suplente

Biól. Mery Santos Gómez

Suplente

Dr. Jorge Ortega Reyes

*[Handwritten signatures and initials]*  
Mery Santos Gómez

FACULTAD DE CIENCIAS  
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

Dra. Patricia Ramos Morales



DEPARTAMENTO  
DE BIOLOGIA

295004

*Animalitos que llenan la noche  
de terciopelo, de sonidos mudos,  
como cenizas echadas al viento:  
revoloteando, oscureciendo el cielo.  
Estrellas opacas, sombras de la luna,  
reflejos inquietos del mundo.  
Si bien los conoces,  
no hay por qué temerles*

*Permanece atento, que ahora te lo cuento...*

Es esta la parte visceral de la tesis, pues llegó la hora de poner el cerebro, las tripas pero sobre todo el corazón en la mano. Es la temida hora del pretexto para soltar la lágrima y darle gracias, perdón, gracias a toda la gente que ha estado conmigo en este proceso.. Y también una muy burda forma expresar algunos los muchos sentimientos que se arremolinan al pensar en mi gente. Estos no son los únicos agradecimientos que quiero hacer, por lo que si faltan nombres, o hechos que nombrar, habrá más oportunidades para expresarlos.

## ¡¡MUCHAS GRACIAS!!

A Horacio y Obsidiana, a quienes dedico este trabajo con todo mi amor. Gracias por aguantar mis neurosis múltiples, por aceptarme como soy. Por el apoyo ante cualquier decisión, por la libertad de elegir, por todas las cosas en las que luché por ser como ustedes y que me siguen admirando profundamente como su lealtad, fidelidad, valentía, honestidad, organización, dulzura, paciencia, inteligencia, bondad, compromiso social, generosidad... bueno, es difícil nombrar en un párrafo todas esas cosas que quiero agradecerles (todos aquellos que los conocen saben que no exagero). Por toda la confianza que han tenido en mí siempre, incluso cuando yo misma he dejado de tenerla, por su respeto ante mis actos, mis creencias, mis pensamientos. Por su apoyo moral durante la realización de esta tesis y también por la beca familiar que nunca dejaron de darme. Me sé muy afortunada por tenerlos conmigo y nunca dejaré de agradecerles todo lo que me han dado.

A mis hermanas Flor y Obsi (y Rodolfo que ya es como de la familia) porque siempre han sido una fuente de aprendizaje, porque también les ha tocado aguantar a su hermana menor, por esos miles de momentos en los que he sentido lo acolchonadito de su apoyo. Obsi, no sé cómo agradecerte los días en los que me apoyaste totalmente con los últimos detalles de la tesis. Tu solidaridad me ha conmovido.

A mis viejas, que me cambiaron la vida. Muchas veces me han liberado de malviajes sin saberlo, sólo con verlas. Por su curiosidad, que me ha hecho pensar más de dos veces una respuesta, por su cariño incondicional. A veces me asusta su crecimiento exponencial, pero también me llena de gusto ver cómo van construyendo sus caminos y personalidades. Anahí, Zayani, Detzani, en verdad las admiro y quiero muchísimo.

Rolando, contigo estoy en deuda eterna (que no externa), esta tesis es tan tuya como mía. Por los incontables momentos que hemos compartido en seis años, porque tu compañía es imprescindible, por hacer de mi vida lo más dulce y feliz. Has sido una lucecita constante que me deja ver claro hasta en los más oscuros apagones del ánimo. Eres mi otro yo, y te agradezco muchísimo el no haberme dejado sola en ningún momento. Por las múltiples maneras en las que has mostrado tu solidaridad y apoyo. En verdad me siento muy afortunada de que el azar nos haya unido. Por tu amistad, por tu amor, por la maravilla de tener a alguien como tú a mi lado. No sé que más decirte: el silencio de un nudo, palabras ahogadas que le quedan chicas a los sentimientos. Gracias

A mis abuelitas Ana María y Florinda, por todas sus enseñanzas, por dejarme tantas cosas, por haber formado parte de mi vida, por dejarme sus recuerdos. Son un tesoro para mí.

Oscar Sánchez, gracias a ti amo la biología. Las herramientas que me diste cuando llegué a curiosear al IBUNAM, son cosas que hasta ahora me sirven y sé que me seguirán sirviendo. Eres de esos MAESTROS que no se olvidan y que inculcan, además de conocimientos académicos de

primera calidad, grandes lecciones de vida. Por tu sencillez, por tu entrega, por tu generosidad, por la manera en la que transmites el amor por tu trabajo. Quiero ser como tú cuando sea grande.

A Paula Romo por ser la primera que alentó mis ganas de ser bióloga y me metió en este fascinante mundo.

A Héctor Arita, quien me dio la oportunidad de trabajar en este proyecto tan interesante, por toda la confianza depositada en mí para realizar este trabajo y por su apoyo.

A Jens Rydell quien fue un asesor para mí en la etapa de muestreo, que me enseñó a usar el detector de ultrasonidos y me compartió muchos tips en el campo, además de agradables momentos.

A Rodrigo Medellín y Livia León, que tan amablemente accedieron a revisar mi tesis. Por sus observaciones y útiles comentarios para el mejoramiento de ésta. Igualmente a Antonio Guillén por la minuciosa revisión de mi tesis, por todo su interés por mi trabajo a pesar de no conocerme y por sus valiosos consejos. A Jorge Ortega, porque además de ser un sinodal, has sido un amigo entrañable (y el # 666). Gracias también por la revisión detallada de mi tesis, pero sobre todo los momentos que hemos pasado juntos. A Luis Zambrano, por esa plática en un camión Morelia-México que nos pasó a convertir en grandes cuates. Por todos los chismorroneos compartidos, por tu apoyo, por leer mi tesis con tanto interés y cuidado, por permitirme utilizar un espacio en tu laboratorio, a pesar de que tenías casa llena. Y sólo me resta cantar: Quisiera ser un pez...

A Horacio Paz, por la confianza de dejarme vivir en su casa cuando estaba recién desempacada en Morelia. También por la amistad que para mí fortuna me brindó. También agradezco a Ana Gonzáles, quien casi sin conocerme, me asiló cuando aun no vivía en Morelia.

A la gente que está y estuvo en el laboratorio de macroecología, especialmente Gaby, Mery, Cony, L Zambrano, Adriana, entre otros. Ha sido una gran experiencia conocerlos. Mery, por tu apoyo, por siempre hacerte un huequito para revisar mi tesis, por tu chidísima amistad.

A Heberto Ferreira porque me sacó de varios apuros con su acostumbrada amabilidad y disponibilidad.

AIDERN, por haberme dado a conocer una nueva forma de trabajar y convivir, además de un montón de buenos cuates: alicia, alejandro, cuarón, laura, memo, ken, carmen, marcela, andrés, adriana, michiel, gaby, mery, polo, alba, ema, manuel, toño, dianita, fer, damar, chente, mike, todos los cuarones, geoecólogos, bioenergéticos, tropicosos... Uff! Es mucha banda, pero todos saben que se le quiere .

A los grandes amigos que se han convertido en mi otra familia: (Primero las niñas)

Chela. Todas esas cosas compartidas desde que comenzamos en la carrera, tu apoyo, el vivir juntas, nuestros procesos tesis que fueron viendo la luz de manera paralela y acompañada, por tu comprensión en todo momento y tus palabras siempre sinceras. Lore, también contigo hay invisibles lazos que nos mantienen juntas. Por la manera en que entregas tu corazón noble, por tu dulzura, por las travesuras que nos han hecho cómplices y toda tu comprensión en la diversidad que somos. Por tus palabras siempre fuertes y animosas que a cualquiera levantan. Diezmil, por seguir compartiendo de todo, con los corazones abiertos a cualquier experiencia Gracias por tu decisión, por enseñarme que no hay imposibles, por tu aliviane constante, por aguantar a esta neurótica en no sé cuántas materias, por apoyarme en cualquier decisión. Por saber que siempre estoy contigo. Por abríme mil veces las puertas de tu casa, por tu tremenda generosidad. Fer, eres de los mejores descubrimientos que he hecho en mi vida. Por esa manera de compartir: el tiempo, las palabras, las risas y los conflictos. Por ser la contraparte

vida. Por esa manera de compartir: el tiempo, las palabras, las risas y los conflictos. Por ser la contraparte de mi opinión y en muchas ocasiones la vocera de mi verdadero sentir. Por estar conmigo incondicionalmente en todo este tiempo. Clara, por ese comienzo como la chava de Toño y la continuidad de tu presencia en mi vida como amigas. En verdad agradezco mucho tu apoyo, la experiencia y aventura de vivir contigo. Es imposible no abrir el corazón a alguien como tú, celebro cada día el que a pesar del tiempo y la distancia seguimos cerca. Tú sabes que reviviste mi confianza en la amistad. Diana, por toda la empatía que hay entre nosotras. Por las mil veces que me alivianaste y por tu paciencia. Por compartir hasta los malos chistes. Por ser las mismas en cualquier condición o circunstancia. Porque no hemos dejado de estar juntas en ningún momento. Por dejarme entrar en ese mundo tan fascinante de tu vida. Gaby. Eres una de esas personas que impactan por su generosidad, por su inteligencia, su amabilidad. Me siento muy orgullosa de poder ser una amiga tuya. El haberte conocido me hace celebrar constantemente el vivir en Morelia. Mil gracias por el apoyo que de tantas formas me has dado. Ale (Fregoso), gracias por hacer de la convivencia algo especial, por tu respaldo en situaciones difíciles. Por tu alegría, por las puebleadas y por ofrecermme una amistad cálida y abierta. A las amigas de toda la vida Luzma, en nuestros caminos convergentes y divergentes, aun somos las mismas gracias por estar y Lupita, por el tiempo compartido, por los años que no borran el cariño y que nos mantienen dispuestas a apoyarnos en todo.

(Ahora los niños)

Javier, mi grandísimo brother. Con todo mi amor y admiración te dedico esta tesis y te agradezco toooooo el tiempo que me has tenido que soportar. En donde te halles, sabes que hay una lucecita prendida por ti en donde yo esté. Por las obras, por compartirme tu talento, tu ingenio, tu poesía, tu sabiduría, por esta amistad irrompible. Roberto, por esa catrina traviesa que nos unió, por la muerte viva que me enseñaste a querer. Por las coincidencias, por hacerme descubrir lo que mis manos pueden hacer. Porque has estado en los momentos más bonitos y en los más difíciles, mostrándome tu apoyo en tu singular forma de ser. Por caminar conmigo todo este proceso. A Mau (Argote) por los millones de pláticas que nos hicieron descubrirnos, conocernos. Por las largas caminatas, cafeteadas (con galletas de animalitos, por supuesto) plagadas de recuerdos, ideas, sueños y palabras. Por no ceder en el intento de mantener una amistad firme y profunda. Por todo ese inmenso cariño que nos tenemos, por las guardas, los grabados, las estrellas, las cuijas, los murciélagos, los plecostomas, los libros y por esos lazos que se estiran y nos unen desde cualquier distancia. Por la certeza de nuestros futuros reencuentros y por compartir en nuestras vidas la premisa de la amistad. A Yaxon, por los miles de experiencias y aventuras, los más recóndito secretos, por la simpleza compartida que nos hace reír por horas y horas, por tu constante atención. Por esa conexión de ideas y de palabras. Por hacer de mi cotidianeidad algo extraordinario. Porque también tú reestableciste en mí las ganas de ser amiga, de dar y de compartir. Mugris, por los miles de conflictos existenciales, disertaciones tesisíticas y muchas cosas más que vieron la luz a través de ti. Y un montón de buenos recuerdos que construimos en el tiempo. Arturo, por el tiempo transcurrido y la certeza de tu amistad, por que hemos andado por múltiples caminos juntos y en esos nos reencontramos.

A toda la banda de la fac de Ciencias, que hicieron de la carrera algo entrañable y muy divertido mientras nos (de) formábamos, ya sea como biólogos, físicos o matemáticos. Tú, sí, siéntete nombrado. A muchos de los maestros de la Fac, que me mantuvieron con la emoción prendida en sus materias.

A todas las personas que cooperaron de manera inconsciente en esta tesis: todas y todos los que compraron mis chunches, esta tesis también es gracias a ustedes

A la UNAM y todo lo que de ella obtuve: una hermosa carrera, grandes amigos, momentos inmejorables, lo fascinante de la pluralidad, porque la UNAM me abrió el mundo. Porque es generosa, abierta y llena de posibilidades. Porque como alguna vez dijo alguien aquí nombrado, la universidad te cambia la vida. Al IBUNAM, la primera institución en donde trabajé en algo que tuviera que ver con biología a los 16 años y a toda la gente que me recibió con los brazos abiertos y me adoptaron con la única intención de enseñarme. A CONACYT por el apoyo económico durante parte de la realización de esta tesis.

A toda la gente que se cruzó en mi camino de las que he aprendido cosas. Hay nombres que no recuerdo, nombres que tal vez nunca supe, pero que formaron parte de la construcción de esta etapa. A los lectores, que tengan la paciencia (y la sangre fría, si incluyen en su lectura esta parte cursi y chorera) de leer esta tesis, por hacer que de esta forma se cumpla su cometido de servir para algo más que ser almacenada.

Me temo que ya se me pasó la mano con este choromareador, así que aquí le corto. De nuevo, mil gracias a todos.

# ÍNDICE

---

<b>ÍNDICE DE CUADROS, FIGURAS Y TABLAS</b>	ii
<b>RESUMEN</b>	iii
<b>INTRODUCCIÓN</b>	1
<b>MARCO TEÓRICO</b>	4
Antecedentes del estudio de la ecolocalización en murciélagos	4
Características principales y parámetros de las señales	6
Evolución de la ecolocalización en murciélagos insectívoros	13
Estructuras anatómicas internas y externas para la ecolocalización	15
<b>OBJETIVOS DEL ESTUDIO</b>	18
Objetivo general	18
Objetivos particulares	18
<b>ÁREA DE ESTUDIO</b>	19
Sitios de muestreo	21
<b>LOS MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS DE YUCATÁN</b>	24
El vuelo y la ecolocalización	25
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b>	30
Obtención de datos	31
Trabajo de laboratorio	33
<b>RESULTADOS</b>	36
Resultados globales	36
Descripción de los patrones de ecolocalización por especie	38
Familia Emballonuridae	38
Familia Mormoopidae	39
Familia Natalidae	42
Familia Vespertilionidae	43
Familia Molossidae	47
<b>DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES</b>	53
La determinación de especies y utilidad de los parámetros	53
El método y equipo empleados para la descripción de los sonidos	54
El área de estudio y el reconocimiento de especies	56
Implicaciones ecológicas del diseño de los llamados	57
La variación intraespecífica	60
Perspectivas y recomendaciones para estudio posteriores	62
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	65

## ÍNDICE DE CUADROS, TABLAS Y FIGURAS

---

---

<b>Figura 1.</b> Secuencias de ataque	7
<b>Figura 2.</b> Diversidad en los llamados de ecolocalización	8
<b>Figura 3.</b> Esquema de algunas características de los sonidos	13
<b>Cuadro 1.</b> Conceptos de sonido	17
<b>Figura 4.</b> El estado de Yucatán	19
<b>Tabla 1.</b> Sitios de muestreo	23
<b>Cuadro 2.</b> Los murciélagos de Yucatán	24
<b>Tabla 2.</b> Hábitats de forrajeo y llamados de ecolocalización	28
<b>Figura 5.</b> Representación del hábitat y la ecolocalización	29
<b>Cuadro 3.</b> Los tres sistemas de detección	30
<b>Figura 6.</b> El detector de ultrasonidos	31
<b>Figura 7.</b> Representación de pulso	34
<b>Figura 8.</b> Sonograma y espectro de poder	35
<b>Tabla 3.</b> Tabla general de parámetros medidos	37
<b>Figura 9.</b> Sonograma general	37a
<b>Tabla 4.</b> Documentación de los llamados	38
<b>Figura 10.</b> <i>Peropteryx macrotis</i>	38a
<b>Figura 11.</b> <i>Pteronotus parnellii</i>	39a
<b>Figura 12.</b> <i>Pteronotus davyi</i>	40a
<b>Figura 13.</b> <i>Mormoops megalophylla</i>	41a
<b>Figura 14.</b> <i>Natalus stramineus</i>	42a
<b>Figura 15.</b> <i>Eptesicus furinalis</i>	43a
<b>Figura 16.</b> <i>Lasiurus ega</i>	44a
<b>Figura 17.</b> <i>Lasiurus intermedius</i>	45a
<b>Figura 18.</b> <i>Myotis keays</i>	46a
<b>Figura 19.</b> <i>Rhoggessa aeneus</i>	47a
<b>Figura 20.</b> <i>Molossus rufus</i>	48a
<b>Figura 21.</b> <i>Molossus sinaloae</i>	49a
<b>Figura 22.</b> <i>Eumops</i>	50a
<b>Figura 23.</b> <i>Nyctinomops laticaudatus</i>	51a
<b>Tabla 5.</b> Utilidad diferencial de parámetros	54
<b>Figura 24.</b> Hábitat y ecolocalización	57a
<b>Figura 25.</b> Variación intraespecífica	60a

## RESUMEN

*Murciélago:  
Estalactita que de pronto aletea.  
La niña grita*

Efraín Bartolomé, *Ánima mundi*

---

Los murciélagos insectívoros poseen un sistema de detección de sonidos altamente especializado para la orientación nocturna y la caza de insectos en el vuelo. Este sistema, denominado ecolocalización, se basa en el procesamiento de información acústica proveniente de los ecos resultantes de pulsos ultrasónicos que son emitidos por los murciélagos. Con esta información, se construye una imagen acústica que sirve de referencia para operar en el ambiente inmediato. Cada especie emplea un arreglo particular de componentes en sus pulsos y emite ultrasonidos con características acústicas propias. Por esta razón se considera que la descripción de tales características puede ser una herramienta complementaria en estudios de comunidades de murciélagos, pues facilita el reconocimiento de especies en el campo. Además permite la detección de especies de difícil acceso, como los murciélagos insectívoros aéreos, a través de los métodos convencionales de muestreo. El objetivo principal de este trabajo fue describir los patrones acústicos de los llamados de ecolocalización de los murciélagos insectívoros aéreos de Yucatán. Se analizó principalmente la fase de búsqueda de los llamados de 14 especies murciélagos distribuidos en 5 familias. El trabajo se realizó cerca de cuerpos de agua naturales y artificiales dentro de la ciudad de Mérida y en zonas aledañas. También se realizaron grabaciones dentro de encierros. Los parámetros sonoros sobre los cuales se describieron las especies fueron: frecuencia de mayor energía (kHz), número de armónicos, duración de los pulsos (ms), tasa de repetición ( $\text{seg}^{-1}$ ), separación entre pulsos (ms) y ciclo de función (%). Fue posible determinar la identidad de 13 especies a través de sus señales acústicas y sólo las dos especies de un género no fueron correctamente diferenciadas. En términos generales, los llamados de ecolocalización de las especies estudiadas presentan frecuencias que van de los 20-71 kHz con dos a cinco armónicos. Las especies presentaron pulsos estructurados por diferentes combinaciones de componentes de frecuencia (CF y FM), dando lugar a gran variedad de formas de los pulsos. Diez de las catorce especies presentaron pulsos con duración menor a 10ms y las restantes presentaron de 14 ms en adelante. El 86% de las especies tuvieron un ciclo de función bajo. Existe cierta variación intraespecífica en los llamados de las especies, lo cual depende de varios factores, por lo que es importante continuar y afinar los resultados de este estudio y estimar los verdaderos alcances de la técnica.

## INTRODUCCIÓN

*...Murciel Lago soltó sus patas de la rama, cayó sentado al suelo para dar su primera lección, advirtiendo cómo Zoila Rata, el turista Franz Hamster, la Tía Liebre y hasta Ramón Ratón, agitaban sus brazos para iniciar su primera lección del arte no tan simple de emprender el vuelo.*

*Eraclio Zepeda, Ratón que vuela*

---

Entre los mamíferos, el orden Chiroptera es el segundo con mayor diversidad de especies después del orden Rodentia (Fenton 1992; Arita y Fenton 1997). Las 927 especies existentes de murciélagos se dividen en dos subórdenes: Megachiroptera, cuyos representantes se encuentran en zonas tropicales y subtropicales del viejo mundo y Microchiroptera, que posee una distribución casi cosmopolita (Arita y Fenton 1997).

El suborden Microchiroptera está constituido por 760 especies. En este grupo se han desarrollado gran cantidad de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales de los sistemas sensorial y motor, tales como la ecolocalización y el vuelo maniobrable, que les han permitido ocupar casi todas las zonas climáticas y tener acceso a una gran variedad de recursos con muy pocos competidores y depredadores (Neuweiler 1989; Schnitzler y Kalko 1998). Los microquirópteros explotan todos los tipos de dietas, pero 70 % de ellos son insectívoros (Neuweiler 1989; Norberg y Rayner 1987).

En los trópicos del América, los murciélagos representan el grupo de mamíferos ecológicamente más diverso. Su función es importante debido a que influyen en los procesos de su ecosistema, como la dispersión de semillas, la polinización y la depredación de poblaciones de insectos, entre otras cosas (Kalko 1995).

### ¿Qué es ecolocalización?<sup>1</sup>

Es un sistema activo de orientación a través del cual un animal utiliza los ecos de pulsos de sonido autogenerados, para localizar objetos que se encuentran en sus alrededores (Griffin 1958; Fenton 1994). Los ecos son comparados con la señal original (que se registra en el cerebro por algunos milisegundos) y con esto es posible construir una imagen acústica sofisticada del ambiente inmediato (Altringham 1996). Este sistema de detección complejo y altamente evolucionado ha permitido a los murciélagos operar

---

<sup>1</sup> Ecolocalización o ecolocación. En éste trabajo se utiliza ecolocalización (de acuerdo con el término que se emplea en México), definido como la acción de averiguar el lugar en que se halla una cosa a través de la percepción de los ecos. En el Diccionario de la Real Academia de la Lengua Española (versión 1992), el término aparece como ecolocación, definido como la medida de un objeto por el tiempo que pasa entre la emisión de una onda acústica y la recepción de la onda reflejada en dicho objeto.

independientemente de las condiciones de luz existentes en el medio (Fenton 1982a; Altringham 1996).

Para llevar a cabo la ecolocalización, los animales utilizan pulsos de frecuencia sónica o ultrasónica (por definición, sonidos de altas frecuencias que se encuentran por arriba del intervalo de audición humano). Además de los murciélagos, los cetáceos, algunos mamíferos insectívoros y ciertas aves hacen uso de este tipo de percepción (Fenton 1982a, 1994).

Todos los microquirópteros poseen la habilidad de ecolocalizar y muchos de ellos dependen de este sistema para orientarse en el medio. Del suborden Megachiroptera sólo el género *Rousettus* es capaz de producir señales de ecolocalización a través de chasquidos de la lengua (Fenton *et al.* 1995).

Los microquirópteros emplean este sistema de percepción para la orientación espacial, es decir que a través de él determinan su posición en relación con los objetos del ambiente (Schnitzler y Kalko 1998), detectan y evaden obstáculos en su camino de vuelo y acceden a sus sitios de refugio (Fenton 1992; Altringham 1996). Los murciélagos insectívoros, en particular los que se alimentan durante el vuelo (insectívoros aéreos) ecolocalizan para detectar, perseguir, atacar y evaluar sus presas. Para esto necesitan detectar el objetivo con detalle, evaluar distancia, dirección, movimiento, tamaño, forma y textura del mismo (Roueverud 1987). Además, el diseño de las señales puede determinar el hábitat de forrajeo, el tipo de alimento consumido y su tamaño (Roueverud 1987; Fenton 1990; Schnitzler y Kalko 1998). Esta interdependencia entre hábitat de forrajeo, diseño de la señal y audición pueden haber sido una fuerza evolutiva que dirigió la especialización del sonar en estos animales (Neuweiler 1989).

### **Justificación del estudio**

A pesar de que los murciélagos insectívoros son los que presentan mayor diversidad de especies, estrategias de forrajeo y especializaciones para ocupar distintos hábitats, existe poca información sobre algunos tipos de murciélagos del Neotrópico (O' Farrell y Miller 1997). Una consecuencia de esto es que la riqueza local de estas especies está subestimada. Este hecho se debe a limitaciones metodológicas, dada la relativa dificultad para detectarlos mediante las técnicas convencionales de muestreo (redes o trampas de Tuttle), que resultan poco adecuadas para capturar animales que vuelan por encima del dosel (Rydell *et al.* en prensa; O' Farrell y Gannon 1999), como los murciélagos insectívoros

aéreos, o para especies cuyos refugios son poco accesibles. Los murciélagos insectívoros aéreos emiten llamados de ecolocalización característicos y de alta intensidad. Por esto pueden ser detectados e identificados de manera acústica con equipos portátiles existentes en la actualidad (Kunz y Brock 1975; Fenton 1988; Mills 1996; O' Farrell *et al.* 1999a; O' Farrell y Gannon 1999). El muestreo acústico además, ofrece un área de cobertura mayor que la correspondiente a las redes, por lo que resulta más eficaz (O' Farrell y Gannon 1999). Utilizado como una técnica complementaria, el muestreo acústico permite obtener información más completa acerca de la actividad de la fauna de murciélagos de una localidad (Aldridge y Rautenbach 1987; O' Farrell y Miller 1997).

En este estudio se pretende describir los sonidos de ecolocalización de los murciélagos insectívoros aéreos de Yucatán para permitir la identificación de las especies. Esta información podría ser empleada para el muestreo de la diversidad en Yucatán y otras regiones con base en el análisis cualitativo y cuantitativo de los llamados de cada especie. Además, se pretende aportar un acervo de información acústica accesible sobre los sonidos de ecolocalización de algunas especies desconocidas del área de estudio.

Este tipo de aproximación a la fauna de quirópteros en el campo favorece la creación de inventarios más completos, además de proveer información sobre diversidad, uso del hábitat e interacciones entre especies que forman parte de una comunidad. El análisis de la información de los patrones de ecolocalización, en conjunción con la morfología de las distintas especies y la posible repartición de recursos entre ellas, permite una aproximación más completa al estudio de la comunidad, provee evidencia para predecir su estructura ecológica (Aldridge y Rautenbach 1987) y contribuye a la determinación de grupos funcionales en la misma. Los llamados de ecolocalización están especializados para cumplir con funciones particulares, lo cual sugiere que pueden tener significancia en la determinación de los patrones de forrajeo de las especies (Norberg y Rayner 1987). La caracterización de tales patrones y la comprensión de los factores que subyacen la diversidad de murciélagos puede ser útil para la resolución de problemas en el contexto de la conservación, así como de la biología teórica (Kalko 1995).

## MARCO TEÓRICO

...Juana notó que Naricuaдриélago tenía los ojos pequeños y las orejas demasiado grandes. También se dio cuenta de que su amigo siempre hablaba en susurros y para escucharlo, tenía que estar muy cerca de él y no hacer ningún ruido. Él le explicó que los murciélagos se guían por los sonidos y no por la vista, como las ardillas.

– Mira –explicó– los murciélagos no podemos ver mucho cuando es de noche, por eso gritamos bajito y nos guiamos por el eco de esos gritos en las cosas que nos rodean.

– ¡Ah! – dijo Juana, que no había entendido nada de lo que dijo Naricuaдриélago...

Rolando Prado, *Historias de Machupirín*

---

### ANTECEDENTES DEL ESTUDIO DE LA ECOLOCALIZACIÓN EN MURCIÉLAGOS

Los primeros estudios sobre orientación de murciélagos que se conocen fueron realizados en 1793 por el científico italiano L. Spallanzani (1729-1799). A través de múltiples experimentos observó que los microquirópteros recurrían en mayor grado a la percepción acústica que a la visual para la alimentación y la orientación (Hill y Smith 1984). Poco después un naturalista suizo, C. Jurine, realizó sus propios experimentos sobre murciélagos y concluyó que el oído era de gran importancia para la orientación nocturna de estos animales. Sin embargo, en aquel tiempo, los hallazgos de estos dos científicos fueron ignorados debido a la existencia de la teoría de G. Cuvier, en la que se afirmaba que los murciélagos podían evitar obstáculos a causa de un sentido del tacto muy desarrollado que poseían en las alas (Hill y Smith 1984). En 1912, H. Maxim consideró que los microquirópteros presentaban un sistema de localización basado en la detección de los ecos de sonidos de baja frecuencia producidos por el aleteo, empleados para la evasión de obstáculos durante el vuelo nocturno (Griffin 1959). En 1920, el neurofisiólogo H. Hartrige postuló que la orientación de los murciélagos se efectuaba a través de señales auditivas de alta frecuencia. En 1930, el físico G. W. Pierce desarrolló un dispositivo capaz de detectar ultrasonidos y, finalmente, en 1938, este invento fue aprovechado por D. Griffin en colaboración con R. Galambos (1940 y 1941) para realizar varios experimentos en el laboratorio y detectar, por primera vez, trenes de pulsos ultrasónicos emitidos por *Myotis lucifugus* y *Eptesicus fuscus*. Ellos observaron que estos murciélagos podían utilizar los ecos de los sonidos emitidos para detectar objetos y orientarse en un ambiente complejo (Grinnell 1995) y que el ritmo de los pulsos aumentaba conforme el murciélago se acercaba a dichos objetos. En 1932, S. Dijkstraaf obtuvo resultados similares a los de Griffin de manera independiente en Europa (Griffin 1959). En 1960 Griffin y colaboradores examinan en detalle el sistema de detección de presas a través del sonar y delimitan la fase de

búsqueda, aproximación y terminal (o *feeding buzz*). En 1968, Schnitzler descubre el mecanismo de sonar utilizado por los rinolofidos. Finalmente, los detectores de murciélagos revelan la diversidad y variabilidad del comportamiento de ecolocalización en el campo.

### **Algunos estudios sobre la descripción de especies a partir de los llamados de ecolocalización y sobre reconocimiento de las mismas**

Fenton y Bell (1981) propusieron que ciertas especies de murciélagos se podían identificar a través del reconocimiento de las características de los llamados de ecolocalización emitidas en condiciones naturales. Ahlén (1981, en Barclay 1999) sugirió lo mismo para especies de Escandinavia.

Existen varios trabajos en donde se describen las señales de ecolocalización de especies particulares en el campo (por ejemplo, Rydell 1990, 1993, Ibañez *et al.* 1999, Kössl *et al.* 1999, Waters *et al.* 1995, Fenton *et al.* 1998). En otros, se lleva a cabo la descripción de especies con el fin de facilitar la identificación de las mismas o (Fenton y Bell 1981; Parsons 1997; O' Farrell *et al.*; Parsons *et al.* 1997; Herr *et al.* 1999; Audet *et al.*; 1993). Otros trabajos muestran la variabilidad interespecífica, intraespecífica y geográfica de las señales, de tipos de hábitat y comportamiento presentes en los llamados de ecolocalización (Fenton y Bell 1981; Rydell 1990; Barclay 1999; Kalko y Schnitzler 1993; Obrist 1995; Rydell 1993; Francis y Habersetzer 1998; Brigham *et al.* 1989) y de las diferencias en el comportamiento ecolocalizador dados por factores como los temporales (Hayes 1997). Además hay estudios sobre la variabilidad en los llamados en relación con características morfológicas a niveles interespecífico e intraespecífico como el de Francis y Habersetzer (1998). Se han hecho también descripciones a nivel comunidad de los patrones de ecolocalización e inventarios de especies, algunos de ellos con la finalidad de reconocer especies a través de sus llamados (Fenton 1982b; Fenton *et al.* 1983; O' Farrell y Miller 1997; O' Farrell *et al.* 1999a; Kalko 1995). Por otra parte existen trabajos que buscan la relación entre la ecolocalización, uso del hábitat y características morfológicas a fin de encontrar patrones en los ensamblajes de especies que expliquen su diversidad y cómo se da la repartición de recursos en ellas (Aldridge y Rautenbach 1987; Norberg 1987; Hickey *et al.* 1996; Crome 1998; Bogdanowics *et al.* 1999), además del papel que juega el diseño de la ecolocalización en este contexto (Aldridge y Rautenbach 1987; Norberg y Rayner 1987; Fenton 1990; Kalko y Schnitzler 1993; Kalko 1995; Arita 1997; Crome y Richards 1998). Incluso existen trabajos

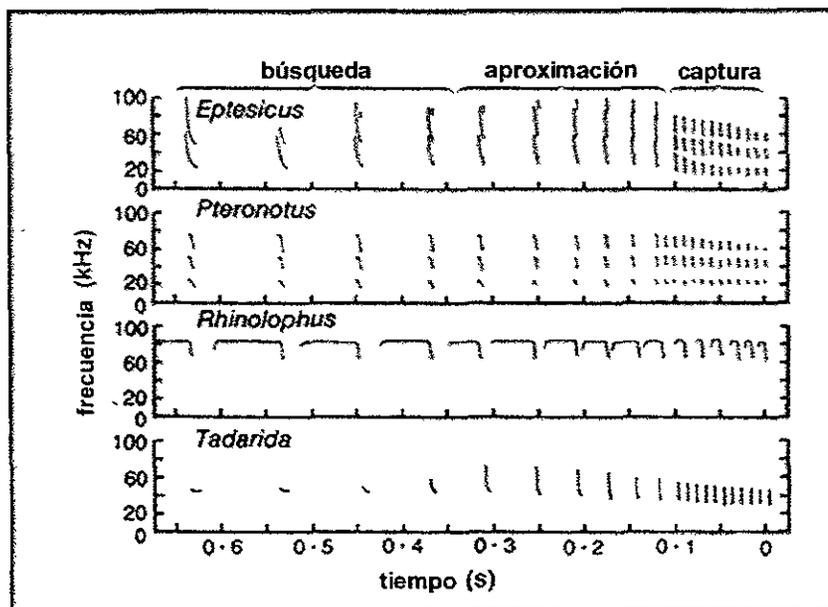
en los que se pretende advertir de las limitantes que pueden existir para llevar a cabo la identificación de especies en el campo, como es el caso de los trabajos de Thomas (1987) y Barclay (1999), por citar algunos ejemplos. Por último, cabe mencionar los esfuerzos de algunos estudiosos del tema para definir las ventajas y desventajas de las diferentes técnicas actuales de muestreo acústico (Fenton 1987; Parsons *et al.* 2000, entre otros) .

## **CARACTERÍSTICAS PRINCIPALES Y PARÁMETROS DESCRIPTIVOS DE LAS SEÑALES DE ECOLOCALIZACIÓN**

Los murciélagos insectívoros emplean una variedad de señales (figura 2) para obtener información acerca de su ambiente, tales como la presencia, posición, dirección, velocidad e identidad de presas potenciales (Simmons y Stein 1980; Fenton 1982a). Los llamados de ecolocalización de la mayoría de los murciélagos se encuentran en un intervalo de 20 kHz a 200 kHz (Fenton 1995). El uso de ultrasonidos permite al murciélago efectuar adecuadamente la discriminación, puesto que las altas frecuencias poseen longitudes de onda cortas, las cuales contribuyen a dar información de mayor precisión sobre objetos pequeños (Altringham 1996; Schnitzler y Kalko 1998). Además, el uso de frecuencias altas, permite la reducción de interferencia en el ambiente, por lo que se facilita el acercamiento de los murciélagos a sus presas sin que éstas los adviertan. Al mismo tiempo, ellos mismos son menos conspicuos para los depredadores (Fenton 1995). Una consecuencia del empleo de ultrasonidos es que dado que el intervalo operacional de los murciélagos es reducido (por la atenuación atmosférica) es posible evitar la interferencia con otros murciélagos que se encuentren cazando en el mismo espacio (Altringham 1996).

Los llamados de ecolocalización de los microquirópteros están constituidos por sonidos tonales que muestran cambios estructurados en la frecuencia a través del tiempo (Novick 1977; Fenton 1995). La tasa de emisión, la duración y la frecuencia de los pulsos sufren transformaciones conforme el murciélago se acerca a los obstáculos o presas potenciales (Novick 1977; Kalko y Schnitzler 1989; Fenton 1995). Tradicionalmente, el comportamiento ecolocalizador asociado al forrajeo se divide en tres estados o fases: de búsqueda, de aproximación y terminal o tren de alimentación (Griffin 1958; Barclay 1986; Kalko y Schnitzler 1998), los cuales reflejan los diferentes tipos de información que colectan los murciélagos a lo largo del forrajeo (figura 1). Las diferencias entre las fases pueden ser ligeras o pronunciadas dependiendo de cada especie (Fenton 1995). La división

entre las fases de búsqueda y aproximación es arbitraria, puesto que en la naturaleza éstas forman parte de un continuo. Algunos trabajos definen distinciones cualitativas y/o cuantitativas que permitan el reconocimiento de dichos eventos para responder diversas preguntas (Fenton y Bell 1981; Kalko y Schnitzler 1993; Parsons 1997; Parsons *et al.* 1997; Ibañez *et al.* 1999; O' Farrell *et al.* 1999). En lo que respecta al uso de los llamados de ecolocalización para el reconocimiento de especies en condiciones naturales, la fase de búsqueda parece ser la de mayor utilidad, ya que constituye 90% del tiempo del llamado (Fenton y Bell 1981; Fenton 1982a; Parsons 1998) y sus características son más estables.



**Figura 1.** Esquema de secuencias de ataque de diferentes especies de murciélagos insectívoros en donde se muestran las fases de búsqueda, aproximación y término. De arriba abajo: *Eptesicus fuscus*, *Pteronotus personatus*, *Rhinolophus ferromequinum* y *Tadarida brasiliensis* (imagen tomada de Hill y Smith 1984).

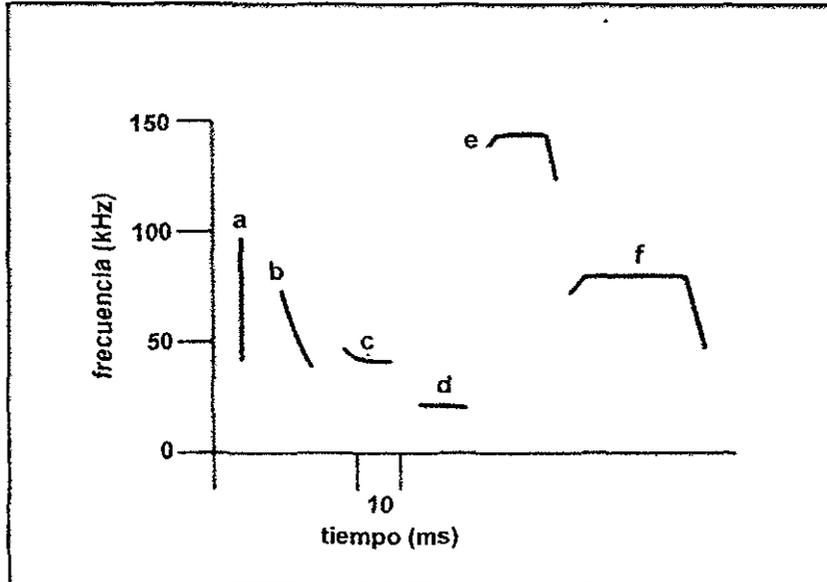
*Fase de búsqueda.* En esta fase el murciélago emite sonidos de ecolocalización en una tasa de repetición uniforme, lo cual le permite detectar tanto presas potenciales como obstáculos en el camino. En esta etapa las frecuencias de aleteo y respiración se encuentran acopladas (Schnitzler y Kalko 1998; figura 1).

*Fase de aproximación.* Después de la detección de una presa, la distancia y el tiempo entre el pulso y el eco es considerablemente corto, ya que la distancia entre el emisor y la presa es pequeña. Esto requiere que se reduzca la duración de los pulsos para evitar la superposición entre pulso y eco. El murciélago entonces, precisa más información acerca

de la zona por la que vuela la presa, por lo que también la velocidad de emisión de pulsos se acelera progresivamente (Altringham 1996; Schnitzler y Kalko 1998; figura 1).

*Fase terminal o de captura.* Se refiere a la rápida serie de pulsos producidos cuando el murciélago ataca finalmente un insecto para capturarlo (Griffin 1958). Los pulsos pueden ser emitidos a tasas de repetición de más de 200 Hz y cada uno de ellos puede durar una fracción de milisegundo. Asimismo, durante esta fase, la amplitud de banda de los pulsos aumenta, lo cual se consigue incrementando el intervalo de frecuencias barridas sobre el armónico fundamental o mediante la introducción de armónicos (Altringham 1996; figura 1).

Ya se ha mencionado que la estructura de las señales puede ser característica de la especie (Simmons y Stein 1980, Ahlén 1981, Fenton y Bell 1981). El diseño de los pulsos de cada una de ellas depende de su hábitat y la estrategia de forrajeo que utiliza (Kalko y Schnitzler 1998). Los elementos de la señal varían entre especies en cuanto al diseño estructural, la frecuencia absoluta, la amplitud de banda, la estructura armónica, la duración y la intensidad, creando una amplia variedad de señales (Schnitzler y Henson 1980; Simmons y Stein 1980; Neuweiler 1989; Fenton 1990), como se muestra en la figura 2.



**Figura 2.** La variedad de llamados de ecolocalización está dada por el arreglo de los componentes de frecuencia existente en cada uno de ellos. En este esquema a y b representan llamados FM (*Myotis septentrionalis* y *Myotis lucifugus*, respectivamente); c y d son llamados QCF (*Lasiurus cinereus* y *L. borealis*); e y f son llamados básicamente CF (*Hiposideros caffer* y *Rhinolophus ferrumequinum*). (Imagen tomada de Fenton 1992).

## CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAS SEÑALES DE ECOLOCALIZACIÓN

### Componentes de frecuencia

En cuanto a sus características de frecuencia, existen dos principales tipos de elementos estructurales en los llamados de ecolocalización, los cuales son utilizados por los murciélagos de manera alternativa dependiendo del tipo de hábitat que explotan, la situación de forrajeo y la distancia a la cual se hallan de su presa (Neuweiler 1989). Estos componentes se denominan de frecuencia modulada (FM) o banda amplia y de frecuencia constante (abreviada como CF por el término en inglés *Constant Frequency*) o banda estrecha. Los murciélagos pueden producir pulsos con uno de los dos componentes, aunque gran parte de ellos emplean combinaciones de ambos. Algunos autores como Kalko y Schnitzler (1993) emplean el término de Frecuencia Cuasi Constante (QFC, abreviatura de *Quasi Constant Frequency*) para describir los elementos con baja de modulación que barren una banda estrecha de frecuencias en tiempos relativamente largos.

#### *a) Frecuencia Modulada (FM)*

El término significa que la frecuencia de la señal varía a través del tiempo (figura 3). Las señales que se estructuran principalmente del componente FM son de corta duración (1-5 ms) y cubren una banda amplia de frecuencias. Estas señales son usadas en muchos casos para la persecución y captura de los insectos detectados, ya que por su duración evitan el traslape del pulso original con el eco y se pueden emplear a distancias muy cortas del objetivo (Neuweiler 1989). Estos sonidos presentan uno o más armónicos en su estructura, los cuales contribuyen a incrementar la amplitud de banda (Grinell 1995). En este tipo de pulsos se efectúa, normalmente un barrido pronunciado descendente, es decir, de una frecuencia mayor a una menor, que cambia de forma lineal con respecto al tiempo (Fenton 1982a; Neuweiler 1989; Altringham 1996). También existen en menos proporción los sonidos FM cuyo barrido es ascendente a través del tiempo. Algunos autores consideran la existencia de sonidos cuya tasa de cambio es lineal con respecto al periodo. Estos pulsos presentan un barrido pronunciado al inicio y ligero al final, con lo cual tienden a una frecuencia final de manera asintótica y cuya estructura genera curvas de forma

hiperbólica. Estos se denominan sonidos PLM o con periodo linealmente modulado (Guillén 1996).

#### *b) Frecuencia Constante (CF)*

El término significa que a través del tiempo la energía de la señal está concentrada en una frecuencia fija o en un pequeño intervalo de frecuencias (figura 3). Es poco común encontrar murciélagos que emitan llamados con un componente CF puro y normalmente los pulsos presentan breves componentes FM en uno o ambos extremos de los pulsos (Fenton 1982a; Altringham 1996). Este tipo de señal posee una duración de 10-100 ms. Es de mayor utilidad para la detección de objetos a larga distancia por lo que pueden ser comunes en la fase de búsqueda (Grinell 1995). Asimismo, permite al murciélago hacer una evaluación de la velocidad relativa de la presa (codificación de información a partir del efecto Doppler; cuadro 1) y la detección de revoloteo, a través de la comparación de los cambios en la frecuencia y la modulación de los ecos con respecto a la señal original (Simmons y Stein 1980; Guillén 1996). Estas señales también pueden presentar armónicos en su estructura.

La mayor parte de los murciélagos utilizan combinaciones de estos componentes, con los que se pueden describir llamados como CF/FM, FM/CF o FM/QCF, por citar algunos ejemplos (figura 2).

#### **Intensidad**

La intensidad de los pulsos (figura 3) de ecolocalización es variable y depende del tipo de forrajeo, la situación de vuelo y el tamaño del murciélago (Fenton 1995). La distancia de detección del murciélago emisor está directamente relacionada con la intensidad a la que puede emitir sus señales. Las especies que emiten llamados de alta intensidad, como las que emplean los cazadores aéreos, son relativamente fáciles de localizar con detectores de ultrasonidos, lo cual es mucho más difícil con las especies que producen llamados de baja intensidad, denominados murciélagos susurradores (Fenton y Bell 1981; Fenton 1992). La distancia de detección depende también de la frecuencia de emisión. Simmons *et al.* (1979) propusieron una clasificación para medir la intensidad de los llamados grabados en el campo, para murciélagos ubicados frente al micrófono, que se divide en tres categorías relacionadas con la distancia a la cual el murciélago puede ser detectado. Sin embargo, la

medición de este parámetro presenta un especial sesgo por el tipo de micrófono empleado, las variaciones climáticas de cada localidad y la subjetividad para medir las distancias y la direccionalidad de un individuo en vuelo libre (Griffin 1958; Novick 1977; Fenton 1982a).

### **Duración**

Las señales de ecolocalización de los murciélagos consisten de pulsos que van de menos de un milisegundo (ms) a aproximadamente 100 ms (Fenton *et al.* 1995). La duración de las señales (figura 3) varía dependiendo del tipo de señal que emiten las distintas especies de murciélagos. Es decir, las señales estructuradas por componentes CF o un intervalo estrecho de frecuencias de barrido (QFC) son de mayor duración que las señales de estructura FM. Idealmente, la duración puede ser medida durante la fase de búsqueda de los murciélagos ya que esta característica tiende a ser más variable en las otras fases. Este parámetro está influenciado por el intervalo de tiempo entre los pulsos y los ecos, es decir, la distancia entre el murciélago y los objetos (Fenton 1995).

### **Estructura armónica**

Los armónicos (cuadro 1 y figura 3) ofrecen información más detallada acerca del entorno debido a que incrementan la amplitud de banda de las señales (Simmons y Stein 1980). Las especies que forrajean en ambientes con alta densidad de obstáculos e intensidades relativamente bajas incluyen varios armónicos en sus llamados (Fenton 1982, 1990). Aunque en la estructura de estos los murciélagos pueden incorporar entre uno y cinco armónicos, no todas las especies los incluyen en sus emisiones (Hill y Smith 1984). Algunas especies ponen mayor energía en armónicos más bajos en la fase de búsqueda, pero emplean armónicos mayores cuando se encuentran cerca de la presa (Simmons 1979).

### **Ciclo de función**

El ciclo de función (*Duty cycle*) de un proceso sonoro indica la proporción de tiempo ocupado por el sonido emitido con respecto al silencio. Algunas especies de murciélagos emiten llamados separados por periodos breves de silencio. Estos presentan por lo tanto un ciclo de función alto, ya que el porcentaje de producción en el tiempo total del llamado es de 40 a 80% (Grinell 1995; Neuweiler 2000). Este sistema está adaptado para explotar el efecto Doppler (cuadro 1) de los ecos, generado por el revoloteo o aleteo de los insectos

(Moss y Schnitzler 1995). Las especies que lo utilizan toleran el traslape del pulso con el eco.

La mayoría de los microquirópteros emplean llamados separados por largos periodos de silencio cuyo porcentaje de emisión es de 4–20 %, por lo que poseen un ciclo de función bajo (Fenton 1995; Arita y Fenton 1997; Neuweiler 2000). Estas especies no toleran la transposición entre el pulso y el eco, por lo cual ajustan la duración de los pulsos de acuerdo a la situación en la cual se encuentran operando (Schnitzler 1987).

### **Tasa de repetición de pulsos**

La tasa a la cual los murciélagos producen los pulsos de ecolocalización varía con la situación en la que se encuentran. La tasa de repetición incrementa en murciélagos con ciclos altos y bajos en la persecución de presas, en las fases de aproximación y captura, al salir de una percha, en el aterrizaje, al maniobrar en espacios pequeños o al pasar a través de un camino con obstáculos (Novick 1977; Fenton 1982a). Las tasas bajas corresponden a murciélagos que vuelan en un camino sin obstáculos, en vuelo de búsqueda o casual, que han evitado un obstáculo aislado o que acaban de capturar un insecto (Novick 1977). Dado que los intervalos entre pulsos pueden ser de  $<5$  ms a  $>100$  ms, la tasa de repetición de pulsos puede tener valores de  $200\text{ s}^{-1}$  a  $10\text{ s}^{-1}$  (Fenton *et al.* 1995). La emisión de pulsos y por lo tanto la tasa de repetición están asociadas con el ciclo respiratorio, por lo cual esta característica se halla sincronizada con la frecuencia de aleteo en la fase de búsqueda. El incremento en la tasa requiere, por lo tanto, del aumento del número de pulsos por ciclo respiratorio (Novick 1977; Speakman y Racey 1991; Jones y Lancaster 1996).

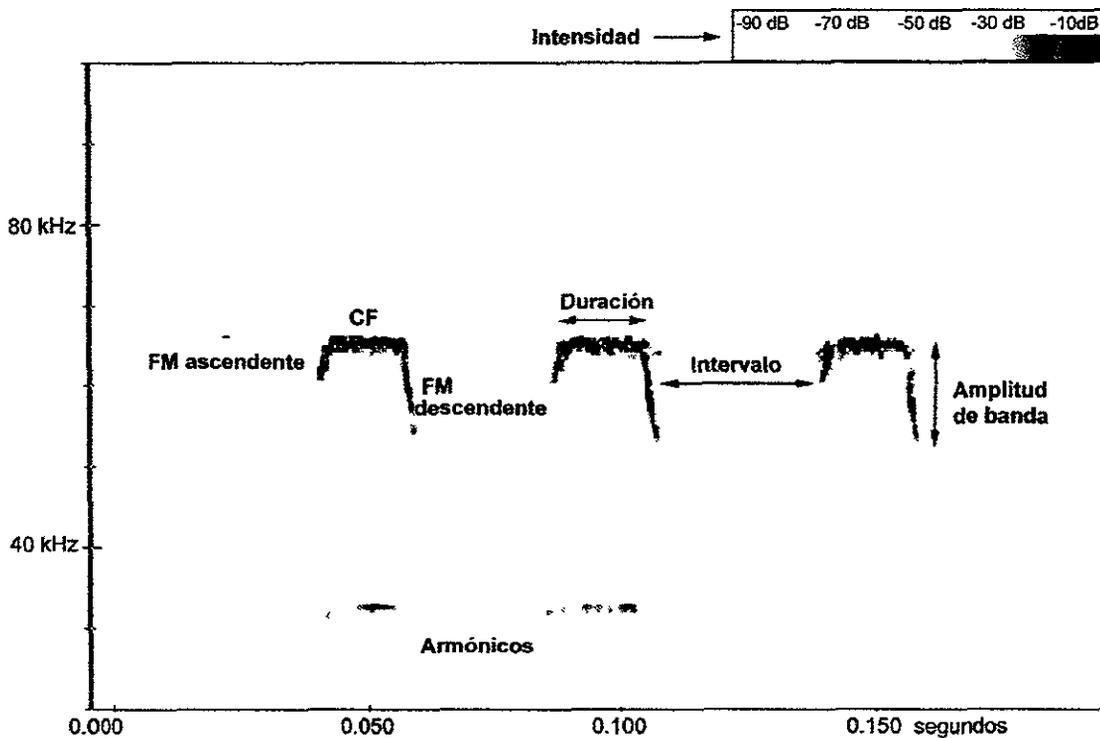


Figura 3. Sonograma (frecuencia contra tiempo) que muestra algunas de las características de los llamados de ecolocalización.

## EVOLUCIÓN DE LA ECOLOCALIZACIÓN EN MURCIÉLAGOS (MICROQUIRÓPTEROS) INSECTÍVOROS

Los murciélagos más antiguos que se conocen datan del Eoceno (Jepsen 1970; Habersetzer y Storch 1989) y Paleoceno (Stucky y MacKenna 1985). Las estructuras craneales, del oído interno y la morfología alar de estos fósiles, sugieren que en ese tiempo la ecolocalización y el vuelo ya se habían desarrollado plenamente (Novacek 1985; Habersetzer y Storch 1989; Arita y Fenton 1997), por lo cual esta evidencia no permite dilucidar el origen de la ecolocalización.

La teoría tradicional sobre filogenia de murciélagos ubica a los subórdenes Megachiroptera y Microchiroptera dentro del orden Chiroptera, con un origen monofilético (Fenton 1995). Existe otra hipótesis en la que se considera que los murciélagos son un grupo difilético, en donde Megachiroptera parece estar más estrechamente relacionado con el orden Primates y Microchiroptera con mamíferos del orden Insectivora (Pettigrew 1986 y 1991). La hipótesis monofilética ofrece dos posibilidades en cuanto a la aparición del sonar en murciélagos: a) que la ecolocalización es una característica ancestral, perdida en los megaquirópteros y readquirida en *R. aegyptiacus*, o b) que la

ecolocalización no es una característica ancestral y evolucionó independientemente en ambos subórdenes. La hipótesis difilética sólo considera la segunda alternativa (Fenton 1995). Ciertos estudios, sobre todo de sistemática molecular, favorecen inequívocamente la monofilia. Recientemente se dio a conocer evidencia genética de que las familias de microquirópteros que pertenecen a la superfamilia Rhinolophoidea son más cercanas a los megaquirópteros que a otras especies del suborden, lo cual implica que la ecolocalización se perdió durante la evolución de los megaquirópteros (Teeling *et al.* 2000).

### **Origen del vuelo y la ecolocalización**

Con respecto a la evolución del vuelo y la ecolocalización en murciélagos, la noción general es que estos surgieron a partir de un pequeño mamífero nocturno, arborícola, insectívoro, que poseía la habilidad de planear. Presentaba largos brazos y dedos, y emitía sonidos a manera de chasquidos de corta duración, banda amplia, múltiples armónicos y ciclo de función bajo (Simmons y Stein 1980; Fenton *et al.* 1995; Arita y Fenton 1997).

En cuanto al tiempo de aparición de ambas características existen dos hipótesis: la primera postula que el ancestro de los microquirópteros era un mamífero trepador que localizaba y capturaba artrópodos del sustrato. Éste planeaba y se orientaba por medio de la ecolocalización. Con el desarrollo del vuelo, perfeccionó la maniobrabilidad, lo cual le permitió capturar insectos voladores. Posteriormente se dio la sofisticación de la detección acústica para encontrar, capturar y evaluar las presas en el aire (Norberg 1990). La segunda hipótesis propone que la ecolocalización apareció antes que el vuelo, en un animal selvático de talla pequeña que localizaba sus presas desde una percha, en el cual se dio primeramente una transformación de señales débiles a fuertes, las cuales permitieron incrementar el intervalo operacional del animal y posteriormente se perfeccionó el vuelo maniobrable (Fenton *et al.* 1995). Las evidencias existentes sobre el tema permiten que ambas hipótesis sean posibles. Sin embargo, parece tener más fundamento la teoría que plantea la prioridad del vuelo sobre la ecolocalización. Es decir, dado el acoplamiento mecánico del vuelo y la ecolocalización, se considera que el perfeccionamiento de la detección acústica tuvo que haberse originado en un animal que ya presentaba un buen desarrollo del vuelo (Arita y Fenton 1997).

## ESTRUCTURAS INTERNAS Y EXTERNAS PARA LA ECOLOCALIZACIÓN EN MURCIÉLAGOS

### Producción de sonido

Los sonidos de ecolocalización de los microquirópteros son generados por la laringe. Las vocalizaciones son producidas cuando las cuerdas vocales se cierran y se estiran, bloqueando el tracto respiratorio. Una vez que el aire de los pulmones es exhalado bajo la presión causada por el tórax y el diafragma, las membranas vibran produciendo un sonido (Hill y Smith 1984; Altringham 1996).

Los murciélagos emiten sus sonidos a través de la boca o de los nostrilos. Aquellos que usan los nostrilos, como los miembros de la familia Phyllostomidae, poseen hojas nasales, compuestas por pliegues de piel y cartílago. La hoja nasal puede actuar como una antena acústica, que enfoca y dirige el sonido hacia el frente del murciélago. Algunas hojas pueden servir para proteger los oídos de los sonidos emitidos, lo cual incrementa la sensibilidad al sonido reflejado (Hill y Smith 1984; Grinell 1995; Altringham 1996).

### Estructuras del oído

El oído externo (*pinnae*) de los microquirópteros es de gran complejidad. En la mayoría tiene forma de embudo y es de gran tamaño. Muchos murciélagos presentan una estructura llamada trago, que parte de la base de la oreja, cuya utilidad es mejorar la direccionalidad y sensibilidad en la captación de ecos (Grinell 1995). El trago también protege los oídos de los pulsos emitidos a gran intensidad. Las orejas y el trago están dispuestos de tal forma que son más sensibles a ecos que llegan desde un ángulo de 30-40° a ambos lados de la boca, lo cual limita el campo receptivo al cono frontal de la cara. A través de la comparación de los ecos que llegan a los oídos, es posible producir una imagen estereofónica (Hill y Smith 1984; Altringham 1996).

El oído medio consta de un hueso timpánico que soporta la membrana timpánica y los huesecillos del oído medio (martillo, yunque y estribo). Los sonidos parten del oído externo, pasan a través del canal y hacen vibrar la membrana timpánica. Las vibraciones pasan por los huesecillos y llegan a la ventana oval. Las cavidades externa y media del oído están llenas de aire y la interna de líquido. En esta porción del oído se localizan los músculos tensor timpánico y estapedio, que modifica el ángulo con que el estribo se pone

en contacto con la ventana oval y su contracción disminuye la sensibilidad ante los pulsos auditivos (Hill y Smith 1984; Vaughan 1986; Grinnell 1995; Altringham 1996).

En el oído interno, se encuentra la cóclea o caracol. Ésta presenta claras especializaciones para el uso de frecuencias altas. La membrana basilar es delgada, con engrosamientos en el extremo basal (Henson 1970; Hill y Smith 1984; Grinnell 1995; Altringham 1996). La cóclea se encuentra suspendida en tejido conectivo y separada por senos sanguíneos o tejidos adiposos. Esto reduce la conducción de las vibraciones desde la laringe y las vías respiratorias hasta el oído interno, lo cual evita el autoensordecimiento (Hill y Smith 1984; Vaughan 1988; Neuweiler 2000).

Las vibraciones de la ventana oval se transmiten a lo largo del caracol, en donde los sonidos activan los cilios sensoriales de las células del órgano de Corti. Los impulsos eléctricos que provienen de las células receptoras, viajan a lo largo del nervio auditivo hacia el colículo inferior en el cerebro medio, donde tiene lugar el procesamiento inicial de la señal. Posteriormente pasa a la corteza auditiva, en donde se lleva a cabo su análisis (Grinnell 1995; Altringham 1996; Neuweiler 2000).

**Cuadro 1.** Algunos conceptos sobre física del sonido (Cromer 1974)

El **sonido** es una onda (longitudinal) de vibración que se transmite a través de los gases, líquidos y sólidos, cuya velocidad en el aire es de **340 ms<sup>-1</sup>**. Esta vibración posee forma de onda con sus respectivos picos y valles. Una de las maneras de medir el sonido es a través de la **frecuencia (F)** que es el número de oscilaciones que ocurren en un segundo, lo cual se expresa en ciclos por segundo o **Hertz (Hz)**. El intervalo de audición humana es de 20 Hz a 20 kHz. Por convención, aquellas frecuencias que se encuentren por encima de este intervalo se denominan **ultrasonidos** y las frecuencias que se hallan por debajo son llamadas **infrasonidos**. La **longitud de onda ( $\lambda$ )** del sonido, es la distancia lineal entre valles o crestas sucesivos en la onda. El **periodo** es el tiempo que transcurre entre dos crestas o valles y es el recíproco de la frecuencia. La **amplitud** se refiere a la cantidad de energía que contiene la onda y se representa como la altura por arriba y por debajo de una línea cero de referencia que divide en dos partes la onda y puede ser cuantificada midiendo la diferencia de presión entre la cresta y el valle. Esta medida de la presión causada por la onda de sonido cuando esta viaja a través del aire se expresa más comúnmente con **Newtons** sobre metro cuadrado (**N/m<sup>2</sup>**). La fuerza de un sonido puede expresarse como **intensidad** que es una medida física de la energía de un sonido y se expresa en decibeles (**dB**). Muchos murciélagos producen pulsos que cubren un intervalo de frecuencias a lo cual se le llama **amplitud de Banda**. Los sonidos generalmente están compuestos de varios elementos de diferente longitud de onda y amplitud. Los tonos puros son raros en la naturaleza y generalmente cada sonido tiene una **frecuencia fundamental**, que es la frecuencia más baja del sonido y todos los demás componentes de este complejo sonoro son llamados **sobretonos**. Si estos son múltiplos enteros de la frecuencia fundamental se les denomina **armónicos**. Cada uno tiene su propia amplitud, lo cual puede complicar la forma final de la onda. El **espectrograma** es una manera de representar la distribución de la energía entre las frecuencias de la señal. El **sonograma** es una representación gráfica de frecuencia contra tiempo.

**Efecto Doppler** es el cambio de la frecuencia resultante del movimiento de la fuente de sonido percibido por el receptor, lo cual causa la elevación del tono del sonido conforme la fuente se aproxima al receptor. Las diferencias en la frecuencia del eco y la señal original pueden ser utilizadas por los murciélagos para determinar el movimiento relativo del objetivo.

Las ondas de sonido reflejadas (es decir, que han cambiado su dirección al chocar con un objeto) en las superficies son denominadas **ecos** o **reverberaciones**. **Eco** es una reflexión discreta de un sonido desde alguna superficie a una distancia considerable. La **reverberación**, implica múltiples reflexiones de un sonido desde superficies que se encuentran a corta distancia de la fuente de sonido, por lo que los sonidos reflejados tienden a traslaparse y mezclarse con las señales originales

## OBJETIVOS DEL ESTUDIO

Vuelo de noche, duermo de día  
Nunca verás plumas en el ala mía  
Monika Beisner, *El libro de las adivinanzas*

---

### Objetivo general

Conocer y describir al nivel de especie los patrones generales de los llamados de ecolocalización de algunos murciélagos insectívoros de Yucatán.

### Objetivos particulares

- a) Obtener sonogramas y describir los parámetros sonoros, en cuanto a frecuencia, tiempo y estructura de los pulsos de ecolocalización, especialmente durante la fase de búsqueda, de la mayoría de las especies de murciélagos insectívoros aéreos de Yucatán
- b) Valorar la utilidad de los distintos parámetros para el reconocimiento de especies en vuelo libre a través de detectores de ultrasonidos.



abril y una de lluvias que comienza en mayo y termina en octubre (García 1988; INEGI 1993; Guerrero 1998). El estado está clasificado como predominantemente Aw<sub>0</sub>: cálido, el más seco de los subhúmedos, con lluvias en verano y alta incidencia de lluvias invernales, cuya temperatura media anual está entre 24.5-27.5° C (García 1988). La precipitación varía de 800-1200 mm y su promedio anual lo hace desde 469 mm hasta 1200 mm, a manera de gradiente que aumenta de noroeste a sureste.

### **Vegetación**

Antiguamente, el estado se componía principalmente de bosque tropical caducifolio y subcaducifolio, los cuales se extendían por cerca de 30% de la superficie del estado (Rzedowski 1990; Ibarra 1996). Se han reportado además 9 tipos de vegetación, que comprende selva baja caducifolia, selva mediana subperennifolia, vegetación de dunas costeras, manglar, petenes, tulares y vegetación secundaria (Rzedowski 1978). En cuanto a diversidad florística, se han registrado 1120 especies, distribuidas en 26 familias (INEGI 1993; Guerrero 1998), con un endemismo de 17%, para la península de Yucatán (Rzedowski 1978; Flores-Villela y Gerez 1994; Flores 1999). Actualmente más de la mitad de la vegetación original ha sido modificada a causa de actividades humanas, como la agricultura y la ganadería (Flores Villela y Gerez 1994).

### **Fauna**

Debido a que la fisiografía del estado de Yucatán es muy homogénea, la diversidad  $\beta$  en la región es baja (Arita y Rodríguez en prensa). La composición de especies animales de Yucatán es casi la misma que la de los estados de Quintana Roo y Campeche, puesto que los tres poseen gran similitud en cuanto a tipos de vegetación y hábitats. El estado ocupa el lugar 18 en cuanto a diversidad de vertebrados en Mesoamérica y la posición 23 de endemismo en el país (Flores-Villela y Gerez 1994). Existen 164 especies de reptiles y 430 de aves. La mastofauna, presenta una diversidad moderada con 58 especies de mamíferos no voladores y 31 de murciélagos (Arita 1992).

### **SITIOS DE MUESTREO**

De los siete sitios en los que se llevó a cabo la toma de datos, cuatro pertenecen a la ciudad de Mérida y los otros cinco se encuentran fuera de ella, en zonas aledañas. Las localidades

de muestreo poseen gran actividad de murciélagos insectívoros por la presencia de cuerpos de agua que les ofrecen la oportunidad de forrajear y beber. También se tomaron datos en sitios cercanos a los refugios de algunas especies (tabla 1). A continuación se describen brevemente las características de las localidades.

### **Localidades donde se obtuvieron grabaciones en condiciones naturales**

*Alberca del Hotel Hacienda Inn, Mérida.* Está ubicada en medio de un área despejada, libre de árboles u otros obstáculos. La alberca, semiovalada, mide 5 × 22 m. En un radio aproximado de 5 m se encuentran algunos árboles frutales, palmas y arbustos ornamentales y el suelo está cubierto por césped. Posee alumbrado artificial en los alrededores y una densidad considerable de insectos voladores (tabla 1).

*Lago artificial del jardín botánico del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY).* Es una zona con alta densidad de árboles de aproximadamente 6 m de altura y gran cantidad de vegetación herbácea. El cuerpo de agua es artificial, poco profundo y de color verdoso debido a la alta densidad de algas y sedimentos. Dentro de la poza habitan plantas acuáticas, arbustos, peces y anfibios. Los insectos voladores se encuentran en alta densidad, la cual aumenta considerablemente en la época de lluvias. El lago halla cubierto parcialmente por las copas de algunos árboles. Se aprecia poca luz artificial en los alrededores, aunque se percibe el resplandor de las luces de la ciudad de Mérida (tabla 1).

*Cenote Dzityá.* Este pequeño cenote tiene un perímetro de 25 m y el nivel del agua se encuentra a 70 cm por debajo de la orilla rocosa. El agua está limpia en la temporada de lluvias o contaminada con desechos plásticos y aceite en época de secas. En su interior hay peces y anfibios. La vegetación de los alrededores se conforma principalmente por leguminosas como acacias, gramíneas y algunas cactáceas. El cenote se halla prácticamente descubierto. No hay alumbrado en el sitio. Se observó alta densidad de insectos voladores (tabla 1).

*Poza del club campestre de Mérida.* Ésta es una zona muy amplia con grandes extensiones de césped y algunas zonas arboladas, cuyas copas están a una altura de 12 m aproximadamente. El cuerpo de agua que posee es artificial, poco profundo, además de turbio y fangoso; sus dimensiones son 16 × 56.30 m. Esta área se halla descubierta y libre de obstáculos, aunque en uno de sus extremos se encuentran algunos árboles que cubren ligeramente la poza. Presenta una densidad de insectos considerablemente alta, con

predominio de polillas, lo cual se debe a que en los alrededores hay luz artificial proveniente de lámparas que alumbran las canchas de tenis (tabla 1).

### Localidades donde se capturaron individuos para efectuar grabaciones en cautiverio

*Alrededores de la ciudad de Tekax.* Zona de selva baja altamente perturbada. En las cuevas que se hallan en este sitio, se colectaron ejemplares de *Mormoops megalophyla*, *Natalus stramineus*, *Pteronotus davyi* y *P. parnellii* y se grabaron algunas secuencias de *Peropteryx macrotis* y *Pteronotus parnellii* en los alrededores.

*Cueva de Oxkutzkab.* Se encuentra a 1.5 km del pueblo de Oxkutzkab. Es una zona plana con vegetación propia de matorral, debajo de la cual se encuentra una pequeña cueva en donde se capturaron murciélagos de la especie *Peropteryx macrotis*. También se realizaron grabaciones en un área cercana (tabla 1).

*“Casa del Gobernador” en la zona arqueológica de Uxmal.* En la parte alta de esta construcción de roca caliza se encuentra una colonia de molósidos de la especie *Nyctinomops laticaudatus*. Los ejemplares fueron capturados y grabados tanto en cautividad como recién liberados (tabla 1).

**Tabla 1.** Sitios de muestreo, su ubicación geográfica y las especies más comúnmente encontradas en cada uno de ellos.

Sitio	Ubicación	Características generales	Especies comunes
CICY	21° 0' 44" N, 89° 38' 21" O	Cuerpo de agua artificial	<i>Lasiurus ega L. intermedius</i> , <i>Pteronotus davyi</i> , <i>Eptesicus furinalis</i> y <i>Rhogeessa aeneus</i>
Hotel Hacienda Inn	20° 56' 54" N, 89° 39' 07" O	Cuerpo de agua artificial	<i>Molossus rufus</i> , <i>M. sinaloe</i> , <i>Eumops sp.</i> , <i>Lasiurus ega</i> , <i>Pteronotus davyi</i>
Club Campestre	20° 56' 54" N, 89° 39' 07" O	Cuerpo de agua artificial	<i>Molossus rufus</i> , <i>M. sinaloe</i> , <i>Lasiurus ega</i> , <i>Eptesicus furinalis</i> , <i>Rhogeessa aeneus</i> , <i>Eumops sp.</i>
Cenote Dzityá	21° 03' 17" N, 89° 40' 45" O	Cuerpo de agua natural	<i>Eptesicus furinalis</i> , <i>Lasiurus ega</i> , <i>Rhogeessa aeneus</i> , <i>Pteronotus parnellii</i> , <i>P. davyi</i>
Tekax	20° 14' N, 89° 13' O	Cueva	<i>Peropteryx macrotis</i> , <i>Mormoops megalophyla</i> , <i>Natalus stramineus</i> , <i>Pteronotus davyi</i> , <i>P. parnellii</i>
Oxkutzkab	20° 17' 26" N, 89° 25' 19" O	Cueva	<i>Peropteryx macrotis</i>
Casa del Gobernador	20° 21' 33" N, 89° 11' 42" O	Zona arqueológica	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>

## LOS MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS DE YUCATÁN

Generalmente los murciélagos juegan a ser mafiosos, aprovechando que sus alas parecen una gabardina, pero quién sabe por qué, Policarpo prefería ser apache. Aullando perseguía a las polillas entre la bruma y las cazaba con un flechazo de su lengua...

Alberto Forcada, *El amor de Policarpo*

Como se mencionó anteriormente, en Yucatán existen 31 especies de murciélagos distribuidas en 7 familias (Arita 1997; Arita y Vargas 1995), de las cuales 20 son insectívoros y están representadas en 6 familias, lo cual implica que los murciélagos con estos hábitos de forrajeo representan 64.5% del total de especies de quirópteros en el estado.

**Cuadro 2.** Las especies de murciélagos insectívoros de Yucatán. (Nomenclatura de Arita y Ceballos 1997; clasificación de los hábitos de forrajeo según Arita 1997).

<b>Emballonuridae</b>	
<i>Peropteryx macrotis</i> (Wagner 1843)	Insectívoro aéreo
<i>Saccopteryx bilineata</i> (Temminck 1838)	Insectívoro aéreo
<b>Molossidae</b>	
<i>Eumops bonariensis</i> (Peters 1864)	Insectívoro de vuelo rápido
<i>Eumops glaucinus</i> (Wagner 1843)	Insectívoro de vuelo rápido
<i>Molossus sinaloe</i> J.A. Allen 1906	Insectívoro de vuelo rápido
<i>Molossus rufus</i> E.Geoffroy 1805	Insectívoro de vuelo rápido
<i>Promops centralis</i> Thomas 1915	Insectívoro de vuelo rápido
<b>Mormoopidae</b>	
<i>Mormoops megalophylla</i> (Peters 1864)	Insectívoro aéreo
<i>Pteronotus dawyi</i> Gray 1838	Insectívoro aéreo
<i>Pteronotus parnellii</i> (Gray 1843)	Insectívoro aéreo
<b>Natalidae</b>	
<i>Natalus stramineus</i> Gray 1838	Insectívoro aéreo
<b>Phyllostomidae</b>	
Phyllostominae	
<i>Micronycteris microtis</i> (Gray 1842)	Insectívoro de sustrato
Phyllostominae	
Phyllostomini	
<i>Mimon bennettii</i> (Gray 1838)	Insectívoro de sustrato
Vampyrinae	
<i>Chrotopterus auritus</i> (Peters 1856)	Insectívoro de sustrato
<b>Vespertilionidae</b>	
<i>Eptesicus furinalis</i> (D'Orbigny 1847)	Insectívoro aéreo
<i>Lasiurus blossevillii</i> (Lesson y Garnot 1826)	Insectívoro aéreo
<i>Lasiurus ega</i> (Gervais 1856)	Insectívoro aéreo
<i>Lasiurus intermedius</i> H. Allen 1842	Insectívoro aéreo
<i>Myotis keaysi</i> J. A. Allen 1914	Insectívoro aéreo
<i>Rhogeessa aeneus</i> Goodwin 1958	Insectívoro aéreo

## LOS MURCIÉLAGOS INSECTÍVOROS, EL VUELO Y LA ECOLOCALIZACIÓN

Norberg y Rayner (1987) determinaron la existencia de una variedad de estrategias de forrajeo utilizadas por los murciélagos insectívoros, las cuales están relacionadas con el diseño de los distintos sistemas de ecolocalización. Casi todas las especies de murciélagos dan preferencia a áreas con ciertas características para alimentarse (Schnitzler y Kalko 1998), las cuales están determinadas por limitaciones ecológicas (Neuweiler 1989). El diseño del sonar también está correlacionado con el tipo de hábitat principal del murciélago, el patrón de vuelo y la morfología alar (Aldridge y Rautenbach 1987; Norberg y Rayner 1987). En trabajos anteriores, los murciélagos insectívoros del estado se han dividido en categorías en relación con sus hábitos de forrajeo como sigue (Arita 1997; Guerrero 1998; cuadro 2):

- 1) **Insectívoros de sustrato.** Se refiere a las especies que capturan insectos de la superficie de las hojas, de la corteza de los árboles o del suelo.
- 2) **Insectívoros aéreos que forrajean cerca del sustrato.** Los representantes de esta categoría son los murciélagos que se alimentan de insectos capturados en el aire, los cuales poseen alta maniobrabilidad para perseguir y capturar sus presas.
- 3) **Insectívoros aéreos de vuelo rápido o espacio abierto.** Estos murciélagos vuelan en sitios abiertos a gran altura y velocidad. Las especies de la familia Molossidae representan esta categoría.

Del total de especies de murciélagos, se grabaron, analizaron y describieron los llamados de ecolocalización de 14 de ellas (tabla 2), correspondientes a las segunda y tercera categorías de forrajeo (diez y cuatro especies, respectivamente). Se excluyen por lo tanto, los murciélagos insectívoros de sustrato, debido a la dificultad para detectar sus llamados de ecolocalización con los detectores utilizados, pues sus llamados son de baja intensidad.

Otras clasificaciones útiles para dividir las especies de murciélagos insectívoros incluyen el diseño alar y de ecolocalización (Simmons y Stein 1980; Norberg y Rayner 1987), así como la conducta de forrajeo en la fase de búsqueda en distintos hábitats (Neuweiler 1989; Schnitzler y Kalko 1998). En este contexto, las especies utilizadas para este estudio pueden subdividirse en tres subcategorías. Dos de estas pertenecen a la categoría 2 y una a la 3 (Norberg y Rayner 1987; Neuweiler 1989; Schnitzler y Kalko 1998):

## 2) Insectívoros aéreos

### a) Comportamiento de forrajeo en espacios con interferencia u obstáculos

Muchos vespertiliónidos y algunos mormópidos cazan insectos en espacios abiertos cerca del dosel, a lo largo de bordes de bosque, parques y en sitios próximos a construcciones y en torno a lámparas de la calle. Su sistema de ecolocalización no tolera la sobreposición del pulso emitido con el eco. Los pulsos son generalmente de banda de frecuencias ancha, cuyo patrón normalmente es FM-QFC (Vespertilionidae) o QFC-FM (Mormoopidae), de duración intermedia (3-10 ms) y frecuencia media (30-60 kHz aprox.). El componente FM presenta una modulación lineal del periodo con respecto al tiempo, que en el sonograma aparece con forma curvilínea (Guillén 1996). Generalmente producen una señal por aleteo y el intervalo entre pulsos es de 80–120 ms. Algunos vespertiliónidos pueden cambiar la estructura de los llamados si se encuentran volando en un espacio abierto, reduciendo la amplitud de banda de las señales. Estos murciélagos presentan tanto carga alar como coeficiente de aspecto altos (Norberg y Rayner 1987; Neuweiler 1989; Schnitzler y Kalko 1998; tabla 2 y figura 5).<sup>2</sup>

### b) Comportamiento de búsqueda en espacios con alta densidad de obstáculos

Estas especies persiguen insectos voladores alrededor del dosel y dentro del follaje denso. En esta situación la maniobrabilidad está limitada, por lo que deben detectar con exactitud los obstáculos para evadirlos. Algunas especies emiten señales que incluyen un componente CF largo seguido por uno FM y otras emplean pulsos FM de amplia banda. Las especies del tipo CF largo-FM, emiten llamados de larga duración (aproximadamente de 10-100 ms), con frecuencias mayores a 30 kHz en el componente CF. Este tipo de sistema tolera el solapamiento de pulsos y ecos. Dependiendo de la distancia de los objetivos, los murciélagos emiten una señal o grupos de dos o más señales por aleteo. Los rinolófidos y un mormópido (*P. parnellii*) hacen uso de estos llamados y presentan baja carga alar con vuelo lento y alta maniobrabilidad (Norberg y Rayner 1987; Neuweiler 1989; Schnitzler y Kalko 1998).

---

<sup>2</sup> La carga alar es un índice que mide la fuerza por unidad de área que las alas deben soportar durante el vuelo, definido por el peso dividido entre el total del área alar. Determina la velocidad y, por lo tanto, las características del vuelo. El cociente o coeficiente de aspecto es una medida dimensional que refleja la forma de las alas y se define como la longitud del ala en su principal anchura. Este valor mide la eficiencia aerodinámica del vuelo. Para mayor información ver Aldridge 1986; Norberg y Rayner 1987. (Información tomada de Guerrero 1998).

Las especies del tipo FM emiten llamados de corta duración (1-3 ms), amplia banda, estructura uni o multiarmónica y baja intensidad (murciélagos susurradores). La mayor parte de estos son insectívoros de sustrato, las cuales poseen carga alar, coeficiente de aspecto bajos y puntas de las alas redondeadas, todo lo cual puede ser identificado como adaptaciones para vuelo lento y maniobrable dentro de zonas de alta interferencia (Norberg y Rayner 1987; Neuweiler 1989; Schnitzler y Kalko 1998; tabla 2 y figura 5).

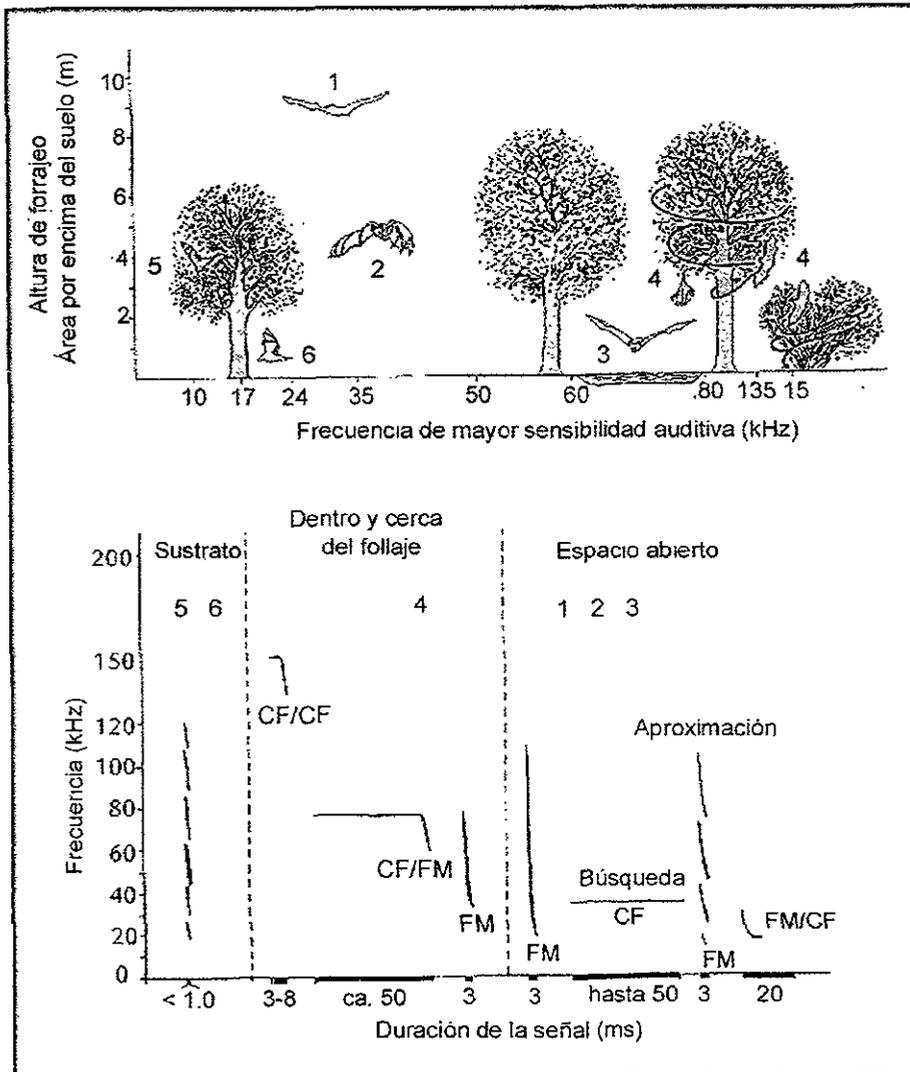
### 3) Insectívoros de vuelo rápido

#### *a) Comportamiento de forrajeo en espacios sin obstáculos*

Muchas especies de molósidos, embalonúridos y vespertiliónidos vuelan a gran velocidad ( $9-15 \text{ ms}^{-1}$ ) en la fase de búsqueda y persiguen insectos voladores por arriba del dosel, en la ausencia de obstáculos. Estos murciélagos deben cubrir grandes áreas para localizar suficientes presas. Las señales de búsqueda que emplean son de banda estrecha y larga duración (8-25 ms), con componentes CF largos o de duración intermedia y segmentos FM iniciales, finales o ambos y frecuencias bajas o medias (10 kHz a 60 kHz). La tasa de repetición es baja y está correlacionada con el aleteo, en una proporción de una emisión por dos o tres aleteos, por lo que el espacio entre los pulsos es largo. Las señales de frecuencia baja y larga duración están adaptadas para la detección de insectos a grandes distancias, mientras que las señales cortas de frecuencias más altas, pueden detectar insectos pequeños que se encuentren más cerca (Barclay 1986). Este diseño de llamado se relaciona con carga alar y coeficiente de aspecto altos (Norberg y Rayner 1987; Neuweiler 1989; Schnitzler y Kalko 1998; tabla 2 y figura 5).

**Tabla 2.** Hábitos de forrajeo y características teóricas de los llamados de ecolocalización de las especies con las que se llevó a cabo este trabajo

Hábitat	Hábito	Tipo de señal	Especies
Espacio abierto	Vuelo rápido	Banda estrecha (QCF), larga duración, baja tasa de repetición y largo tiempo entre pulsos. Baja frecuencia	<i>Molossus ater</i> , <i>M. sinaloe</i> , <i>Eumops glaucinus</i> , <i>E. bonariensis</i> , <i>Nyctinomops laticaudatus</i> , <i>Peropteryx macrotis</i>
Espacio con obstáculos	Aéreo	Estructura FM/ CF o CF/FM. Corta a media duración, tasa de repetición y tiempo entre pulsos intermedios. Frecuencia baja a media	<i>Lasiurus ega</i> , <i>L. intermedius</i> , <i>Eptesicus furinalis</i> , <i>Myotis keaysi</i> , <i>Rhogheessa aeneus</i> , <i>Pteronotus davyi</i> , <i>Mormoops megalophylla</i>
Espacio con alta densidad de obstáculos	Aéreo	CF largo/FM. Larga duración, alta tasa de repetición y frecuencia media, alta intensidad FM, corta duración, baja intensidad, multiarmónicos.	<i>Pteronotus parnellii</i>  <i>Natalus stramineus</i>



**Figura 5.** Representación esquemática de la correspondencia existente entre 6 diferentes hábitats de forrajeo (1-6) y las frecuencias de máxima audición de los murciélagos que los explotan (arriba). En la gráfica de abajo se muestran sonogramas de llamados de ecolocalización típicos utilizados en las áreas de forrajeo por diferentes especies de murciélagos. De izquierda a derecha, la especie que ejemplifica las señales emitidas para el forrajeo de sustrato (5, 6) es *Myotis nattereri* y *Megaderma lyra*; los murciélagos que representan el forrajeo cerca y entre la vegetación (4) son *Rhinolophus rouxi* e *Hipposideros sp* y las especies que se alimentan en espacios abiertos (1-3) son: *Myotis myotis*, *Rhinopoma hardwickei* (búsqueda y aproximación) y *Tadarida macrotis*. (Figura tomada de Neuweiler 2000)

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Vio al murciélago atravesando el aire con sus alas y le oyó cantar una canción chillona... El murciélago seguía volando por encima de su cabeza. – Mira a tu alrededor – le dijo, mira arriba, mira abajo.*

*Orejitas miró a su alrededor pero no vio nada excepto al propio murciélago, batiendo sus alas aterciopeladas...*

William Mayne, *El ratón que voló.*

Para este trabajo, se realizaron grabaciones de individuos que ecolocalizaban volando en condiciones naturales o cautivos en espacios cerrados.

La detección y el registro de los llamados de ecolocalización de las distintas especies de murciélagos se realizaron con un detector de ultrasonidos Petterson Elektronik AB Modelo D 980, Uppsala, Suecia (figura 6), que posee un micrófono de capacitancia sólida dieléctrica con un pre amplificador. El detector está equipado con tres sistemas de transformación de ultrasonidos a sonidos audibles (cuadro 3).

### Cuadro 3. Los tres sistemas de transformación de ultrasonidos del D980.

**División de frecuencias.** Es un sistema de banda amplia en el cual, la frecuencia del ultrasonido es transformada en un factor de división constante (10 o 20, seleccionable en el aparato). Con este sistema es posible monitorear continuamente las ondas electromagnéticas en un intervalo de 10-200 kHz. Puede ser de gran utilidad para estudios exploratorios en cualquier lugar.

**Heterodino.** Es un sistema de banda estrecha en el que se selecciona un intervalo limitado de frecuencias para transformarlo a frecuencias audibles. Permite la detección de señales débiles debido al bajo nivel de ruido existente en un intervalo pequeño de frecuencias. La amplitud de banda a la que se utilizó este sistema fue de 10 kHz (cinco kHz por arriba y cinco debajo de la frecuencia central). Este sistema es más útil cuando se buscan especies con frecuencia de emisión conocida. Además, permite obtener información aproximada sobre las frecuencias de los pulsos en el campo y en tiempo real, lo cual facilita la identificación de especies *in situ*.

**Expansión de tiempo:** en este sistema se graban las señales en una memoria digital y se reproducen a una velocidad reducida (el D980 permite elegir un factor de expansión de 10 o 20). El detector esta equipado con una memoria de almacenamiento de 3 o 12 segundos de sonido y tiene un intervalo de detección que va de 15 a 150 kHz.

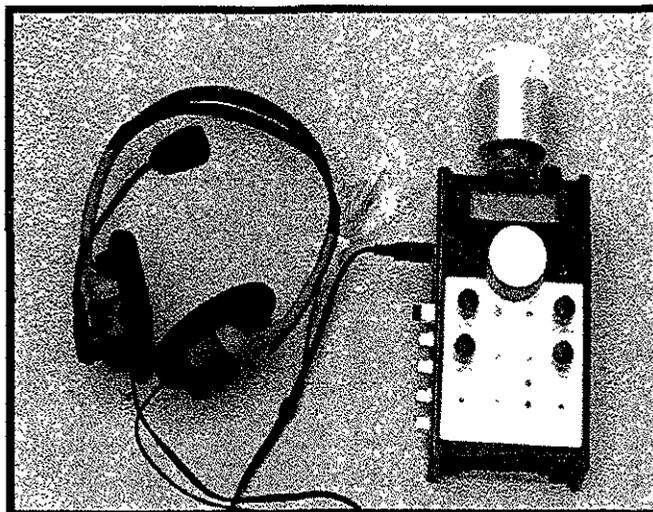


Figura 6. Detector de ultrasonidos Petterson Elektronik AB, modelo D 980.

Para registrar los sonidos transformados, se utilizó la grabadora SONY Walkman Professional WM-D6C). Para el análisis de las grabaciones se empleó el programa procesador de sonido Bat-Sound Analysis (versión 1.3.1 de Petterson AB, Uppsala, Suecia) con una velocidad de muestreo de 44,100 muestras por segundo, una ventana de análisis FFT Hanning y el modo monoaural.

### **Obtención de grabaciones de secuencias de ecolocalización**

#### **a) En condiciones naturales:**

Las grabaciones se obtuvieron en cinco diferentes salidas al estado de Yucatán, cada una de diez días en promedio, las cuales se llevaron a cabo en marzo de 1997, octubre de 1998 y marzo, mayo y septiembre de 1999.

Para la captura de muestras, se escuchaba a través del detector, sintonizando desde 15 kHz hasta 150 kHz con el sistema heterodino y en ocasiones con división de frecuencias (cuadro 3). Cuando se detectaba algún sonido y observaba el murciélago correspondiente en el aire, se efectuaba la grabación con el sistema de expansión de tiempo en el factor 10 del detector. Normalmente se eligió un tiempo de grabación de tres segundos. Esta información fue almacenaba en cassettes convencionales. A continuación se registraba un comentario que indicaba la hora, sitio y la posible especie de la que se trataba, así como las condiciones de grabado y la actividad del murciélago en cuestión.

En los sitios de muestreo con cuerpos de agua, se colocaron redes de niebla de 6, 9 y 12 m de ancho, con el fin de corroborar la identidad de las especies. Los individuos

capturados en las redes fueron llevados a espacios cerrados para grabarlos en los encierros. No en todos los casos fue posible lograr grabaciones tanto de cautiverio como de campo. Algunos ejemplares, sin embargo, fueron capturados inmediatamente después de obtener una grabación de sus llamados, lo cual permitió verificar la correspondencia de dicho sonido con cierta especie e identificar posteriormente los llamados de otros individuos.

Las grabaciones de ultrasonidos y el trampeo con redes se efectuaron cada día desde antes del atardecer astronómico, durante el cual los murciélagos comienzan a salir de sus refugios para alimentarse. La hora del atardecer varía dependiendo de la estación del año (17:30-19:00 hrs). En promedio, el proceso de muestreo tuvo una duración de tres horas cada día, ya que pasado este tiempo se observó una disminución notable de la actividad de los murciélagos.

#### **b) En cautividad**

Las grabaciones realizadas en espacios cerrados sirvieron para dos fines. En primer lugar, se utilizaron para obtener registros de aquellas especies que no se detectaron en el campo. En segundo lugar, sirvieron para confirmar la asociación entre sonido y especie en las grabaciones de campo. No todos los sonidos pudieron ser corroborados de esta forma, ya que para hacerlo era necesario capturar por lo menos un individuo de cada especie y, además, el ejemplar tenía que ser capaz de emitir sonidos dentro del encierro. Eso no es posible ya que algunas especies, debido a sus hábitos de vuelo y forrajeo, no emiten sonidos en áreas cerradas y pequeñas. Asimismo el estrés al que están sometidos en cautividad puede impedir que produzcan señales. En ciertos casos se observó que algunas características de los pulsos cambiaban entre las grabaciones de campo y las de laboratorio. Esto fue evidente, por ejemplo, en el intervalo de tiempo entre los pulsos, la duración e incluso, en determinadas especies, la forma de los mismos. Por lo tanto solo algunas especies arrojaron datos útiles en esta situación.

Una vez capturados los murciélagos en las cuevas y refugios, se procedió a llevarlos a un cuarto de ca.  $5 \times 4 \times 2.5$  m, o a un salón de mayor tamaño ubicado en el CICY cuyas medidas son de kha.  $10 \times 5 \times 4$  m y que funcionó como jaula de vuelo. Dentro de los cuartos, los murciélagos fueron soltados y mientras estos volaban, se grabaron sus emisiones con el detector. En algunos casos fue posible grabarlos cuando emprendían el

vuelo al momento de su liberación en el campo abierto (secuencias de individuos recién liberados). En la mayoría de los casos, se efectuó una grabación por cada individuo capturado.

### **Trabajo de laboratorio**

Los registros provenientes del campo fueron transferidos de la grabadora al programa Bat Sound para efectuar el análisis de los llamados.

En este trabajo se definió llamado de ecolocalización como una serie de patrones de sonido repetitivos emitidos por el murciélago, a los cuales se les denomina pulsos (Herr *et al.* 1999). Al conjunto de pulsos analizados que permiten llevar a cabo la caracterización de la especie se le llamó secuencia.

Para la descripción se descartaron todos aquellos sonidos que contuvieran sólo la fase terminal o de aproximación, con interferencias considerables, grabaciones donde convergían dos o más especies y sonidos débiles o distorsionados, en los que el animal se encontraba a gran distancia del detector. Así, se analizaron únicamente secuencias que contuvieran la fase de búsqueda de los llamados que, según el límite establecido por Fenton y Bell (1981), se extiende hasta 10 pulsos antes de un tren de alimentación.

Las secuencias elegidas, en la mayoría de los casos, fueron de sitios o en su defecto de fechas diferentes, procurando con esto que no pertenecieran al mismo individuo, excepto en el caso de las secuencias registradas en cautividad.

Para efectuar la caracterización de los llamados, se utilizaron parámetros descriptivos tanto cualitativos como cuantitativos. Dentro de los primeros se observó la forma del llamado, es decir, el arreglo de los componentes de frecuencia características de cada especie (distribución y orden de los componentes CF Y FM) y la determinación de un armónico con la máxima energía. Estas características fueron analizadas con base en los sonogramas correspondientes. Dentro de los parámetros cuantitativos, se obtuvieron los siguientes:

a) *Frecuencia pico*. Es aquella en que se encuentra la mayor amplitud o energía a lo largo de los pulsos y corresponde con los picos mostrados en las gráficas de espectro acumulado para cada uno de los pulsos. Está expresada en kilohertz (kHz).

b) *Número de armónicos visibles en el sonograma*. Se obtiene a partir del sonograma o en el espectro acumulado, en los picos sucesivos que aparecen en la gráfica.

c) *Frecuencias mínima y máxima de cada pulso, en kHz.* Se obtiene colocando el cursor en cada una de los pulsos de las secuencias, en las partes inferior o superior del mismo, respectivamente. Dado que es una imagen espectral, esta medida es una aproximación.

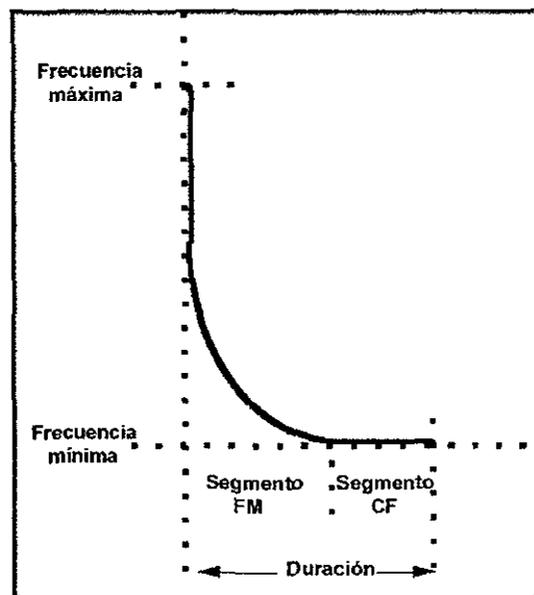
d) *Duración de los pulsos, expresado en milisegundos (ms).*

e) *Tiempo transcurrido entre los pulsos o intervalo, en ms.* Esta medida se puede obtener a partir del sonograma o haciendo una sustracción del inicio del pulso posterior del inicio del pulso anterior.

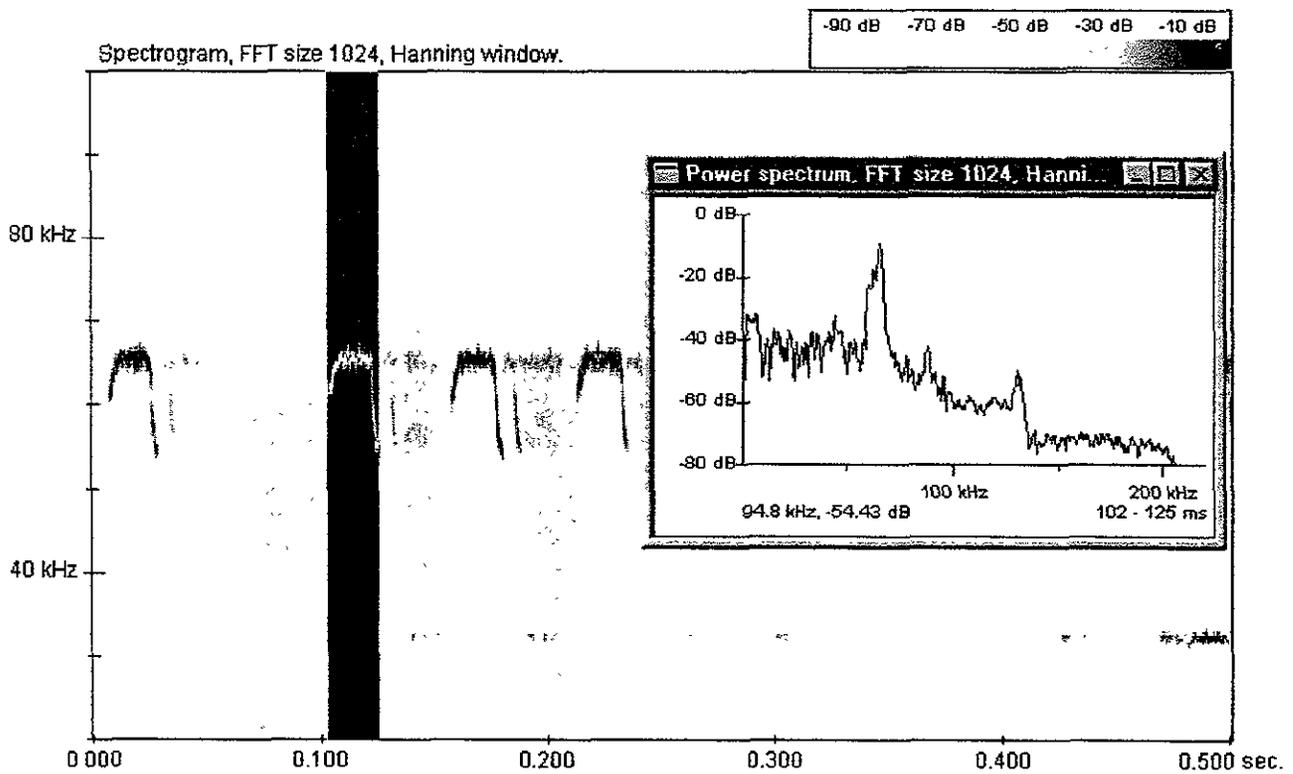
f) *Tasa de repetición.* Representa el número de pulsos efectuados en la unidad de tiempo ( $\text{seg}^{-1}$  o Hz). Es el inverso del intervalo entre pulsos.

g) *Ciclo de función.* Valor que indica el porcentaje de tiempo neto de emisión de pulsos, dentro del tiempo total de la secuencia.

En todos los parámetros cuantitativos se calculó  $\bar{X} \pm SD$  (desviación estándar) para cada secuencia.



**Figura 7.** Esquema que muestra algunos de los componentes que se midieron por pulso en donde se representan las frecuencias máxima y mínima, el segmento de frecuencia modulada (FM); el segmento de frecuencia constante (CF) y la duración del pulso (Dur). (esquema tomado de Herr *et al.* 1999).



**Figura 8.** Espectrograma que muestra una secuencia analizada, y el espectro de poder correspondiente a un pulso del llamado. A la derecha se observa un espectro de poder, que indica las zonas de mayor intensidad de cada pulso (frecuencia de máxima energía), así como la presencia de armónicos.

## RESULTADOS

...El rebote mudo, de sus mudos ecos  
llega a sus oídos, detectando, presto,  
obstáculos mudos que acechan arteros;  
rutas infalibles y rumbos perfectos  
que guían precisos el grato alimento...

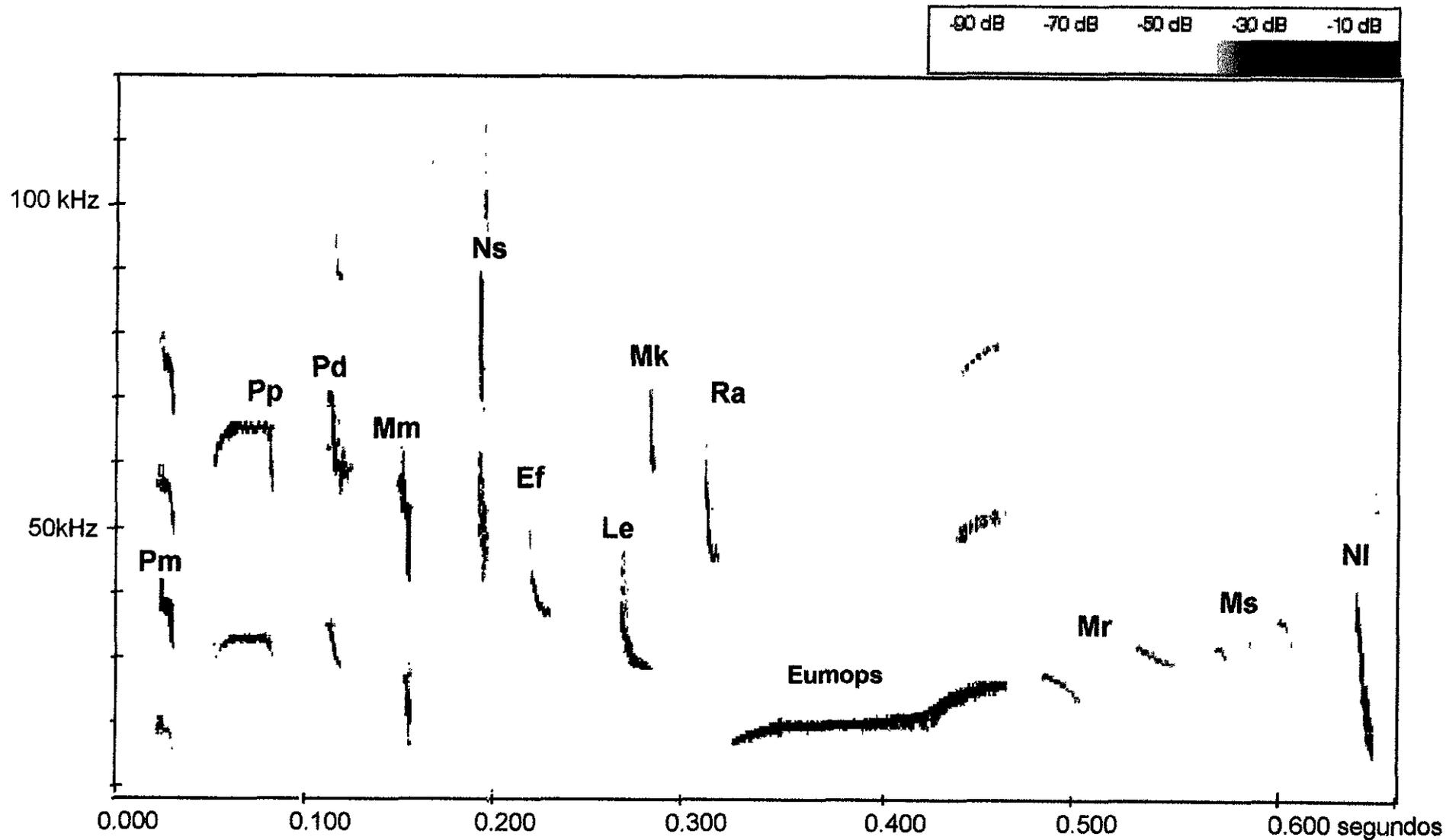
Noel González Gotera. *Murciélagos buenos*

---

---

### RESULTADOS GLOBALES

Se describieron los llamados de ecolocalización de 13 especies más un género de murciélagos cuyas especies no pudieron ser discriminadas (tabla 3, figura 9). Las frecuencias a las que emiten sus llamados se encuentran en un intervalo de 20 a 71 kHz en los armónicos con máxima energía. Los pulsos de las diversas especies presentaron de uno a cinco armónicos. Al dividir las especies por categoría en cuanto a las frecuencias empleadas, se observan ciertos intervalos "preferenciales". Cinco de las trece especies (no se considera a *N. stramineus* debido a que no se determinó una frecuencia predominante en sus llamados) emiten pulsos cuyas frecuencias con la máxima energía se encuentran entre los 30 y los 40 kHz (tabla 3). Las otras dos categorías más representadas en cuanto a frecuencias de ecolocalización son las de 20-30 kHz y 60-70 kHz con tres especies cada una. Once de las trece especies presentan ciclo de función bajo, mientras que *Pteronotus parnellii* y las especies de *Eumops* exhiben altos porcentajes de emisión de pulsos. La mayor parte de las especies emite pulsos de corta duración, que puede ir de 2 a 10 ms. Dos especies emiten pulsos con una duración de 12-25 ms y *Eumops* presenta pulsos de 85 ms. La forma de los sonidos es altamente variable, aunque predominó la presencia de un componente FM con barridos descendentes en trece de las especies, acompañado por componentes cortos de frecuencia constante y sólo una especie empleó pulsos FM, compuestos principalmente por un barrido ascendente. Existen cuatro especies en las que predomina el componente CF en los llamados, que normalmente poseen larga duración con componentes de FM al principio y/o final de los pulsos. Nueve de las 14 descripciones fueron hechas a partir de grabaciones de individuos volando libremente, y cuatro a partir de grabaciones dentro de encierros o recién liberados. La información obtenida en trabajos anteriores sobre los llamados de ecolocalización de las especies pueden verse en la tabla 4.



**Figura 9.** Sonograma que muestra un pulso de ecolocalización de cada una de las especies de murciélagos estudiadas. De izquierda a derecha: (Pm) *Peropteryx macrotis*, (Pp) *Pteronotus parnellii*, (Pd) *Pteronotus davyi*, (Mm) *Mormoops megalophylla*, (Ns) *Natalus stramineus*, (Ef) *Eptesicus furinalis*, (Le) *Lasiurus ega*, (Mk) *Myotis keaysi*, (Ra) *Rhoggessa aeneus*, *Eumops spp.*, (Mr) *Molossus rufus*, (Ms) *Molossus sinaloae* y (NI) *Nyctinomops laticaudatus*.

Tabla 4. Estado de documentación de los sonidos de ecolocalización de las especies del estudio.

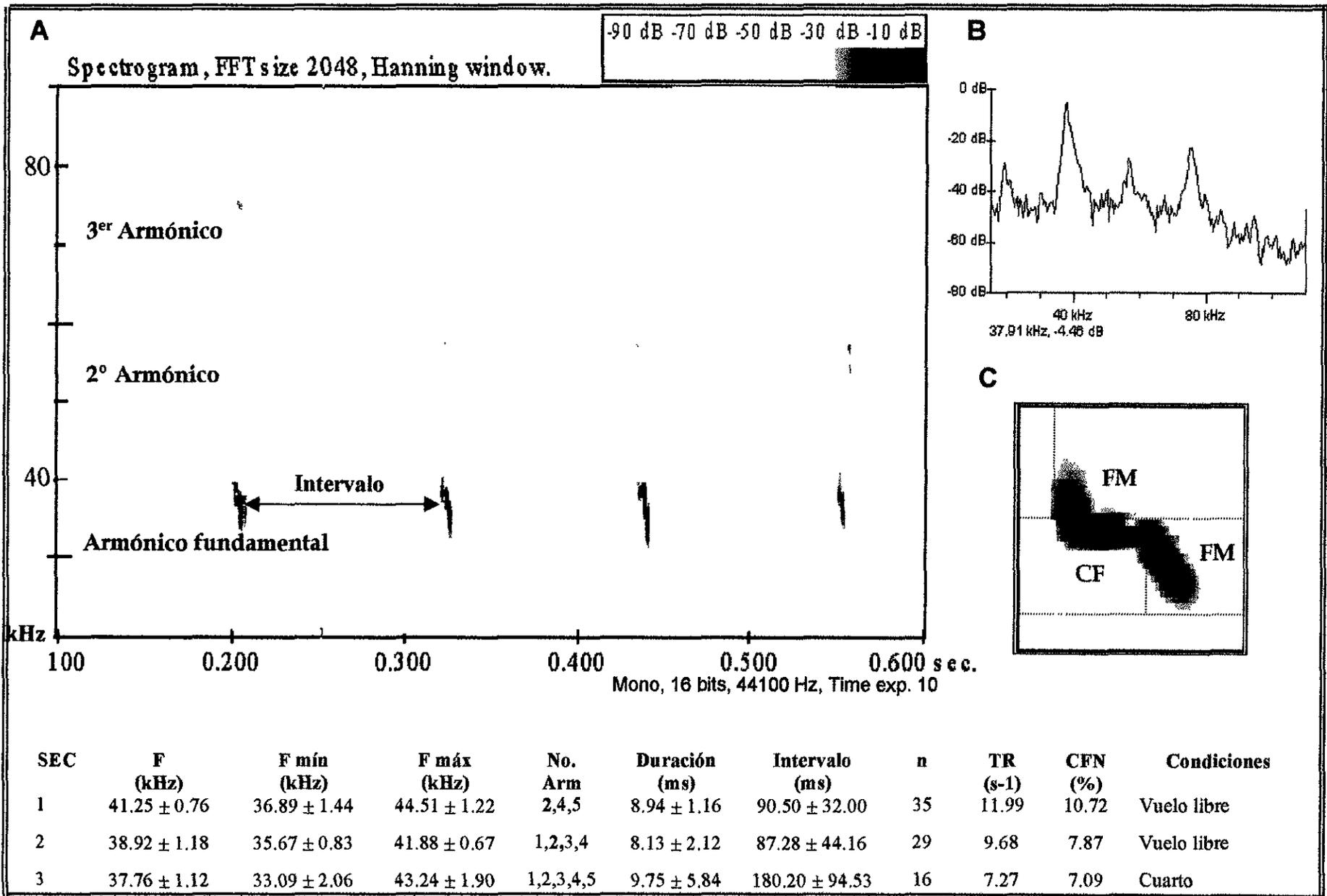
Familia	Especie	Documentación
Emballonuridae	<i>Peropteryx macrotis</i>	No documentada
Mormoopidae	<i>Mormoops megalophylla</i>	Pye 1972, Novick 1977
	<i>Pteronotus parnellii</i>	Novick 1963, Simmons y Stein 1980, O' Farrell y Miller 1997
	<i>Pteronotus davyi</i>	O' Farrell y Miller 1997, Ibañez <i>et al.</i> 1999
Natalidae	<i>Natalus stramineus</i>	No documentada
Vespertilionidae	<i>Eptesicus furinalis</i>	O' Farrell <i>et al.</i> 1999
	<i>Lasiurus ega</i>	O' Farrell <i>et al.</i> 1999
	<i>Lasiurus intermedius</i>	No documentada
	<i>Myotis keaysi</i>	No documentada
	<i>Rhogeessa aeneus</i>	Audet <i>et al.</i> 1993
Molossidae	<i>Molossus rufus</i>	Fenton <i>et al.</i> 1998, O' Farrell <i>et al.</i> 1999
	<i>Molossus sinaloae</i>	O' Farrell <i>et al.</i> 1999
	<i>Eumops sp</i>	No documentada
	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	No documentada

## DESCRIPCIÓN DE LOS PATRONES DE ECOLOCALIZACIÓN POR ESPECIE

### FAMILIA EMBALLONURIDAE

#### *Peropteryx macrotis*

Se utilizaron tres secuencias para realizar la presente descripción, dos de ellas grabadas en el campo y otra en un cuarto (figura 10). En general no se detectaron diferencias considerables entre los sonidos obtenidos en ambas condiciones. En esta especie la frecuencia predominante corresponde al segundo armónico (38-40 kHz), pudiendo observarse muy claramente el armónico fundamental con un pico ubicado aproximadamente en 21 kHz y los armónicos tercero, cuarto y quinto, presentes en casi todas las secuencias. Las emisiones de estos murciélagos constan de un segmento de frecuencia modulada y descendente inicial, un componente corto de frecuencia constante (de gran intensidad que se puede sintonizar en un intervalo de 38-41 kHz) y un segmento final de FM descendente. En algunas ocasiones el componente FM de inicio no se presenta en todos los pulsos de las secuencias, pero el último se observó constantemente. Los pulsos tienen una duración promedio de  $8.92 \pm 0.81$  ms y en las secuencias de campo la distancia entre cada pulso fue de  $89 \pm 2.27$  ms con una tasa de repetición del llamado de  $10.84 \text{ s}^{-1}$ , y en la secuencia de encierro fue un poco menor con  $7.1 \text{ s}^{-1}$ . En cuanto a las publicaciones existentes sobre esta especie, Kalko (1995) presenta los llamados de



**Figura 10.** A) Sonograma, B) espectro de poder, C) acercamiento de un pulso y tabla de parámetros medidos en cada secuencia de *Peropteryx macrotis*, donde SEC es el número de secuencia; F, es la frecuencia de máxima energía; Fmín y Fmáx, las frecuencias mínima y máxima, respectivamente; TR, tasa de repetición; CFN, ciclo de función; Arm, número de armónicos; n, número de pulsos.

*Peropteryx spp* de Costa Rica, pero sus datos difieren considerablemente de los obtenidos con *Peropteryx macrotis* en Yucatán en cuanto a la estructura frecuencia-tiempo, las frecuencias de máxima energía y la duración por lo cual es posible que las descripciones de esta autora correspondan a una especie diferente de *P. macrotis* (tabla 4).

La estructura del llamado de *Peropteryx macrotis* resultó fácilmente reconocible en los sonogramas. En el caso de esta especie fue posible corroborar la estructura de sus llamados con grabaciones de encierro. La variación en los parámetros de sonido en ambas condiciones fue de pocos kHz en las frecuencias de mayor amplitud y las diferencias más notorias se presentaron en el intervalo entre pulsos y la tasa de repetición. Esto último ayudó a documentar la variación presente en diferentes situaciones de vuelo para la especie.

#### FAMILIA MORMOOPIDAE

Las especies correspondientes a esta familia presentes en Yucatán son *Pteronotus parnellii*, *P. davyi* y *Mormoops megalophylla*. A pesar de que los llamados de estos murciélagos son muy diferentes entre sí, se han podido identificar ciertas características acústicas compartidas. En primer lugar todos los llamados están formados por combinaciones de componentes de frecuencia constante (CF) y frecuencia modulada (FM), en donde predomina el segundo armónico. Asimismo, la frecuencia en la que sus sonidos contienen mayor energía es relativamente alta (entre 53 y 71 kHz).

##### *Pteronotus parnellii*

Se analizaron cinco grabaciones de diferentes individuos, tres de las cuales se realizaron en cautividad, otra grabación es de un murciélago recién liberado y la última corresponde a un murciélago volando libremente (figura. 11). No se observó variación importante en las frecuencias fundamentales y estructura armónica de los sonidos a pesar de las diferentes condiciones de grabación empleadas. Las señales de esta especie son muy características. Emite sonidos en un ciclo de función alto, en este caso con un valor de 36 a 44.64% del tiempo total de emisión. Los llamados de ecolocalización de *Pteronotus parnellii* se caracterizan por presentar en el inicio del pulso un componente de frecuencia modulada ascendente, continúan con un segmento de frecuencia constante de larga duración en el que se halla la frecuencia de mayor energía con un promedio de  $65.44 \pm 0.27$

kHz (figura 11), alrededor correspondiente al segundo armónico. Esta parte continúa con un componente de frecuencia modulada (FM) en donde se puede detectar otra frecuencia de alta intensidad ( $59.40 \pm 0.84$  kHz). El promedio por secuencia de la duración de los pulsos es de 22.42 a 28.25 ms, con un espacio de tiempo entre los pulsos muy variable, que osciló entre 31 y 57 ms en las grabaciones obtenidas en el campo. La tasa de repetición varió de  $8.3 \text{ s}^{-1}$  (correspondiente a uno de los ejemplares grabados en un cuarto) a  $18.85 \text{ s}^{-1}$  (de un ejemplar recién liberado). Además del armónico predominante se detectaron tres más, correspondientes al fundamental (que normalmente presentó gran intensidad), el tercero y cuarto armónicos.

*Pteronotus parnellii* es una de las especie cuyos llamados de ecolocalización son mejor conocidos, puesto que ha funcionado como modelo para estudios sobre neurofisiología de la ecolocalización. En el campo esta especie es fácil de reconocer debido a la estructura característica de sus llamados (CF largo/FM) y la gran intensidad de sus emisiones. Descripciones anteriores de los llamados de la especie han sido realizadas por Novick (1963), quien describió detalladamente el diseño de los pulsos de esta especie posteriormente Simmons y Stein (1980) ilustraron dicha descripción. O' Farrell y Miller (1997) hacen una nueva caracterización de la especie con ejemplares de Belice a través del uso de ANABAT, un sistema de detección que no muestra la composición armónica ni datos de amplitud de los llamados. Novick encontró dos armónicos, mientras que en los otros dos trabajos se encontraron tres. Las variaciones en los parámetros de frecuencia en todas las publicaciones son relativamente pequeñas (tabla 4).

### *Pteronotus davyi*

Para describir los ultrasonidos de esta especie se utilizaron cinco grabaciones de diferentes individuos, de las cuales tres se obtuvieron en encierros y tres en el campo (figura 12). Las secuencias de pulsos analizadas mostraron una combinación de componentes CF y FM, con duraciones de 6-11 ms. Los pulsos están estructurados por un componente corto de frecuencia constante (CF) y *cuasi* constante (QFC) al principio y final del pulso respectivamente y un pronunciado barrido descendente de frecuencia modulada (FM) en la parte media. En general, se detectaron cuatro armónicos, siendo el segundo el que posee mayor énfasis sobre los demás. La frecuencia pico de este armónico se localiza en promedio en  $70.74 \pm 1.14$  kHz y corresponde al segmento constante inicial; le sigue en

intensidad un pico a  $61.17 \pm 1.34$  kHz, que corresponde al componente *cuasi* constante de la parte final de la señal. Sin embargo, en algunos pulsos de estas secuencias el armónico fundamental presentó mayor intensidad que el segundo, con una frecuencia pico promedio de  $35.37 \pm 1.08$  kHz, perteneciente al segmento constante de la señal. No se observó variación considerable en el intervalo entre pulsos en las secuencias analizadas, cuyo valor promedio fue de  $67.13 \pm 10.30$  ms. Las secuencias presentaron en general una tasa de repetición promedio de  $13.73 \pm 1.47$  s<sup>-1</sup> y un ciclo de función de  $9.70 \pm 0.40\%$  para los llamados grabados en condiciones naturales y jaula de vuelo y  $15.18 \pm 1.50\%$  para los sonidos obtenidos en cuarto.

Acerca de los llamados de *Pteronotus davyi* (tabla 4), Novick (1963) describió un llamado CF inicial corto/FM con dos armónicos en ejemplares de México. O' Farrell y Miller (1997) encontraron que las especies de Belice emplean llamados de búsqueda con un componente CF corto/FM/CF corto y reportaron que ambos componentes CF se perdían durante la fase terminal. Posteriormente Ibañez *et al.* (1999) hicieron un análisis de los llamados de esta especie con ejemplares de Panamá mediante el mismo equipo de detección utilizado en este trabajo. En este análisis los autores indican no haber detectado fases terminales en los especímenes grabados en el campo, lo cual ocurrió también en este caso. Es importante mencionar la aparente alternancia en intensidad del primer y segundo armónico en los llamados de esta especie, lo cual parece formar parte de la estructura del llamado y podría estar relacionado con distintas necesidades perceptivas.

En *P. davyi*, los componentes de frecuencia más estables son el segmento FM de la señal y la frecuencia máxima, correspondiente al componente CF inicial de la señal.

### *Mormoops megalophylla*

Las seis secuencias empleadas para la descripción de los sonidos de esta especie fueron grabados en cautividad, puesto que no fue posible detectarlos en vuelo libre (figura. 13). Los pulsos comienzan con un barrido descendente muy pronunciado (casi vertical), de banda corta de frecuencias desde 58.4 kHz en promedio. El pulso continúa con un segmento medio de menor modulación en donde se encuentra la frecuencia con mayor energía en  $53.56 \pm 0.48$  kHz. El pulso finaliza con un componente de frecuencia modulada descendente también muy pronunciado que barre por una banda de frecuencias más ancha que el componente de inicio, alcanzando una frecuencia mínima es de  $42.50 \pm 0.75$

kHz en promedio. Los pulsos son de corta duración ( $4.76 \pm 1.26$  ms) con una separación promedio entre pulsos de  $54.49 \pm 6.10$  ms. Asimismo, *M. megalophylla* posee una frecuencia de repetición promedio que va de 15.73 a 18.24 s<sup>-1</sup> y un ciclo de función de  $7.27 \pm 2.48\%$  en cinco de las seis secuencias. Estas mediciones corresponden al segundo armónico, que es el más conspicuo de los cuatro que se pudieron detectar con claridad. La frecuencia fundamental ( $27.09 \pm 0.82$  kHz) ocasionalmente presenta gran énfasis, pero en ningún caso fue predominante.

Los llamados de ecolocalización de esta especie fueron reportados por Pye en 1967 (Novick en 1977; tabla 4).

En el caso de *Mormoops megalophylla* todos sus componentes de frecuencia tuvieron una variación mínima, debido a que las secuencias analizadas se grabaron dentro de un cuarto de pequeñas dimensiones a corta distancia del detector al murciélago. Esto disminuyó considerablemente los efectos de atenuación o distorsión en el sonido, aunque limita la información útil para la identificación de la especie en el campo.

## FAMILIA NATALIDAE

### *Natalus stramineus*

Ésta (figura 14) es una especie que produce sonidos de ecolocalización de baja intensidad por lo que resultó imposible obtener grabaciones durante el vuelo libre de los ejemplares, ya que es necesario estar muy cerca del murciélago para poder detectar y grabar sus ultrasonidos. Ni siquiera en la cueva de Ticúm, en donde se observaron cientos de individuos de esta especie volando, fue posible detectar sus emisiones. Tres de las secuencias analizadas se obtuvieron mientras los ejemplares volaban en cautividad (dos en un cuarto de hotel y otro en la "jaula de vuelo") y otra de un individuo recién liberado. Al analizar estas emisiones fue muy difícil detectar una frecuencia de mayor amplitud con respecto a los armónicos, pues tanto la intensidad y la frecuencia como la predominancia de algún armónico puede variar de pulso a pulso. En general sus llamados son de corta duración (en promedio 2.6 ms) y de frecuencia modulada descendente lineal con respecto al tiempo y varios armónicos sobresalientes en su composición. No fue posible detectar una frecuencia que dominara sobre los demás armónicos, aunque aquéllos localizados aproximadamente en 25 y 55 kHz se presentaron más comúnmente y con mayor cantidad de energía. Es posible que *N. stramineus* le dé predominancia a diferentes armónicos para

aumentar su intervalo de detección en condiciones de cautividad o con abundancia de obstáculos. Curiosamente, los sonidos de los dos individuos grabados en un cuarto de hotel y el recién liberado muestran gran similitud en la separación entre pulsos que, en promedio, tiene un valor de  $47.9 \pm 8.93$  ms, mientras que la secuencia proveniente del otro tipo de encierro presenta un intervalo mucho menor (7.5 ms). Asimismo, la tasa de repetición resulta muy variable aparentemente debido a las condiciones de grabación, puesto que las dos secuencias de individuos del mismo cuarto presentan una tasa promedio de  $22.30 \text{ s}^{-1}$ , mientras que en las otras dos secuencias este valor es distinto ( $9.6 \text{ s}^{-1}$  en la del ejemplar recién liberado y cerca de  $100 \text{ s}^{-1}$  en el murciélago grabado en el cuarto de mayor tamaño). Se advirtió la misma situación en los valores resultantes para el ciclo de función, que en los individuos de cuarto fue en promedio de  $5.77 \pm 0.57\%$ , en tanto que el individuo recién liberado tuvo un valor de  $2.28\%$  y el individuo de la jaula de vuelo obtuvo un valor muy por encima de los anteriores con un porcentaje de  $28.41\%$ .

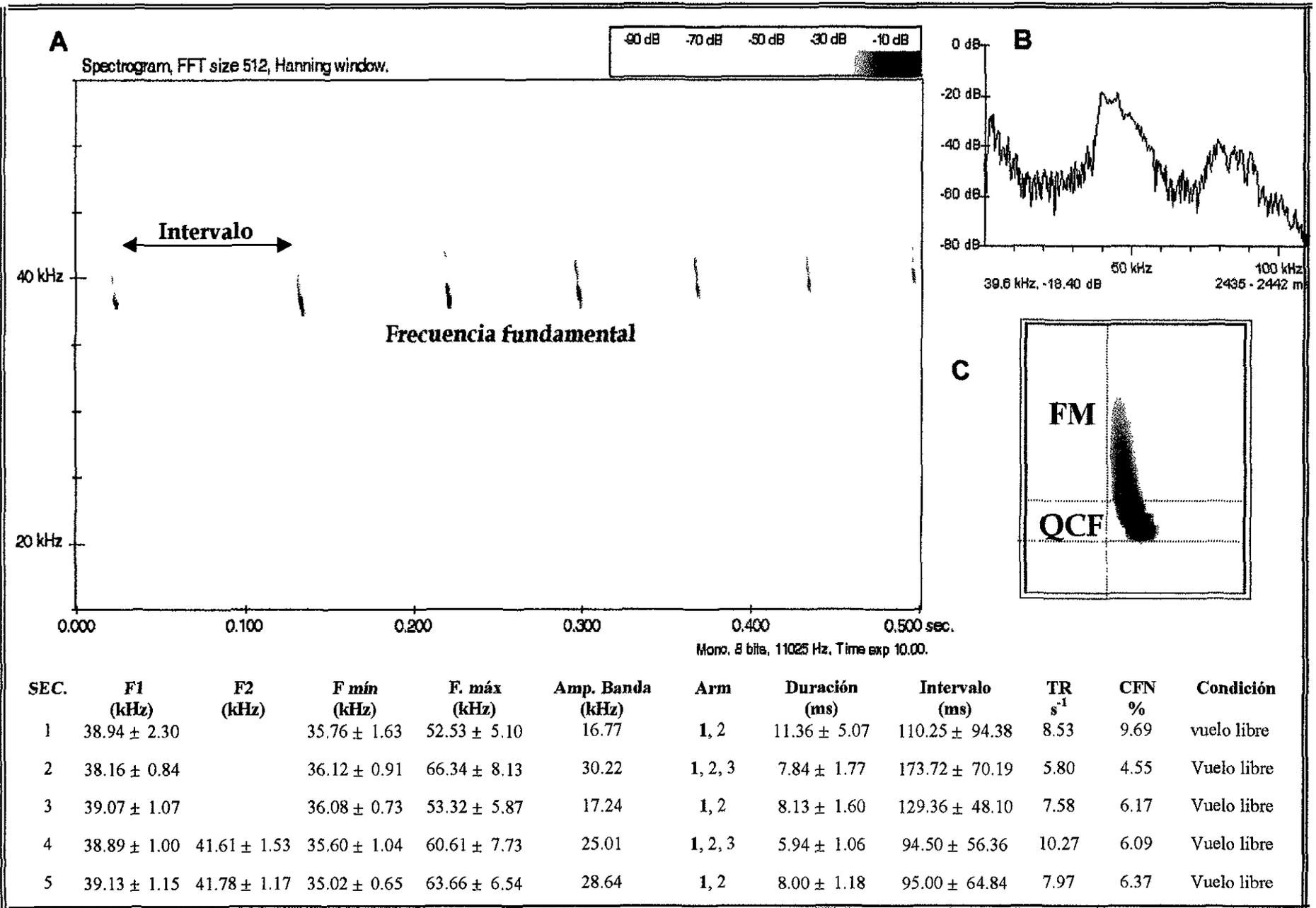
La gran variabilidad observada tanto en cada pulso como en los distintos ejemplares analizados indica que tal vez se requiere un equipo diferente para registrar adecuadamente las señales y de una mayor cantidad de ejemplares que permitan una caracterización completa. En este caso los parámetros de mayor estabilidad, además de la estructura frecuencia-tiempo fue la duración de los pulsos.

#### FAMILIA VESPERTILIONIDAE

De las seis especies existentes en el área de estudio pertenecientes a esta familia, cinco pudieron ser grabadas e identificadas con certeza. Estas son *Eptesicus furinalis*, *Lasiurus ega*, *L. intermedius*, *Myotis keaysi* y *Rhogeessa aeneus*. Todas ellas comparten características en la forma del llamado, el cual está principalmente constituido por un componente de frecuencia modulada, con barrido descendente, amplia banda de frecuencias y corta duración. En la parte final de los pulsos se puede apreciar un componente corto de banda estrecha. En general, los pulsos de estas especies presentan una forma curvilínea, ya que la modulación del periodo es aproximadamente lineal con respecto al tiempo.

##### *Eptesicus furinalis*

Se utilizaron cinco secuencias obtenidas en el campo para describir los sonidos de ecolocalización de este murciélago (figura. 15). Sus llamados se inician con un segmento de



**Figura 15.** A) Sonograma, B) espectro de poder, C) acercamiento de un pulso y tabla de parámetros medidos en cada secuencia de *Eptesicus furinalis*, en donde Sec es el número de secuencia; F1, F2, frecuencias de máxima energía; Fmín y Fmáx, frecuencias mínima y máxima respectivamente; Amp.Banda, Amplitud de banda; TR, tasa de repetición; CFN, ciclo de función; Arm, número de armónicos; n, número de pulsos.

frecuencia modulada (F. máx  $\approx$  63 kHz) que recorre una banda amplia de frecuencias y que tiene una frecuencia más sobresaliente en  $41.70 \pm 0.12$  kHz. La modulación del pulso disminuye de forma progresiva, culminando con un pequeño segmento de frecuencia *cuasi* constante que posee mayor energía en  $38.0 \pm 0.39$  kHz. Los pulsos tuvieron una duración de 6-11 ms y separados por un intervalo promedio de  $120.57 \pm 32.95$  ms, en la fase de búsqueda. La tasa de repetición osciló entre 5.80 a  $10.27 \text{ s}^{-1}$ . El ciclo de función de las secuencias presentó valores de 4.50% (n =1), 6.21% (n =3) y 9.7% (n =1). El armónico más conspicuo fue el fundamental, al cual corresponden los valores mostrados con anterioridad. Siempre se observó un segundo armónico y en ocasiones hasta un tercero y un cuarto.

Una aproximación a los sonidos de *Eptesicus furinalis* y *Lasiurus ega* es proporcionada por O' Farrell *et al.* (1999, tabla 4), y que presentan los sonogramas correspondientes de los llamados de ambas especies (obtenidos a través de ANABAT y desplegados por Analook) y mencionan que la frecuencia mínima es un parámetro acústico útil para diferenciar estas dos especies, pero no muestra una caracterización completa de los sonidos de ninguna de ellas.

En el caso de especies con llamados similares como *L. ega* y *E. furinalis* la frecuencia mínima y la duración fueron las características que presentaron mayor estabilidad a lo largo de las secuencias, por lo que fueron importantes para la discriminación de ambas especies.

### *Lasiurus ega*

El análisis de *L. ega* se basó en siete secuencias, dos correspondientes a grabaciones de individuos cautivos y las otras cinco se obtuvieron en condiciones naturales (figura 16). Al parecer esta especie tiende a cambiar considerablemente algunos de los parámetros acústicos, dependiendo probablemente de las circunstancias de vuelo en las que se haya realizado la grabación. Por esta razón, los resultados del análisis se han dividido en las categorías de encierro y campo. Esta última, a su vez, fue subdividida en zona abierta con pocos obstáculos y zona con interferencia. En general, los llamados se componen por un barrido descendente de amplia banda que se continúa con una cola de banda estrecha y que puede culminar con un barrido de frecuencia *cuasi* constante. Se apreciaron entre dos y cuatro armónicos en todas las secuencias, siendo el armónico fundamental el de mayor

transición entre el FM de amplia banda y la cola de banda estrecha en 34.34 kHz y en 38 kHz, también con una intensidad considerable. Se detectaron con claridad dos armónicos por arriba del predominante. El intervalo entre pulsos oscila entre 88-122 ms con una tasa de repetición de  $11.62 \pm 1.12 \text{ s}^{-1}$  y un porcentaje de emisión de  $7.33 \pm 1.43\%$ .

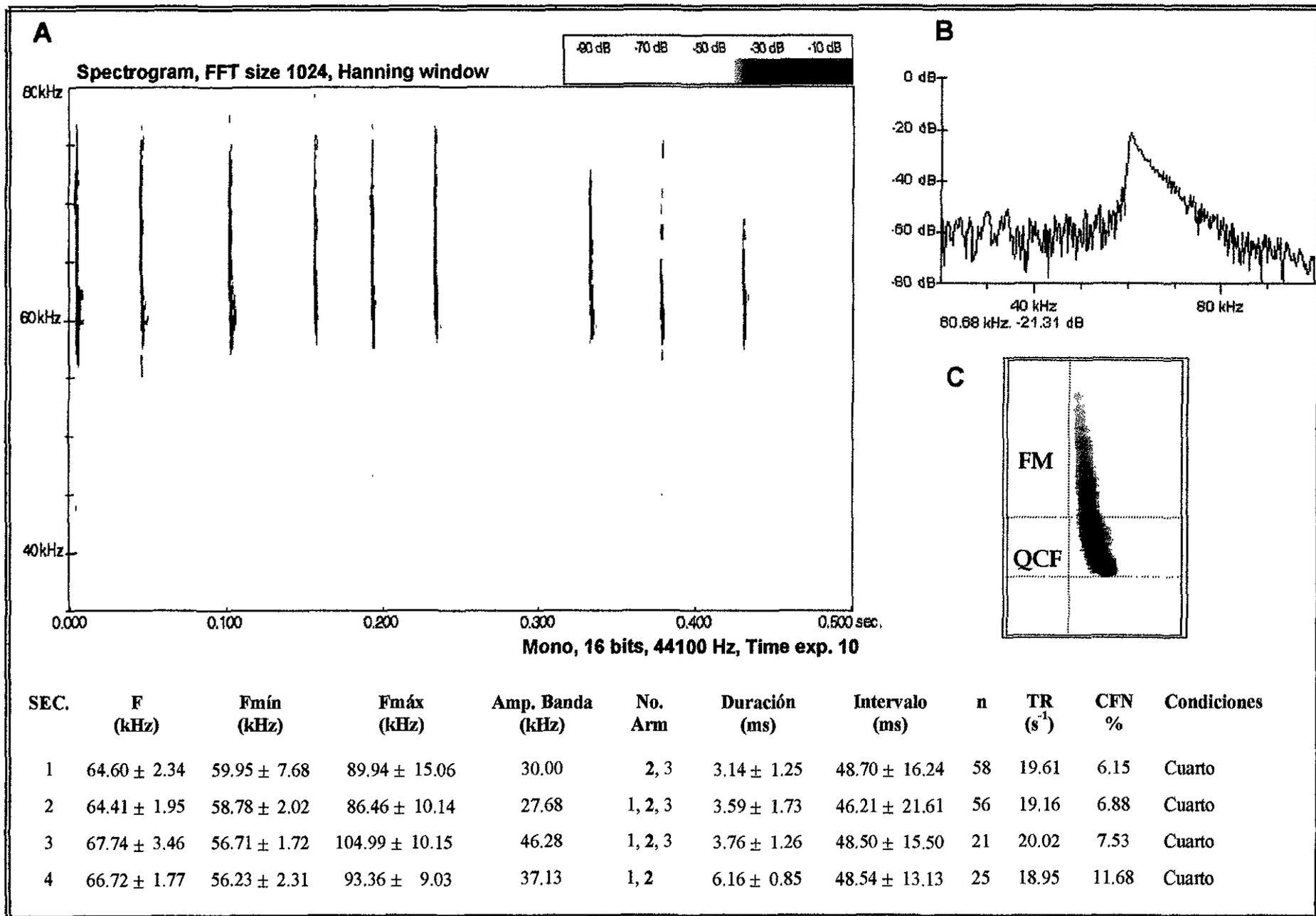
*L. intermedius* fue difícil de identificar pues se encontró esporádicamente en los sitios de muestreo y las características de sus llamados presentaron cierta similitud con *L. ega* forrajeando en sitios con pocos obstáculos. Un ejemplar de esta especie fue capturado y grabado mientras se le dejaba en libertad, lo cual sirvió de base para el reconocimiento de otras grabaciones en condiciones naturales. Al analizar más detalladamente sus llamados en los sonogramas fue posible reconocerlo por presentar amplitud de banda, frecuencias con máxima energía, frecuencia mínima y duración ligeramente menores a los propios de *L. ega* (figuras 16 y 17). Sin embargo, cabe aclarar que es necesario hacer un análisis discriminatorio en estas especies que permita valorar estadísticamente las diferencias existentes entre ellas.

#### *Myotis keaysi*

Las grabaciones de los cuatro ejemplares de *M. keaysi* se realizaron en cautividad (figura 18). Los pulsos del llamado son cortos (ca.  $4.16 \pm 1.19 \text{ ms}$ ) y se caracterizan por presentar una modulación descendente muy fuerte, que disminuye ligeramente en la parte final. El armónico fundamental es el más conspicuo de los dos que pudieron notarse claramente. Inicia en promedio a los 93 kHz con un muy pronunciado barrido descendente que termina en un segmento corto de modulación más ligera en donde se localiza la frecuencia con mayor energía (64-66 kHz). La frecuencia mínima del pulso osciló entre los 56 y los 60 kHz. La frecuencia de repetición de los ejemplares volando dentro de un cuarto fue de  $19.43 \pm 0.48 \text{ s}^{-1}$ , sin encontrar variación considerable entre ellos. En cuanto al ciclo de función, en las secuencias de esta especie se obtuvo un promedio de  $8.06 \pm 2.47\%$ .

#### *Rhogeessa aeneus*

Las cuatro secuencias de la especie fueron registradas en condiciones naturales. *R. aeneus* presentó un armónico notable en su llamado (figura 19). Los pulsos comienzan con un pronunciado barrido de FM, banda amplia y frecuencia de inicio entre los 67 y 71 kHz, que prosiguen con una curva hasta llegar a un segmento de barrido ligero o banda estrecha de



**Figura 18.** A) Sonograma, B) espectro de poder, C) acercamiento de un pulso y tabla de parámetros medidos en cada secuencia de *Myotis keaysi*, donde SEC es el número de secuencia; F, la frecuencia de máxima energía; F<sub>mín</sub> y F<sub>máx</sub>, frecuencias mínima y máxima, respectivamente; Amp.Banda, Amplitud de banda; TR, tasa de repetición; CFN, ciclo de función; No.Arm, número de armónicos y n, número de pulsos.

frecuencias, que puede terminar con un componente *cuasi* constante muy corto en donde se observó la frecuencia de mayor energía del pulso ( $50.30 \pm 0.57$  kHz). La frecuencia mínima de los pulsos estuvo entre 41 y 44 kHz y la duración fue en promedio de  $6.03 \pm 0.76$  ms. En la fase de búsqueda, los pulsos se dieron en intervalos de cerca de 76.5 ms en todas las secuencias y la tasa de repetición fue de  $12.1 \pm 1.24$  s<sup>-1</sup>. En lo que respecta al *ciclo de función*, en esta especie se obtuvo un valor promedio de  $7.35 \pm 1.54\%$ .

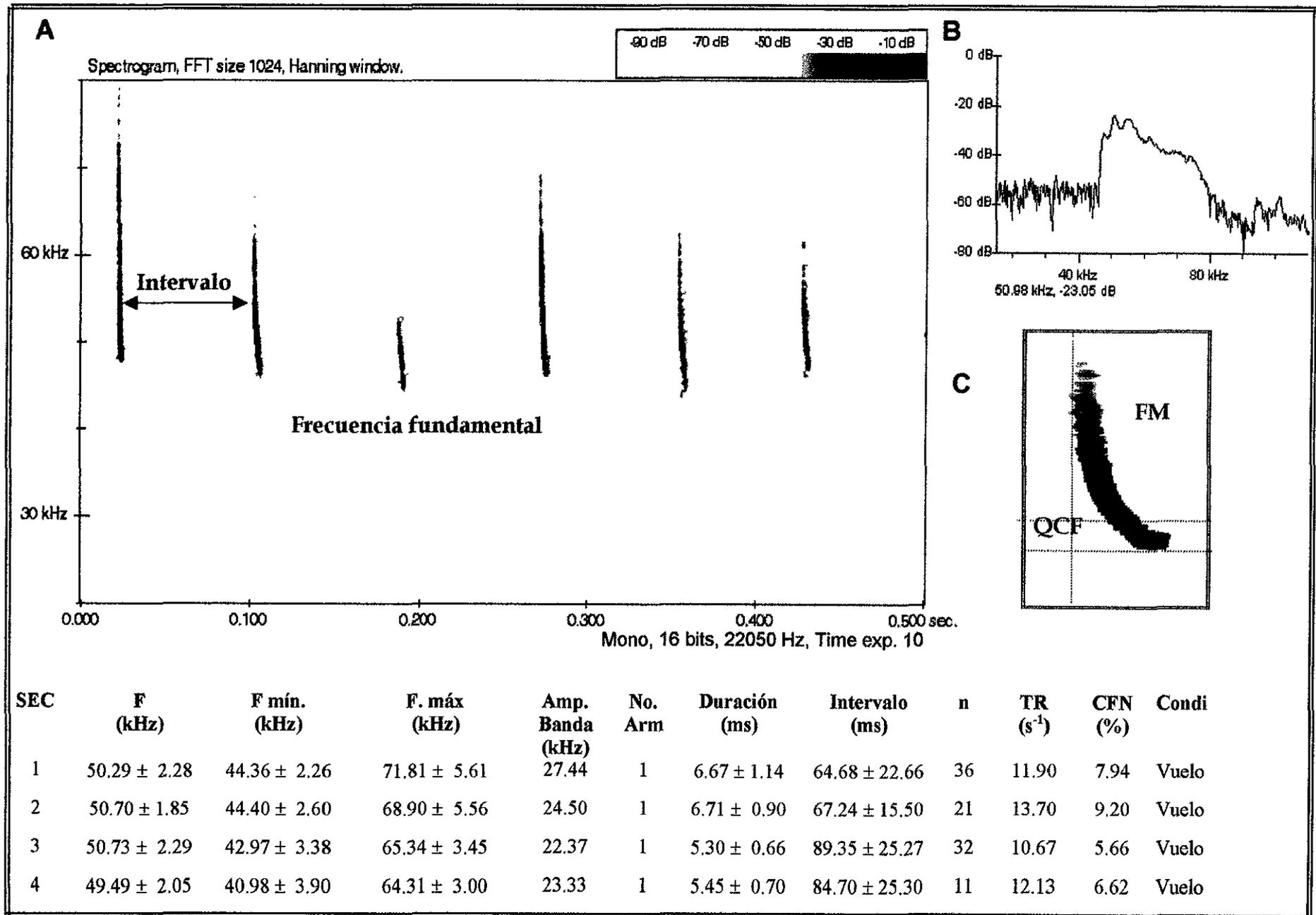
Existe un registro del género *Rhogeessa* en la península de Yucatán (Audet *et al.* 1993) en la que se describen someramente los llamados de tres ejemplares grabados mientras volaban en cautividad (tabla 4). Los resultados coinciden con *R. aeneus*, aunque el intervalo de frecuencias reportado en dicho estudio es de unos cuantos kHz más alto (51, 53 y 58 kHz en la frecuencia de máxima energía y 43, 45 y 49 kHz en la frecuencia mínima; n=3) que los obtenidos en este trabajo. Las diferencias con respecto al presente análisis pueden estar dadas por las condiciones de grabación.

Tanto *Myotis keaysi* como *Rhogeessa aeneus*, fueron fácilmente reconocibles por la frecuencia de máxima energía, pues ninguno de ellos presenta semejanzas en estos valores con alguna otra especie del área de estudio.

#### FAMILIA MOLOSSIDAE

Los murciélagos de la familia Molossidae presentan llamados de ecolocalización de mayor complejidad en comparación con las demás familias estudiadas. En general estas especies emiten sus llamados en un amplio intervalo de frecuencias, que puede variar de pulso a pulso. La forma de los mimos presenta gran variabilidad dependiendo de la distancia a la que se encuentran del objetivo y/o de las circunstancias de vuelo. Dentro de esta variabilidad, sin embargo se pudieron determinar ciertos patrones que siguen las emisiones de las diferentes especies.

En general los molósidos presentan sonidos de frecuencias bajas y medias (desde 19 hasta 45 kHz), emitidos a gran intensidad. Están compuestos, en todos los casos, por combinaciones de componentes de frecuencia modulada y de grandes segmentos de banda estrecha.

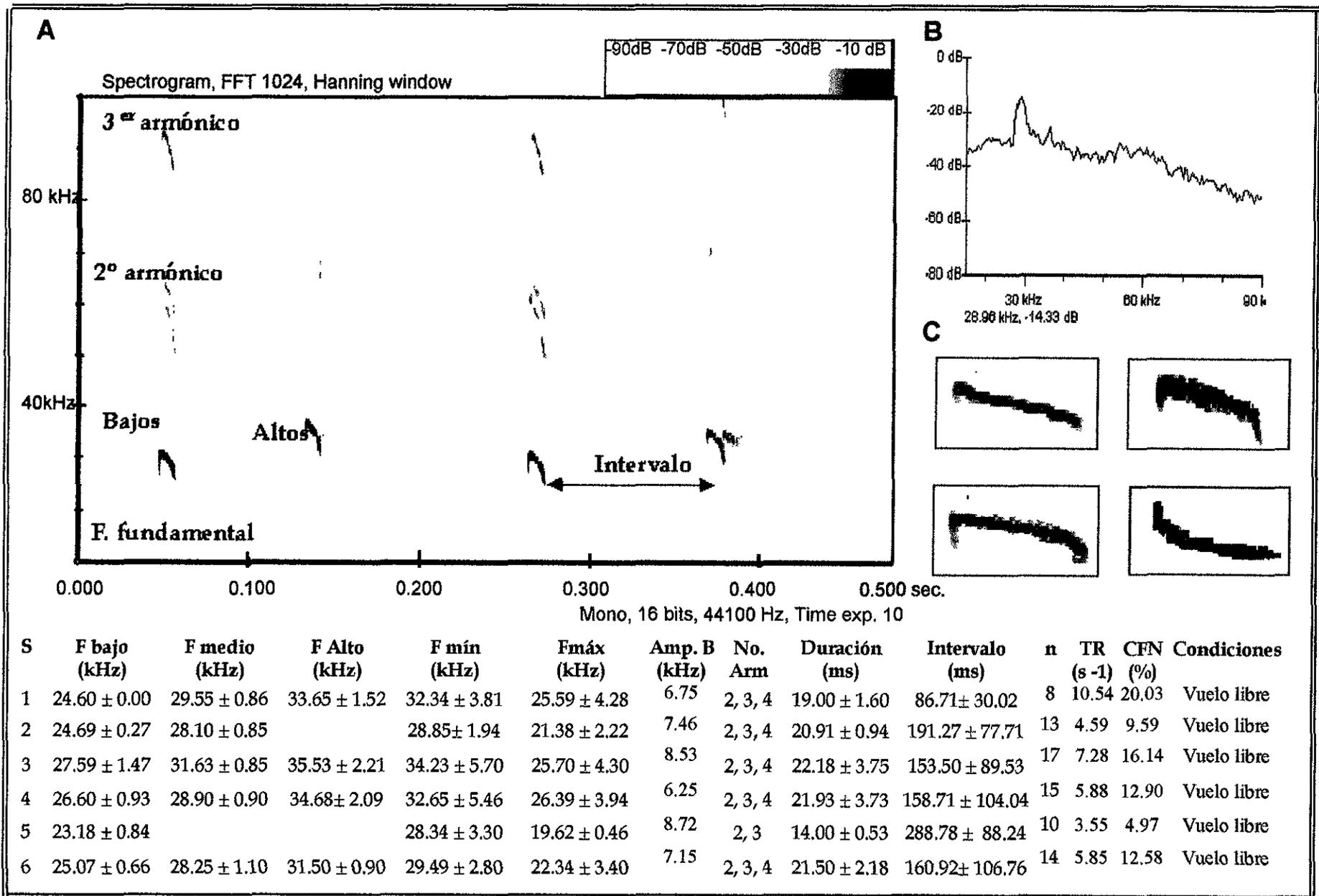


**Figura 19.** A) Sonograma, B) espectro de poder, C) acercamiento de un pulso y tabla de parámetros medidos en cada secuencia de *Rhogessa aeneus*, donde: SEC es el número de secuencia; F, es la frecuencia de máxima energía; Fmín y Fmáx, frecuencias mínima y máxima respectivamente; Amp.Banda, Amplitud de banda; TR, tasa de repetición; CFN, ciclo de función; Arm, número de armónicos y n, número de pulsos.

### *Molossus rufus*

Para describir esta especie se analizaron seis secuencias de sonido grabadas en el campo (figura 20). *M. rufus* emite llamados de gran plasticidad en lo que respecta a la forma del sonido y posee un intervalo de barrido de frecuencias relativamente amplio. Sus llamados, por lo tanto, son de gran complejidad y posiblemente responden a distintas circunstancias de vuelo tales como evasión de obstáculos que se encuentren en su camino o la rápida detección de objetivos, entre otras condiciones. Para la fase de búsqueda, es posible definir ciertos tipos básicos de la forma que los pulsos de *M. rufus* pueden adoptar, así como el intervalo de frecuencias de barrido de sus emisiones. La forma más común en los llamados de esta especie posee una duración relativamente larga (13-20 ms) con barridos de banda estrecha y gran energía. Pueden presentar una fase de inicio que consiste de un barrido ascendente FM muy corto y casi vertical que inmediatamente se transforma en un barrido descendente de banda estrecha y larga duración, la cual contiene la frecuencia con mayor amplitud (22-34 kHz). El pulso finaliza con un segundo componente de FM, abrupto y descendente. A continuación de este primer sonido emite otro pulso similar en la forma y la duración pero situado en una banda de frecuencias más alta (la frecuencia pico de este pulso es de 26-36 kHz). En un estudio realizado con *M. molossus* de Cuba, Kössl *et al.* (1999) mencionan este tipo de señales *bitonales*, en donde identifican pares de pulsos, uno de los cuales es emitido con mayor frecuencia pico, pero con la misma estructura frecuencia-tiempo y espaciamiento entre los pulsos. En *M. rufus* las agrupaciones pueden presentar de dos a tres pulsos, que son iguales en forma y constitución y muestran un arreglo en el cual el último pulso de esta agrupación posee una frecuencia pico mayor que la del pulso anterior (figura 20). Este tipo de emisión se presenta a lo largo de la fase de búsqueda, en donde ocasionalmente aparecen intercalados pulsos de mayor amplitud de banda y un componente FM más pronunciado y de menor duración acompañando este patrón de pulsos agrupados. En cuanto se alcanza la fase de aproximación estas señales comienzan a tener predominancia sobre los de banda estrecha y posteriormente se presenta un tren de alimentación, por lo cual la aparición de estos pulsos podría ser un indicador del comienzo de esta fase.

Existen además otras variantes derivadas de este patrón de sonido. En una de ellas, el pulso aparece sin las fases inicial y/o terminal del pulso. La señal también puede presentarse con diferentes modulaciones, las cuales pueden tener componentes



**Figura 20.** A) Sonograma, B) espectro de poder, C) acercamiento de un pulso y tabla de parámetros medidos en cada secuencia de *Molossus rufus*, donde S es el número de secuencia; Fbajo, Fmedio y Falto, corresponden a las frecuencias de máxima energía; Fmín y Fmáx, son las frecuencias mínima y máxima, respectivamente; Amp.Banda, es la amplitud de banda; TR, la tasa de repetición; CFN, el ciclo de función; No.Arm, el número de armónicos y n, el número de pulsos.

predominantes de frecuencia *cuasi* constante (casi horizontales) o un componente FM con más pendiente. En otros casos, la cola de banda estrecha se mantiene, pero el inicio del pulso presenta un componente de frecuencia descendente muy pronunciado (casi vertical). Estos pulsos también se emiten en series bi o tritonas. El intervalo de tiempo entre cada pulso resultó muy variable (*ca.* 100-298 ms), al igual que la tasa de repetición cuyos valores oscilaron entre 3.5 y 8.11s<sup>-1</sup>. El ciclo de función mostró una variación de 10-14% en tres de cuatro secuencias y de cerca de 5% en la restante. Por último fue posible detectar tres armónicos más por encima de la frecuencia fundamental.

En el caso de las dos especies existentes en Yucatán de *Molossus*, O' Farrell *et al.* (1999) muestran sonogramas de grabaciones obtenidas en Belice con ANABAT, en este caso señalando a la amplitud de banda como la característica más relevante para la discriminación de estas dos especies, siendo esta la única medida proporcionada en dicha publicación. Los llamados de *Molossus rufus* son también reportados por Fenton *et al.* (1998) quienes proveen información sobre las frecuencias máxima y mínima (27.6-23.8 kHz), la duración (12.3 ms), ciclo de función (3.3%) e intervalo entre pulsos (402 ms), en la fase de búsqueda (tabla 3).

### *Molossus sinaloae*

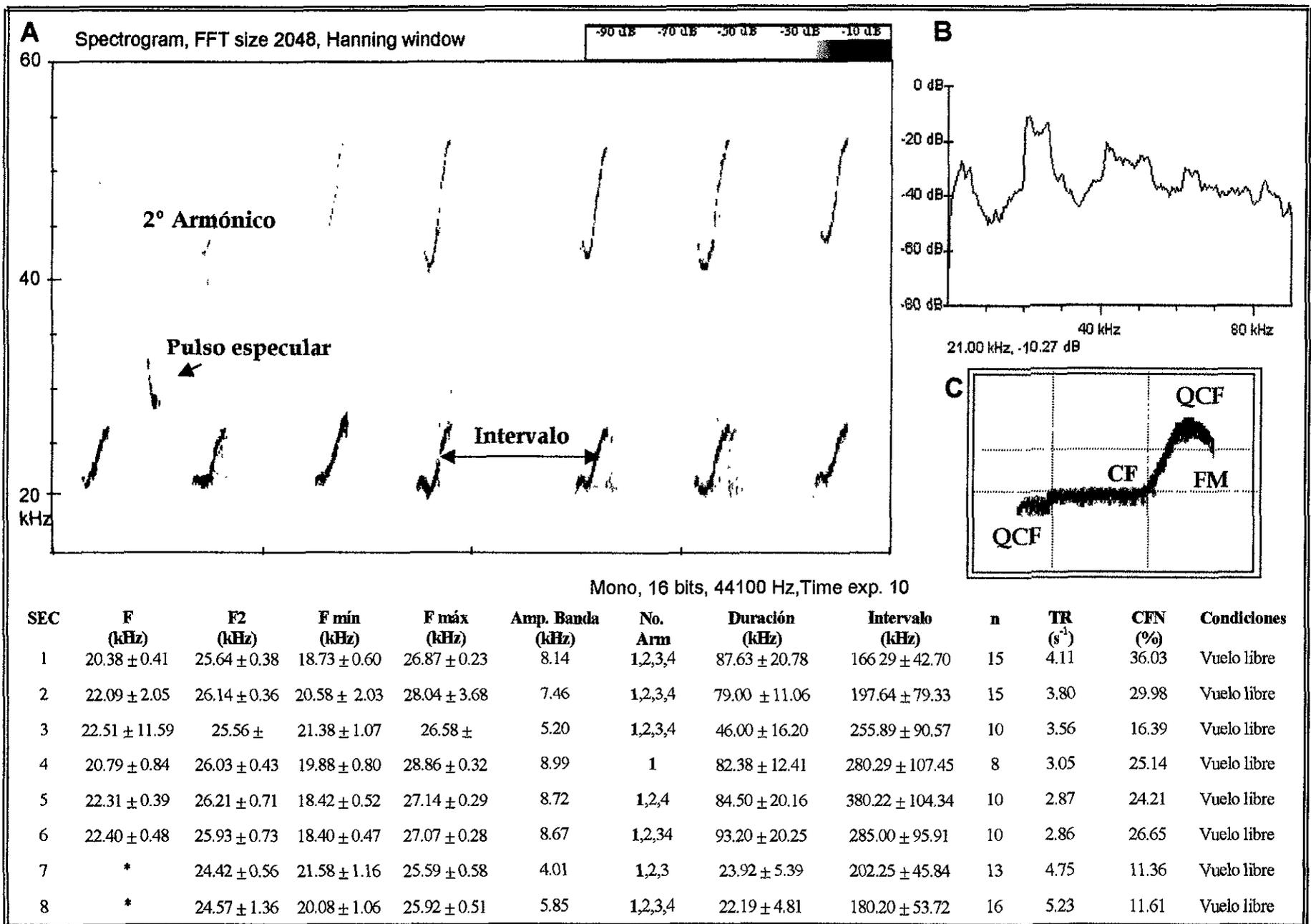
En este análisis se emplearon siete secuencias, todas ellas obtenidas en condiciones naturales (figura 21). Los llamados de *M. sinaloae* son muy semejantes a los de *M. rufus*, en cuanto a forma y patrones de emisión. Se presentan normalmente en pares o grupos de tres pulsos en bandas de frecuencias escalonadas. Se intercalan ocasionalmente ligeros barridos de frecuencia modulada con barridos de banda estrecha y mayor duración. Asimismo, estos pulsos comienzan y terminan con segmentos de componente FM pronunciados (ascendente en el inicio y descendente al final). También existe cierta plasticidad de los pulsos, pero en general sus llamados mantienen una forma más estable en comparación con los llamados de *Molossus rufus*. La frecuencia pico varía de 32-36 kHz en los pulsos "menores", en un intervalo de barrido de 37-26 kHz, en tanto que los "mayores" muestran la frecuencia con mayor energía en 36-42 kHz en un intervalo de barrido de 43-30 kHz. Los pulsos tuvieron duraciones de 7-14 ms, con espaciamiento entre pulsos de 100-190 ms, aproximadamente. La tasa de repetición de pulsos obtuvo valores de 5.24-13.90 s<sup>-1</sup> y el ciclo de función de 4.2-13%. Se detectaron 3 armónicos por arriba de

las frecuencias fundamentales. En los molósidos *M. sinaloae* y *M. rufus*, que exhiben gran similitud en cuanto a la forma del sonido y a los hábitos de forrajeo, los parámetros que contribuyeron a la discriminación correcta fueron la amplitud de banda, la frecuencia de máxima energía y la duración de los pulsos. Esto indica también que dichos parámetros son menos flexibles en ambas especies y resultaron las más útiles para la descripción.

### *Eumops spp.*

En Yucatán existen dos especies del género *Eumops* (*E. bonariensis* y *E. glaucinus*). Debido a los hábitos de vuelo de éstas, las cuales requieren de grandes espacios para desplazarse, no fue posible grabar sus llamados en cautividad, ni lograr una diferenciación definitiva de las dos especies, ya que al parecer comparten varias características. La presente descripción de los patrones de ecolocalización, por lo tanto, corresponde al género *Eumops* (figura 22). Cabe señalar que se realizaron algunas observaciones que indican posibles diferencias en el campo entre las dos especies, principalmente en tamaño y la maniobrabilidad que presenta *E. bonariensis* con respecto a *E. glaucinus* en el vuelo en campo abierto y en la persecución de sus presas. Estas características, aunque no concluyentes, pueden ser de importancia para la discriminación al conjuntarlas con el análisis de los sonidos. Existe un registro de un individuo capturado de *E. bonariensis*, que fue grabado en un encierro. Sin embargo, los sonidos que se obtuvieron de este individuo no dejaron datos claros sobre la estructura de sus emisiones. Al efectuar los análisis de las grabaciones, no se encontraron características de los llamados que permitieran la discriminación correcta. Una posibilidad que explicaría el traslape observado, es que los sonidos registrados pertenezcan únicamente a una de las especies, la cual se encuentra tal vez en mayor abundancia que la otra en los sitios en donde se realizó el muestreo. En el caso de que ambas especies hayan sido registradas, es posible que las diferencias entre ellas sean muy pequeñas, por lo cual resulta necesario afinar tanto las observaciones de los individuos en vuelo libre como los criterios de discriminación, además de aumentar la cantidad de grabaciones a analizar.

Se utilizaron ocho secuencias, todas ellas obtenidas en condiciones naturales. Los murciélagos de este género poseen llamados muy característicos. Sus pulsos contienen alta energía en todos sus componentes, su frecuencia pico es relativamente baja (20-25 kHz) y tienen larga duración ( $85.34 \pm 5.42$  ms). Los pulsos comienzan con un componente de larga

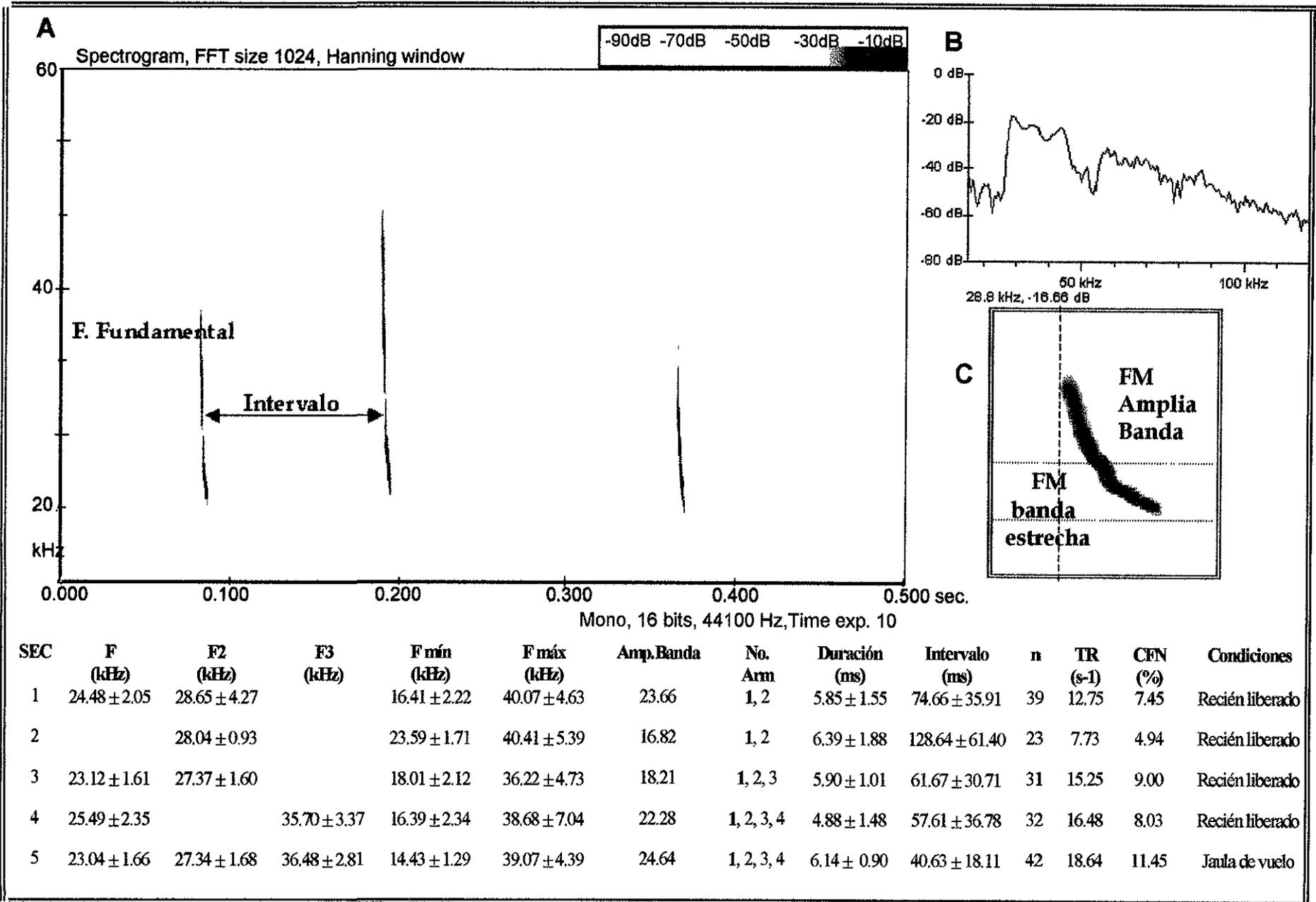


**Figura 22.** A) Sonograma, B) espectro de poder, C) acercamiento de un pulso y tabla de parámetros medidos en cada secuencia de *Eumops*, donde SEC es el número de secuencia; F1, F2, frecuencias de máxima energía; Fmín y Fmáx, frecuencias mínima y máxima respectivamente; Amp.Banda, Amplitud de banda; TR, tasa de repetición; CFN, ciclo de función; No. Arm, número de armónicos y n, número de pulsos.

duración y frecuencia constante (en algunos casos puede ser *cuasi* constante) entre 20-22 kHz, continúan con un pronunciado barrido ascendente, que llega aproximadamente a los 25 kHz y termina con un componente corto de frecuencia constante, que ocasionalmente puede presentar un pequeño barrido descendente de banda estrecha en el extremo. Cabe señalar que algunos de los sonidos analizados no presentaron el primer componente de frecuencia constante del pulso, lo cual modifica la duración (*ca.* 20-30 ms) y puede deberse a las condiciones de vuelo (cercanía al objetivo o presencia de obstáculos). La frecuencia de repetición de los llamados fue de  $3.8 \pm 0.88 \text{ s}^{-1}$ . El intervalo de tiempo entre los pulsos fue en promedio de  $243.5 \pm 71.41 \text{ ms}$  en la fase de búsqueda. Es importante mencionar que se pueden presentar ocasionalmente pulsos aislados con las mismas características en cuanto a forma, duración e intervalo de frecuencias de barrido, pero a manera de imagen especular, es decir invertidas además de que en el sonograma se observó un ligero escalonamiento en las frecuencias, por lo cual la frecuencia pico es mayor en relación con los pulsos comunes (*ca.* 29 kHz). Se ha observado también que estas señales aparecen precediendo trenes de alimentación, lo cual podría indicar que son de cierta utilidad para la detección de presas u optimizan de alguna manera la aproximación al objetivo. En las emisiones de *Eumops*, además de la frecuencia fundamental ya descrita, se pudieron detectar varios armónicos, correspondientes al segundo, tercero y cuarto, presentes en casi todas las secuencias estudiadas. En cuanto al estado de documentación de las especies de este género, parece haber una discrepancia en los resultados de este trabajo y los obtenidos en Venezuela y Panamá por Antonio Guillén y colaboradores (comunicación personal), quienes consideran que los sonidos analizados en este trabajo corresponden más a vocalizaciones de tipo social que a llamados de ecolocalización de individuos forrajeando. Asimismo, la estructura de los sonidos por ellos grabados, presentan una forma curvilínea, de banda de estrecha a moderada de frecuencias. Estos datos indican que es necesario hacer un estudio más detallado de los llamados de la especie, para aclarar estas diferencias y para lograr la discriminación de ambas especies.

### *Nyctinomops laticaudatus*

En el caso de esta especie, sólo fue posible obtener grabaciones de individuos en cautividad y recién liberados (figura 23). Es importante mencionar que es posible que las características de las señales obtenidas en estas condiciones difieran de las de los sonidos



**Figura 23.** A) Sonograma, B) espectro de poder, C) acercamiento de un pulso y tabla de parámetros medidos en cada secuencia de *Nyctinomops laticaudatus*, donde SEC es el número de secuencia; F1, F2, F3, frecuencias de máxima energía; Fmín y Fmáx, frecuencias mínima y máxima, respectivamente; Amp. Banda Amplitud de banda; TR, tasa de repetición; CFN, ciclo de función; No. Arm, número de armónicos y n, número de pulsos.

emitidos por esta especie en condiciones naturales, ya que los molósidos habitualmente vuelan en espacios muy abiertos y a gran altura. Sin embargo los valores obtenidos a partir de estas grabaciones pueden ser de utilidad para un conocimiento preliminar de la especie. En las cinco secuencias analizadas, los llamados de *N. laticaudatus* presentaron barridos descendentes de banda amplia (38-17 kHz), cuyas frecuencias de máxima energía se localizaron en 24 y 27 kHz, e incluso en dos de las secuencias se encontró otra frecuencia de gran intensidad en 35 kHz, todo esto en el segundo armónico. En todas las secuencias analizadas se observaron además, tres armónicos importantes, por arriba del predominante. Los pulsos son cortos (5-6 ms) y se produjeron en intervalos de 61 a 74 ms en los murciélagos recién liberados. La tasa de repetición fue de 7.7 a 18 s<sup>-1</sup>, con un ciclo de función de 5 a 11%.

Los datos de *N. laticaudatus* deben ser corroborados con llamados grabados en el campo para llevar a cabo la caracterización inequívoca de la especie. Las grabaciones de ejemplares recién liberados también pueden ser distintas de las emisiones normales en condiciones naturales. Sin embargo, los registros obtenidos en algunos valores de frecuencia (amplitud de banda y frecuencia de máxima energía) permiten ubicar la especie en vuelo libre con la ayuda de datos sobre los sitios en los que se ha reportado y sobre sus hábitos de forrajeo. Grabaciones recientes de *N. laticaudatus* en condiciones naturales (no incluidas en este trabajo), muestran que tanto la estructura frecuencia-tiempo del llamado como los valores de frecuencia de máxima energía son muy próximos a los datos obtenidos en encierros y recién liberados, en donde la mayor variación se dio en la distancia entre los pulsos, la duración y por lo tanto la tasa de repetición (Mery Santos, comunicación personal).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Eh! – dijo una voz fuerte – ¿Por qué estás colgada al revés?. Los ojos de Stellanuna se abrieron de par en par. Vio una cara extrañísima. – ¡Yo no estoy al revés! ¡Eres tú quien lo está! – dijo Stellanuna.

Ah! Pero tú eres un murciélago. Los murciélagos se cuelgan de las patas. ¡Tú estás colgada de los pulgares así que tú eres quien está al revés! Yo soy un murciélago y estoy colgado de las patas. ¡Así que yo estoy al derecho!

Stellanuna estaba confusa: – Mamá pájaro me dijo que estaba al revés. Ella dijo que estaba mal...

– Mal para un pájaro, quizá, pero no para un murciélago –. Otros murciélagos se fueron acercando para ver aquella extraña murciélago que se comportaba como un pájaro. Stellanuna les contó su historia...

Janell Cannon, *Stellanuna*.

---

### La determinación de especies a través de los parámetros descriptivos y utilidad diferencial de los mismos

A pesar de que existen muchos factores que afectan el diseño de los sonidos de ecolocalización de las especies de murciélagos, el reconocimiento de las características generales de cada una de ellas fue relativamente fácil de hacer en Yucatán. Como se mencionó anteriormente, en este estudio la identificación de los llamados de ecolocalización se apoyó en observaciones en el campo acerca de las condiciones de vuelo y la conducta de forrajeo de los murciélagos. En general, las frecuencias de máxima energía, amplitud de banda y la duración (que son parámetros cuantificables) así como la estructura frecuencia-tiempo de los llamados (parámetro cualitativo) son las características más útiles para la determinación de especies de murciélagos. Las demás variables utilizadas (como duración, amplitud de banda, estructura armónica, entre otros) resultaron importantes básicamente para la discriminación de especies similares y en conjunto contribuyeron a proveer una caracterización más detallada de cada especie.

No todos los parámetros descriptivos fueron igualmente útiles para identificar las especies (tabla 5). Por ejemplo, aquellas que emplean llamados de banda estrecha o moderada como *Eumops sp*, *Molossus rufus*, *M. sinaloae*, *Peropteryx macrotis* y los tres mormópidos tienen una amplitud de banda más estable en comparación con los llamados compuestos por componentes FM de amplia banda. Esto se debe a que en estos últimos, las frecuencias máximas presentaron grandes variaciones debido principalmente a la mayor atenuación atmosférica que sufren los sonidos de altas frecuencias. Se ha reportado que los vespertiliónidos en general poseen considerable flexibilidad en el diseño de los llamados, lo cual sugiere que son capaces de adaptar sus llamados de ecolocalización a ciertas condiciones ambientales (Obrist 1995, Barclay 1999). La frecuencia máxima fue el parámetro más variable entre las especies de esta familia. En este caso, la frecuencia de

máxima energía, generalmente presente en el segmento terminal de baja modulación de la señal, es el parámetro más útil para identificar a los vespertiliónidos.

**tabla 5.** Aquí se muestra la utilidad diferencial de algunos de los parámetros utilizados para la descripción de los sonidos. El parámetro marcado con \*\*\*, indica que éste es fundamental para reconocer la especie, \*\* indica un parámetro que fue de utilidad para discriminar otra o que en conjunto contribuye al reconocimiento y \* es un parámetro que en ciertas ocasiones fue útil para determinar la especie o que permite asegurar la identidad de la misma, pero por sí sólo no resultó relevante.

Especie	Frecuencia principal	Frecuencia mínima	Frecuencia máxima	Amplitud de banda	Duración	Ciclo de función	Armónicos	Forma del pulso
<i>P. macrotis</i>	***	**	**	*				***
<i>P. parnellii</i>	***		**	*	*	**		***
<i>P. davyi</i>	***	*	*	*			*	***
<i>M. megalophylla</i>	***			*	*			***
<i>N. stramineus</i>					*		***	
<i>E. furinalis</i>	**	***			*			*
<i>L. ega</i>	**	***						*
<i>L. intermedius</i>	**	***			*			*
<i>M. keaysi</i>	***	*						*
<i>R. aeneus</i>	***							*
<i>Eumops</i>	***				**			***
<i>M. rufus</i>	***		*	**	**			**
<i>M. sinaloae</i>	***		*	**	**			**
<i>N. laticaudatus</i>	***							

### El método y el sistema de detección y análisis empleados para la descripción de los sonidos

La mayor parte de los estudios previos sobre el diseño de los llamados de ecolocalización de algunas especies del área de estudio, conducidos por otros autores, fueron realizados con equipos o métodos diferentes a los utilizados en presente trabajo. En casi todos los casos se utilizaron distintas versiones del equipo de detección ANABAT (O' Farrell y Miller 1997; Fenton *et al.* 1998; O' Farrell *et al.* 1999 a), aunque también se han utilizado otros dispositivos (Audet 1993, Kalko 1995). Los sistemas de detección y análisis utilizado en este trabajo (Pettersson Elektronik AB), permitieron la observación de componentes de las secuencias, tales como la estructura armónica y diferencias en la intensidad de los pulsos de manera gráfica, que no se pueden visualizar con facilidad a través de otros sistemas. Esta información contribuyó a detallar hasta cierto nivel la descripción del diseño de ecolocalización de las diferentes especies de murciélagos. El uso de cierto equipo o método, sin embargo, no ha limitado realmente las posibilidades de obtener resultados completos para gran cantidad de especies.

Muchos factores afectan la calidad de los registros de llamados de los murciélagos en vuelo libre, incluyendo la direccionalidad de la emisión del sonido, las características del micrófono, la distancia del detector al murciélago, el equipo utilizado para registrar los

sonidos, así como las condiciones climáticas propias de la zona o la estación, como el viento, la temperatura y la humedad relativa (Obrist 1995).

Es claro que la carencia de un método estandarizado es fuente de sesgos importantes y de variaciones considerables en los resultados, lo cual puede enmascarar o potenciar diferencias en el diseño de los llamados de las especies (Hayes 1997; Barclay 1999b). Sin embargo, a través de la comparación de métodos es posible entender la magnitud de la variación dada por este factor. Aunque el nivel de comparación que se hizo en este trabajo es superficial, se observó que los resultados obtenidos a través de otros sistemas de detección y análisis y los recopilados en el presente trabajo presentaron más similitudes que diferencias.

La existencia de registros de una misma especie de regiones, métodos o situaciones de vuelo diferentes permiten enriquecer la información acerca de las especies y evaluar qué efecto real tiene cada uno de esos factores en la calidad de los sonidos obtenidos. Para poder llegar a una conclusión sobre la magnitud de la variabilidad dada por distintas causas, es necesario llevar a cabo más estudios comparativos que permitan identificar sesgos (ver Parsons *et al.* 2000).

Los métodos para hacer la identificación y discriminación de especies también varían considerablemente. Además de las técnicas cuantitativas y cualitativas, existen diferentes criterios para definir los parámetros en los que se basan las descripciones de los llamados de las especies. Asimismo, hay variables a las que se les da más peso que a otras, lo cual se hace también a juicio del investigador.

Las descripciones realizadas en este trabajo, son producto de una aproximación cualitativa, ya que no se aplicaron pruebas estadísticas para la discriminación de especies. La razón de esto es que la muestra obtenida no fue lo suficientemente grande para aplicar una prueba cuyos resultados fueran confiables. Es recomendable, por tanto, corroborar los resultados aquí obtenidos en estudios posteriores, una vez que se logre tener una muestra mayor de secuencias de cada especie.

A pesar de que se han hecho intentos por automatizar la identificación mediante parámetros matemáticos (Parsons 1997) o programas de computadora (Herr *et al.* 1999) con el fin de evitar la subjetividad, aun no se ha llegado a resultados satisfactorios, pues sigue siendo imprescindible la experiencia del investigador, basada en la observación de la fauna en condiciones de campo.

Todas aquellas descripciones que se realizaron con base en individuos en condiciones de encierros y recién liberados deben ser corroboradas posteriormente con grabaciones en condiciones naturales si es posible, ya que la utilidad de los registros obtenidos en cautiverio es limitada y depende de la especie. Las grabaciones obtenidas de individuos tanto en el campo como en cuarto mostraron ser muy similares en sus características de frecuencia, aunque no de tiempo, excepto en el caso de la mayoría de los molósidos. En algunos casos, estas descripciones pueden ser útiles para ubicar murciélagos en el campo por la frecuencia, o por lo menos para discriminar la especie sobre un intervalo de frecuencias conocido.

### **El área de estudio y el reconocimiento de especies**

La estructura de una comunidad, la riqueza de especies y el tipo de forrajeo que cada una de ellas lleva a cabo, permite o limita la identificación de los llamados de ecolocalización en las comunidades de murciélagos. El hecho de que Yucatán exhiba baja riqueza de especies de murciélagos (Arita 1997) facilita la identificación, además de que el número de especies de un mismo género es reducido. Las dos especies de *Pteronotus* muestran llamados muy característicos, por lo que es imposible confundirlos. En los vespertiliónidos de la comunidad sólo el género *Lasiurus* posee dos especies y éstas pueden reconocerse por la amplitud de banda de sus llamados. En el caso de los molósidos, las dos especies del género *Molossus* pudieron ser reconocidas correctamente y sólo las especies de *Eumops* no fueron discriminadas con los datos obtenidos.

En la ciudad de Mérida y sus alrededores se encontraron diez de las especies de murciélagos insectívoros aéreos de Yucatán y tres restantes fueron capturadas (para registrarlas en cautividad) o grabadas a la salida de sus refugios. Este hecho puede sugerir varias cosas: a) que la mayor parte de la fauna de murciélagos insectívoros está presente en cualquier sitio de Yucatán y sólo algunas especies explotan hábitats más específicos, por lo que son difíciles de capturar; b) que la presencia de una ciudad puede resultar benéfica para muchas especies de murciélagos insectívoros no especialistas, c) que en la ciudad existen recursos lo suficientemente diversos para que puedan coexistir casi todas las especies del estado. Tres especies no fueron encontradas volando libremente ni en refugios. De *Lasiurus blossevillii* sólo se tiene un registro de restos óseos en una caverna (Arroyo-Cabrales y Álvarez 1990) por lo que es probable que no esté realmente presente

en la zona de estudio. *Promops centralis*, es reportado por Jones *et al.* (1973) en Yaxcach y lo considera una especie rara en la zona. Posteriormente es reportada por Bowles *et al.* (1990) como una especie capturada con relativa frecuencia (59 individuos) en el *Club Campestre de Mérida*, uno de los sitios en los que se llevó a cabo el muestreo para este estudio. En este caso, no fue posible capturar ejemplares ni asociar ultrasonidos con esta especie en ninguno de los sitios de muestreo, por lo que asumimos que no se presentó durante los periodos de toma de datos. Una posibilidad para explicar la ausencia de dicha especie es que explote un hábitat específico o que sus refugios y/o sitios de alimentación estén alejados de Mérida debido a cambios ocurridos en la ciudad en estos años y que influyeron en la disponibilidad de los recursos adecuados para la especie (un ejemplo indicativo de esto es Gaisler *et al.* 1998). De *Saccopteryx bilineata* tampoco se obtuvo ningún tipo de información durante el periodo de muestreo, dado que habita principalmente en zonas costeras (J. Ortega, comunicación personal). Otros registros de *S. bilineata* son documentados por Hatt *et al.* (1953) y Jones *et al.* (1973). En ambos trabajos se capturó un individuo de la especie en Chichén-Itzá. Existen algunas descripciones de los llamados de ecolocalización de individuos de esta especie provenientes de Belice (O' Farrell y Miller 1997), y de Costa Rica, Panamá y Venezuela (Barclay 1983; Kalko 1995), por lo que con base en estos datos se pudo haber ubicado y reconocido a la especie en Yucatán.

### **Ecolocalización y hábitos de forrajeo y las especies de murciélagos de Yucatán: implicaciones ecológicas del diseño de lo llamados**

Los diseños de llamados de ecolocalización existentes en la naturaleza, han sido seleccionados a través de la evolución y parecen cumplir eficientemente con las funciones de detección, localización y evaluación de presas potenciales y obstáculos en diferentes ambientes (Schnitzler y Henson 1980; Neuweiler 1989; Fenton 1990). Los requerimientos perceptivos difieren notablemente entre los murciélagos insectívoros que forrajean en espacios abiertos sin obstáculos y las especies que lo hacen cerca o dentro de la vegetación o por encima de la superficie del agua (Neuweiler 1989; Schnitzler y Kalko 1998). Esto determina el uso de señales con características diferentes.

En la figura 24, se muestran los diferentes patrones en los llamados de las especies de murciélagos estudiadas en relación con su hábitat preferente. Dentro de la variabilidad encontrada en las emisiones, sin embargo, predominó cierto tipo de diseño en los

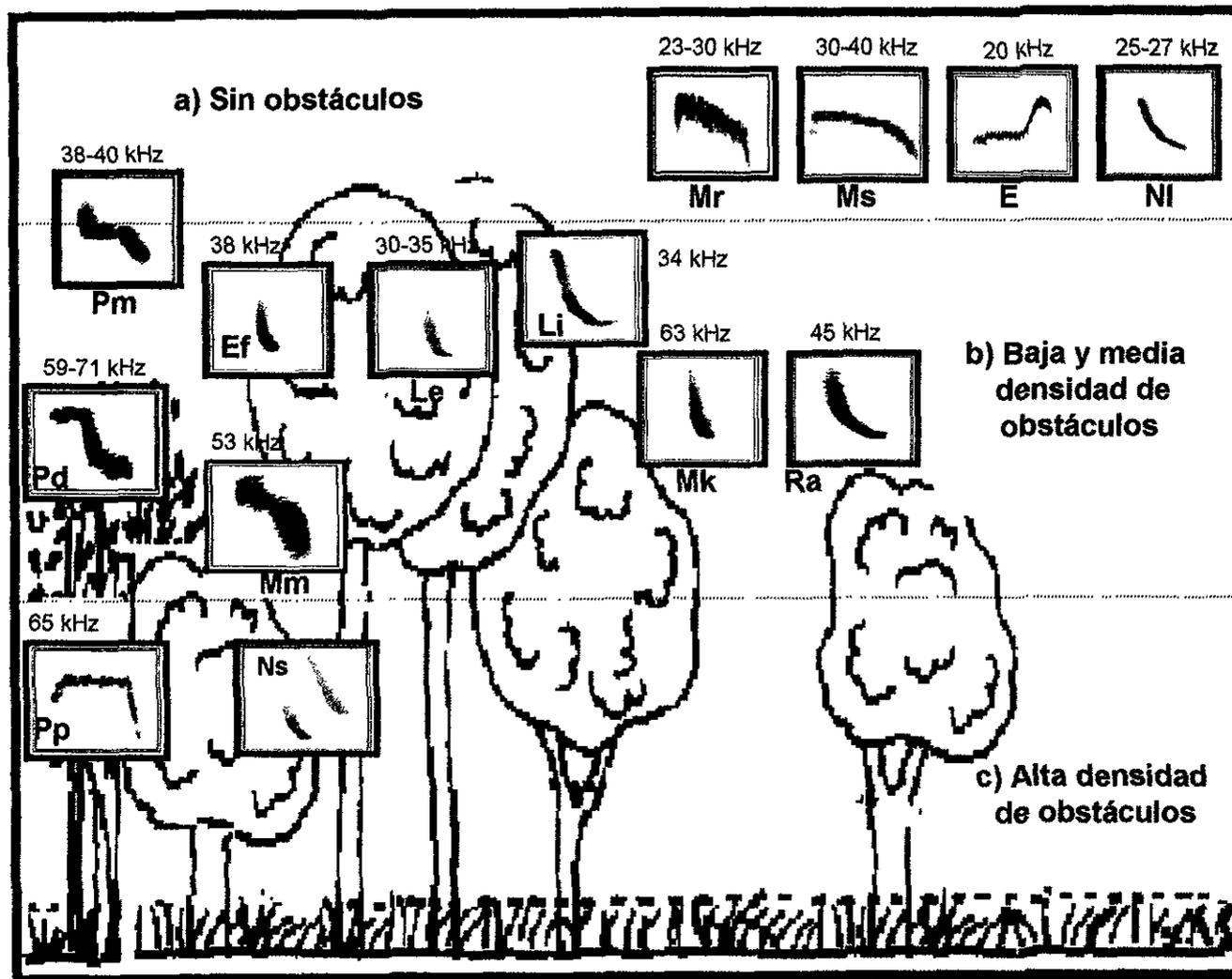


Figura 24.. Esquema que muestra la correspondencia entre los tipos de llamado de los murciélagos de Yucatán estudiados y los hábitats más comunes en los que fueron encontrados. En el inciso a) de izquierda a derecha están: (Mr) *Molossus rufus*; (Ms) *M. sinaloae*; (E) *Eumops* y (NI) *Nyctinomops laticaudatus*. En el inciso b) se encuentran (Pm) *Peropteryx macrotis*, (Ef) *Eptesicus furinalis*, (Le) *Lasiurus ega*, (Li) *L. intermedius*, (Mk) *Myotis keaysi*, *Rhogeessa aeneus*, (Pd) *Pteronotus davyi* y (Mm) *Mormoops megalophylla* (hipotéticamente). En c) se encuentran las especies (Pp) *Pteronotus parnellii* y (Ns) *Natalus stramineus* (hipotéticamente). (Dibujo de M. Santos, modificado por J. Granados).

llamados. Esto tiene implicaciones en cuanto al uso del hábitat de los murciélagos e indica que la mayor parte de las especies son capaces de volar en espacios abiertos cerca de la vegetación u obstáculos y que están especializados para determinar información detallada de los objetivos, más que para un amplio intervalo de detección. Este tipo de murciélagos muestra mayor plasticidad para resolver problemas dados por cambios en la situación de vuelo (Kalko y Schnitzler 1993; Obrist 1995; Barclay 1999).

La variación en los llamados de ecolocalización se relaciona con el tamaño corporal, la morfología alar y el hábitat de forrajeo de diferentes especies (Aldridge y Rautenbach 1987; Norberg y Rayner 1987; Fenton 1990; Barclay y Brigham 1991; Schnitzler y Kalko 1998; Barclay *et al.* 1999). Especies grandes con alta carga alar presentan un vuelo rápido y poca maniobrabilidad (Norberg y Rayner 1987), por lo que tienden a forrajear en espacios abiertos. Estos murciélagos requieren de detección a larga distancia y usan llamados largos de gran intensidad, frecuencia baja y banda estrecha de frecuencias (Barclay y Brigham 1991). Dentro de esta categoría se encuentran las especies de molósidos de Yucatán (figura 24).

Las especies de menor tamaño vuelan más lentamente y presentan mayor maniobrabilidad (Norberg y Rayner 1987) por lo que pueden forrajear en sitios próximos a la vegetación. Estos emplean llamados de mayores frecuencias (Barclay y Brigham 1991). Este es el caso de las cinco especies de vespertiliónidos que fueron encontrados principalmente por arriba de cuerpos de agua, en espacios abiertos cerca de los árboles o lámparas de la calle (figura 24). *Rhogeessa aeneus*, fue detectado en algunas ocasiones por debajo de árboles altos alimentándose cerca del suelo.

*Pteropteryx macrotis* fue encontrado volando por encima del dosel o en áreas carentes de árboles. La mayor parte de los embalonúridos reportados poseen llamados compuestos principalmente por CF y QFC (Kalko 1995; O' Farrell y Miller 1997). En este caso, las emisiones de esta especie muestran una combinación de componentes FM- CF, con amplitud de banda y duración moderadas, lo cual sirve para la detección de ecos débiles y también para la obtención de información sobre distancia y ángulo de los objetivos (Simmons y Stein 1980; Schnitzler 1987; Kalko 1995; figura 24).

*Pteronotus davayi* y *Mormoops megalophylla* utilizan componentes de frecuencia combinados. Ambos pueden ser encontrados en espacios con alta o media densidad de obstáculos y utilizan estrategias de ecolocalización para detectar a través de los

componentes de banda estrecha a las presas y ubicar su posición y ángulo a través de los componentes FM de sus llamados (Simmons y Stein 1980; Kalko 1995; figura 24).

*Natalus stramineus* es una especie de la que no se tiene suficiente información sobre sus hábitos de forrajeo. Se piensa que debido al tipo de llamados que efectúa este murciélago, tal vez es un insectívoro de sustrato, que como los miembros de la familia Phyllostomidae (Belwood 1988) y algunos de Thyropteridae (Fenton y Rydell 1999), presenta llamados compuestos por varios armónicos, frecuencia modulada, corta duración y baja intensidad, todo lo cual puede ser útil para la detección y estimación de características detalladas del hábitat, ya que parte de la detección de presas en ambientes con alta densidad de obstáculos se realiza a través de otros sentidos (Schnitzler y Kalko 1998; figura 24).

*Pteronotus parnellii* es una especie excepcional debido a que su comportamiento ecolocalizador comparte más similitudes con las especies de rinolófidos e hiposidéridos que con los miembros de la familia a la que pertenece. Vuela en sitios con alta densidad de obstáculos y sus emisiones son más aptas para la detección de frecuencia de revoloteo que para la definición de detalles. Esta especie siempre fue detectada volando al ras del agua y en pequeñas veredas dentro de la vegetación (figura 24).

Como se ha hecho notar, la estructura de los llamados puede influenciar la habilidad del murciélago a detectar su presa en ambientes con obstáculos. La duración de los pulsos está asociada con el tipo de hábitat y la estrategia de forrajeo de los murciélagos. Algunos vespertiliónidos, por ejemplo, disminuyen la duración de sus llamados cuando pasan de un espacio abierto a uno con obstáculos, con lo cual evitan el traslape de la señal emitida con el eco resultante (Kalko y Schnitzler 1993).

Asimismo, la frecuencia de los llamados se correlaciona inversamente con el tamaño corporal del murciélago, lo cual implica que las especies pequeñas emiten señales de mayor frecuencia que especies grandes (Jones 1994). Igualmente la frecuencia de los llamados determina el intervalo de detección de los objetos. Así, las frecuencias mayores indican detección de intervalo corto, mientras que las frecuencias bajas implican detección de intervalo amplio (Kalko 1995). Las frecuencias dominantes determinan el tamaño de las presas que el murciélago puede localizar y la habilidad de ciertos objetivos para detectar y evadir a los murciélagos (Jones y Rydell 1994), aunque en esto también influyen otros

factores, como la disponibilidad de recursos en el hábitat o mecanismos de defensa propios de ciertas presas (Waters *et al.* 1995).

### **La variación intraespecífica en el diseño de los pulsos de ecolocalización**

Actualmente existe cierta controversia sobre el tema de identificación acústica de especies debido a la variación en los llamados de ecolocalización que en algunos estudios se ha documentado (Thomas *et al.* 1987; Rydell 1990, 1993; Kalko 1993; Obrist 1995; Hayes 1997; Habersetzer y Francis 1998; Barclay 1999; Barclay *et al.* 1999). Desde el comienzo de la investigación en ecolocalización, se ha reportado cierta flexibilidad en los llamados de diferentes especies (Thomas *et al.* 1987; Obrist 1995). La aparición de más evidencia acerca de la variación intraespecífica en los llamados, ha hecho notar ciertas complicaciones en la identificación acústica de algunas de ellas (Thomas *et al.* 1987), lo cual puede tener implicaciones sobre estudios de diversidad y ecología de murciélagos. Esta variabilidad puede dificultar la diferenciación certera de algunas especies, por lo que es necesario tener precaución por este hecho antes de llegar a una conclusión sobre la identidad de las mismas en una localidad. Es claro que dicha variabilidad puede ser mayor en algunas especies que en otras y también depende de la cantidad de especies que coexistan en un mismo sitio, el tipo de hábitat que exploten así como la disponibilidad y tamaño de las presas, lo cual se refleja en su estrategia de forrajeo y en el diseño de sus llamados.

#### **Fuentes de variación intraespecífica**

La variación intraespecífica (figura 25) se presenta a distintos niveles: a) individual, b) dentro de una población y c) entre poblaciones.

a) Al nivel individual, el tipo de variación más obvio para algunos autores, se da durante la secuencia de ataque de un murciélago, en donde se efectúan cambios en las características de frecuencia, tiempo y estructura de los llamados para cumplir con funciones específicas (Barclay 1999). Asimismo la transformación de ciertas características de las señales acústicas ocurre como resultado de cambios conductuales a corto plazo dadas por la situación de vuelo (Schnitzler y Kalko 1998), lo cual puede incrementar la eficiencia para manejar cierta variedad de circunstancias y con ello se disminuye la especificidad de hábitats de forrajeo y de dietas (Rydell 1993). Esta variación, sin embargo, puede ser fácilmente reconocible puesto que los pulsos especiales o diferentes se graban en

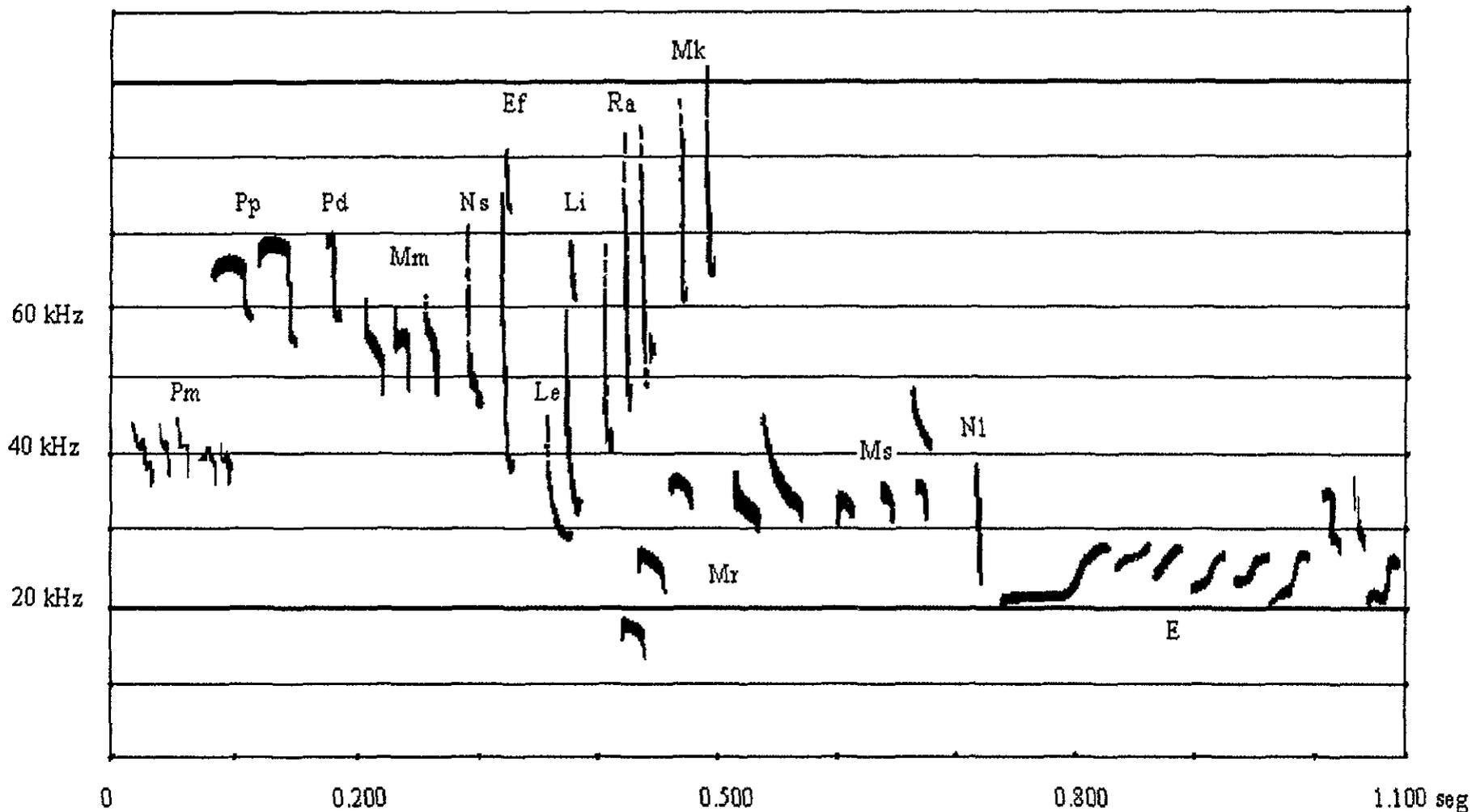


Figura 25. Síntesis de los diferentes tipos de pulsos de ecolocalización en fase de búsqueda de 13 especies y un género de murciélagos insectívoros aéreos de Yucatán. Éste, muestra la variación encontrada en cada una de las especies estudiadas. De izquierda a derecha: (Pm) *Peropteryx macrotis* (cinco pulsos); (Pp) *Pteronotus parnelli* (dos pulsos); (Pd) *P. davyi* (un pulso); (Mm) *Mormoops megalophylla* (tres pulsos); (Ns) *Natalus stramineus* (un pulso); (Ef) *Eptesicus furinalis* (un pulso); (Le) *L. ega* (un pulso); (Li) *L. intermedius* (un pulso); (Ra) *Rhogeessa aeneus* (tres pulsos); (Mk) *Myotis keaysi* (dos pulsos); (Ra) *Rhogeessa aeneus* (tres pulsos); (Ma) *Molossus rufus* (cinco pulsos), (Nl) *Nyctinomops laticaudatus* (un pulso); (Ms) *Molossus sinaloae* (cuatro pulsos); y (E) *Eumops* (9 pulsos). (Dibujo por M. Santos).

secuencias que contienen también pulsos típicos de la fase de búsqueda. Además se debe tomar en cuenta que existen especies cuyos pulsos son prácticamente invariables. Otro tipo de variación individual puede estar definida por la altitud de vuelo de las especies, como demostraron Egebjerg y Miller (1999). Ejemplos concretos de variación registrados en este trabajo fueron los de *Lasiurus ega* (figura 16), cuyos llamados presentaron dos comportamientos asociados a la situación de vuelo y los de *Molossus rufus* (figura 20) y en menor escala de *M. sinaloae* (figura 21), que dentro de una misma secuencia y entre secuencias se encontraron distintas formas de pulsos para un mismo llamado. En estos casos, la principal variación se dio en la estructura frecuencia-tiempo (es decir distribución y proporción de los componentes de frecuencia), más que en los propios valores de frecuencia y tiempo. A pesar de esta variación ambas especies pueden ser reconocidas por observación y por las frecuencias dominantes de los pulsos. Esto indica que la variabilidad está limitada por la morfología de cada especie y funcionalidad de los llamados para obtener determinada información

b) La variación a nivel poblacional puede ser causada por características morfométricas de los individuos y dimorfismo sexual, así como transformaciones del repertorio acústico por la edad o por aprendizaje (Obrist 1995; Barclay 1999; Brigham *et al.* 1989). Asimismo la variación puede servir para marcar diferencias de estatus dentro de una población (Brigham *et al.* 1989; Jones *et al.* 1992; Rydell 1993), tomando en cuenta que probablemente los llamados de ecolocalización son empleados para la comunicación con otros individuos, como lo planteó Fenton (1984). Se ha observado, por ejemplo, que algunos vespertiliónidos alteran sus llamados dependiendo de la cercanía de otros individuos (Obrist 1995).

c) Entre las poblaciones de algunas especies, las diferencias geográficas determinan la variación de las señales (Belwood y Fullard 1984; Thomas *et al.* 1987; Parsons 1997), aunque en otras, esa variación es tan pequeña que resulta despreciable. Esto puede darse por las condiciones particulares de los microhábitats en que se desenvuelven, una composición distinta en la comunidad de especies o el tipo de recursos disponibles.

Todos estos factores actúan en distinta magnitud dependiendo de cada especie, por lo cual existen especies fácilmente identificables independientemente de las condiciones en que fueron grabados, como en el caso de los mormópidos con los que se trabajó, los cuales parecen tener señales con características más estables (O' Farrell y Miller 1997; Ibáñez *et al.*

1999), así como familias enteras que presentan dificultades para su identificación, como el caso de los vespertiliónidos y algunos molósidos. Esto puede deberse al nivel de especialización auditiva de las especies en relación con el hábitat (Neuweiler 1989).

Así como en los ejemplos planteados, se requiere realizar más estudios sobre las especies incluyendo la variación en cada una, los principales factores que la estén provocando, así como la magnitud con la que actúan, con el fin de lograr caracterizaciones completas que permitan el reconocimiento de especies en un nivel más amplio.

Otro factor de controversia, en este contexto, es que existen factores que limitan el diseño de los llamados, por lo cual no puede haber llamados propios de cada especie dentro de una comunidad. Barclay (1999) arguye que normalmente en las comunidades de murciélagos existen muchas especies que presentan llamados similares y pocas que exhiben llamados que los hagan fácilmente identificables, debido a que la física del sonido no permite que cualquier diseño pueda ser efectivo para la detección y evasión de obstáculos en un intervalo útil para el murciélago. Así, la selección natural favoreció la evolución de llamados adecuados para la detección de presas y no diseños que permiten la identificación del emisor a otros organismos. También se señalan limitantes morfológicas y fisiológicas propias de los animales ecolocalizadores, lo cual permite la emisión de cierto tipo de llamado útil para la recolección de determinada información (Francis y Habersetzer 1998).

Desde otro punto de vista, estos factores limitan también la flexibilidad de la estructura de las señales, por lo cual cada especie posee un intervalo propio de variación. No es fácil saber con qué magnitud estos factores determinan el diseño de las señales acústicas, pues esto dependerá de las especies que se estudien y de las características particulares del medio en el cual se desarrollan.

### **Perspectivas y recomendaciones para estudios posteriores**

En este trabajo se realizó una aproximación a los llamados de ecolocalización de los murciélagos insectívoros para la identificación de especies en Yucatán. Los resultados obtenidos en este trabajo muestran los patrones generales de ecolocalización de éstos, información que puede ser útil para diversos fines. La mejor manera de efectuar monitoreo de especies es a través de la combinación de técnicas (Barclay 1999; O' Farrell y Gannon 1999; Rydell *et al.* en prensa). Así, es posible corroborar algunos datos y

complementar el estudio. Sólo a través del muestreo acústico en conjunción con el uso de redes, es posible obtener información completa acerca de la fauna de una localidad. El primer método es útil para detectar a las especies que vuelan por encima del dosel, emiten sonidos de alta intensidad y su captura por medio de redes es improbable. El segundo permite la detección de todas las especies que vuelan entre la vegetación o a la altura del dosel y/o emiten pulsos de baja intensidad (murciélagos insectívoros de sustrato, por ejemplo), que sean indistinguibles de otras especies o que no pueden ser detectadas acústicamente.

Para poder utilizar eficientemente la técnica de detección acústica con la finalidad de identificar y monitorear especies, es necesario tomar en cuenta más información ecológica del murciélago que facilite su reconocimiento en diversas situaciones de vuelo. El uso de hábitats o tipos de forrajeo más comunes en las especies puede reflejar características del ambiente y la abundancia de ciertos recursos disponibles y adecuados para las mismas. Además, la variabilidad diferencial en los llamados de las especies podría implicar diferentes flexibilidades de forrajeo y con ello la susceptibilidad de cada una de ellas a cambios a largo plazo en su hábitat principal (Fenton 1990; Obrist 1995). Si esto es estudiado con mayor detalle, podrían determinarse indicadores de especies más susceptibles al deterioro ambiental que otras, lo que, en combinación con otros factores sería útil para detectar sitios convenientes para la conservación.

Es necesario hacer estudios más detallados sobre las señales acústicas de cada especie y conseguir grabaciones en condiciones naturales de aquellas que fueron grabadas en encierros para completar el acervo de información existente y cubrir, en la medida de lo posible, el intervalo de variabilidad de las especies. Esa tarea corresponderá a estudios posteriores basados en estos resultados, lo cual contribuirá a completar el acervo de llamados existentes en México y por lo tanto a completar también los inventarios de la fauna de murciélagos en diversas localidades. Asimismo, la información obtenida a través de la comparación puede ser importante para determinar los factores de variación tanto metodológicos como ecológicos de las especies.

Es necesario diseñar métodos de análisis que permitan discriminar correctamente especies similares, pues en la actualidad sigue siendo una tarea difícil en la mayor parte de las comunidades de murciélagos. Hasta el momento sólo la experiencia ha permitido llegar a conclusiones al respecto, lo cual le confiere mucha subjetividad a los resultados.

Asimismo es necesario afinar el diseño de los métodos empleados para entender los verdaderos alcances de esta técnica (Parsons *et al.* 2000).

### **Recomendaciones y advertencias finales**

Para que la técnica de muestreo acústico sea útil, es importante tener en cuenta ciertas limitaciones de la misma o tener algunas precauciones:

1) No todas las especies pueden ser reconocidas a través del muestreo acústico. Esto se debe a que puede haber señales de dos o más especies que tengan gran similitud entre sí o especies de un mismo género que tengan incluso características morfológicas similares. Así, se debe tomar en cuenta el sitio en el que se lleve a cabo el muestreo y las posibles especies que allí habitan.

2) Existen diversas formas de discriminación y reconocimiento de especies. Algunas de ellas son cualitativas, como el presente trabajo o el realizado por O' Farrell *et al.* 1999. Otras, se basan en análisis cuantitativos para lograr el reconocimiento y discriminación de especies (Parsons *et al.* 1997). Ambas poseen ventajas y limitaciones. Si se cuenta con una muestra lo suficientemente grande, se recomienda hacer uso de métodos estadísticos, sin menospreciar la experiencia dada por observaciones en el sitio de estudio.

3) Es importante analizar y fijar parámetros de medición generales para describir los llamados de cada especie, pero también deben ponderarse de manera diferencial la utilidad de algunos de ellos en cada caso, lo cual optimiza el análisis.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

---

- Aguilera 1958 H., N. 1958. Suelos. En: Beltrán (ed.). *Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*. Pp: 177-212. 2° Tomo. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, A.C. México, D.F.
- Ahlén, I. 1981. *Identification of Scandinavian bats by their sounds*. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Wildlife Ecology, Report 6, Swedish University of Agricultural Science.
- Aldridge, H. D. J. y I. L. Rautenbach. 1987. Morphology, echolocation, and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology*, 56: 763-778.
- Altringham, J. D. 1996. *Bats: Biology and Behaviour*. Oxford University Press. Oxford. 262 pp.
- Arita, H. T. 1992. *Ecology and conservation of cave bats communities in Yucatan, Mexico*. Tesis doctoral. University of Florida. Florida. 280 p.
- Arita, H.T. 1996. The conservation of cave-roosting bats in Yucatan, Mexico. *Biological Conservation*, 76:177-185.
- Arita, H.T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology*, 66: 83-97.
- Arita, H. T. y G. Ceballos. 1997. Los mamíferos de México: distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 2: 33-71.
- Arita, H.T. y J. A. Vargas. 1995. Natural history, interspecific association and incidence of the cave bats of Yucatan, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 40: 29-37.
- 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.
- Arroyo-Cabrales, J. y T. Alvarez. 1990. *Restos óseos de murciélagos procedentes de las grutas de Lol-tún*. Pp. 1-103. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D.F.
- Audet D., Engstrom, M. D y M. B. Fenton. 1993. Morphology, karyology and echolocation calls of (Chiroptera: Vespertilionidae) from the Yucatan Peninsula. *Journal of Mammalogy*, 74: 498-502.
- Barclay, R. M. R. 1983. Echolocation calls of emballonurid bats from Panama. *Journal of Comparative Physiology*, 151: 515-520.
- Barclay, R. M. R. 1986. The echolocation calls of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasionycteris noctivagans*) bats and their consequences for prey selection. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 2700-2705.

- Barclay R. M. R. y R. M. Brigham. 1991. Prey detection, dietary niche breadth, and body size in bats: why are aerial insectivorous bats so small? *American Naturalist*, 137: 693-703.
- Barclay R. M. R. y R. M. Brigham. 1994. Constraints on optimal foraging: a field test of prey discrimination by echolocating insectivorous bats. *Animal Behaviour*, 48:1013-1021.
- Barclay, R. M. R., J. H. Fullard y D. S. Jacobs. 1999. Variation in the echolocation calls of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*): influence of body size, habitat structure, and geographic location. *Canadian Journal of Zoology*, 74 (4): 323-385
- Barclay, R. M. R. 1999. Bats are not birds- A cautionary note on using echolocation calls to identify bats: a comment. *Journal of Mammalogy*, 80(1): 290-296.
- Belwood, J. J. 1988. Foraging behavior, prey selection and, echolocation in Phyllostomine bats (Phyllostomidae). En: Nachtigall, P. E. (Ed.). *Animal Sonar: Processes and Performance*. Plenum Press, New York.
- Belwood, J. J. y J. H. Fullard. 1984. Echolocation and foraging behavior in the Hawaiian hoary bat, *Lasiurus cinereus semotus*. *Canadian Journal of Zoology*, 62:2113-2120.
- Bogdanowicz, W., M. B. Fenton y K. Daleszczyk 1999. The relationships between echolocation calls, morphology and diet in insectivorous bats. *Journal of Zoology*, 247: 381-393.
- Brigham, R. M., Cevik J. E. y M. B. C. Hickey. 1989. Intraspecific variation in the echolocation calls of two species of insectivorous bats. *Journal of Mammalogy*, 70: 426-428.
- Bowles, J. B., P. D. Heideman y K. R. Erickson. 1990. Observations of six species of free tailed bats (Molossidae) from Yucatan, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 35: 151-157.
- Crome, F. H. y G. C. Richards. 1998. Bats and gaps: microchiropteran community structure in Queensly rain forest. *Ecology*, 69: 1960-1969.
- Cromer, H. A. 1974. *Physics for the life sciences*. Mc Graw Hill. 497 pp.
- Duch, A. J. 1988. *La conformación territorial del estado de Yucatán*. Universidad Autónoma de Chapingo. México, México
- Egebjerg, J. M. y L. A. Miller. 1999. Echolocation signals of the bat *Eptesicus serotinus* recorded using a vertical array: effect of flight altitude on searching signals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 47: 60-69.

- Fenton, M. B. y P.B. Bell. 1981. Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *Journal of Mammalogy*, 62(2): 233-243.
- Fenton, M. B. 1982a. Echolocation, insect hearing and feeding ecology of insectivorous bats. Pp. 261-285. En: Thomas H. (Ed.). *Ecology of bats*. Plenum Publishing Corporation, New York.
- Fenton, M. B. 1982b. Echolocation calls and patterns of hunting and habitat use of bats (Microchiroptera) from Chilagoe, North Queensly. *Australian Journals of Zoology*, 30: 417-425.
- Fenton, M. B, H. G. Merriam y G. L. Holroyd. 1983. Bats of Kootenay, Glacier, and Mount Revelstoke national parks in Canada: identification by echolocation calls, distribution, and biology. *Canadian Journal of Zoology*, 61(11): 2503-2508.
- Fenton, M. B. 1988. Detecting, recording and analyzing Vocalizations of bats. Pp 91-104. En: T. H. Kunz (Ed.) *Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats*. The Smithsonian Institution Press. Washington, D. C.
- Fenton, M. B. 1990. The foraging behavior and ecology of animal-eating bats. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 411-422.
- Fenton, M.B. 1992. *Bats*. Facts On File. New York. 207 pp.
- Fenton, M. B. 1994. Echolocation: its impact on the behavior and ecology of bats. *Ecoscience*, 1 (1): 21-30.
- Fenton, M. B., D Audet, M. K. Obrist y J. Rydell. 1995. Signal strength and self- deafening: the evolution of echolocation in bats. *Paleobiology*, 21 (2): 229-242.
- Fenton, M. B. 1995. Natural History and Biosonar Signals. Pp. 37-86. En: Popper, A. N. y R. R. Fay (Eds). *Hearing by Bats*. Springer Hybook of Auditory Research, vol.5. Springer-Verlag. U.S.A.
- Fenton, M. B., I. L. Rautenbach, J. Rydell, H. T. Arita, J. Ortega; S. Bouchard, M. D. Hovorka, B. Lim, E. Odgren, C. V. Portfors, W. M. Scully, D. M. Syme y M. J. Vonnhof. 1998. Emergence, echolocation diet and foraging behavior of *Molossus ater* (Chiroptera: Molossidae). *Biotropica*, 30: 314-320.
- Fenton, M. B., J. Rydell, M. J. Vonnhof, J. Ekl F. y W. C. Lancaster. 1999. *Canadian Journal of Zoology*, 77: (12) 1891-1900.
- Flores, M. J. J. 1999. *Hábito alimentario del murciélago zapotero (Artibeus jamaicensis) en Yucatán, México*. Tesis (licenciatura). Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, D.F. 64 pp.

Flores-Villela, O y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados Vegetación y uso del suelo*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México. 2da. Ed. Ediciones Técnico Científicas. México, D.F.

Francis, C. M. y J. Habersetzer. 1998. Interspecific and intraspecific variation in echolocation call frequency and morphology of Horsh shoe bats, *Rhinolophus* and *Hipposideros*. Pp. 169-179. En: Kunz, T.H., y P.A. Racey (Eds). *Bat Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington and London.

Gaisler, J., J. Zukal, Z. Rehak y M. Homolka. 1998. Habitat preference and flight activity of bats in a city. *Journal of Zoology*, 244: 439-445.

García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. 4ª edición. Larios, México. 233 pp.

Griffin, D. R. 1958. *Listening in the dark*. Yale University Press, New Haven.

Griffin, D. R. 1959. *Echoes of bats and men*. Science Study Series. Anchor Books. New York, U.S.A.

Grinnell, A. D. 1995. Hearing in bats: An overview. Pp. 1-36. En: Popper, A. N. y R. R. Fay (Eds). *Hearing by Bats*. Springer Handbook of Auditory Research, vol.5. Springer-Verlag. U.S.A.

Guerrero, P. G. 1998. *Estructura morfológica de la comunidad de murciélagos de Yucatán, México*. Tesis (licenciatura). Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. 62 pp.

Guillén, A. 1996. *Ecolocación en murciélagos. Estudios desde una perspectiva ecológica y evolutiva*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, España.

Habersetzer, J. J. y G. Storch. 1989. Ecology and echolocation of the Eocene Messel Bats. Pp. 213-233. En: V. Hanák, I. Horáček y J. Gaisler, eds. *European Bat Research 1987*. Charles University Press, Prague.

Hayes, J.P. 1997. Temporal variation in activity of bats and the design of echolocation- monitoring studies. *Journal of Mammalogy*, 788 (2): 514-524.

Hickey, M. B. C., L. Archarya y S. Pennington. 1996. Resource partitioning by two species of Vespertilionid bats (*Lasiurus cinereus* and *Lasiurus borealis*) feeding around street lights. *Journal of Mammalogy*, 77 (2): 325-334.

Hill, J. E., y J. D. Smith. 1984. *Bats: A Natural History*. University of Texas Press. Austin. 243 pp.

- Heller, K-G. y M. Volleth. 1995. Community structure and evolution of insectivorous bats in the Palearctic and Neotropics. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 429-442.
- Henson, O. W. Jr. 1970. The ear and audition . En: Wimsatt W. A. (ed.). *Biology of bats*. Vol 2. Pp. 181-263. Academic Press, New York.
- Herr, A., N. I. Klomp, y J. S. Atkinson. 1997. Identification of bats echolocation calls using a decision tree classification system. *Complexity International*, (4), <http://www.esu.edu.au/ci/vol04/herr/batcall.html>
- Ibañez, C., A. Guillén, J. Juste B., y J. L. Pérez-Jordá. 1999. Echolocation calls of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) from Panama. *Journal of Mammalogy*, 80 (3): 924-928.
- Ibarra, M. G. 1996. *Biogeografía de los árboles nativos de la península de Yucatán: un enfoque para evaluar su estado de conservación*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 189 pp.
- INEGI. 1993. *Anuario estadístico del estado de Yucatán*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México.
- Jepsen, G. L. 1970. Bat origins and evolution . En: Wimsatt W. A. (Ed.). *Biology of bats*. Vol. 1. Pp. 1-64. Academic Press, New York.
- Jones, G., T. Gordon y J. Nightingale. 1992. Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalia*, 56-189-193.
- Jones, G. y J. Rydell. 1994. Foraging strategy and predation risk as factor influencing emergency time in echolocating bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 445-455.
- Jones, J. K., Jr., J. D. Smith y H. H. Genoways. 1973. Annotated checklist of mammals of the Yucatan Peninsula, México. I. Chiroptera. *Occasional Papers the Museum Texas Tech University*. Número 13.
- 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. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 415-428.
- Kalko, E. K. V. 1995. Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six neotropical sheat-tailed bats (Emballonuridae). *Symposium of Zoology. Society of London*, 67: 259-273.
- Kalko, E. K. V. y H. U. Schnitzler. 1998. How Echolocating Bats Approach and Acquire Food. Pp: 197-204. En: Kunz, T.H., y P.A. Racey (Eds). *Bat: Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington and London.

- Kössl, M., E. Mora, F. Coro, y M. Vater. 1999. Two-toned echolocation calls from *Molossus molossus* in Cuba. *Journal in Mammalogy*, 80 (3): 929-932.
- Kunz, T.H. y C. E. Brock. 1975. A comparison of mist nets and Ultrasonic Detectors for monitoring flight activity of bats. *Journal of Mammalogy*, 56 (4): 907-911.
- Mills, D. J., T. W. Norton, H. E. Parnaby, R. B. Cunningham y H. A. Nix. 1996. Designing surveys for microchiropteran bats in comple forest landscape- a pilot study from south-east Australia. *Forest Ecology and Management*, 85: 149-161.
- Moss, C. F. y H. U. Schnitzler. 1995. Behavioral Studies of Auditory Information Processing. Pp. 87-145. En: Popper, A. N. y R. R. Fay (Eds). *Hearing by Bats*. Springer Handbook of Auditory Research, vol.5. Springer-Verlag. U.S.A.
- Neuweiler, G. 1989. Foraging ecology and audition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 4 (6) 160-165.
- Neuweiler, G. 2000. *The Biology of Bats*. Oxford University Press, New York, Oxford. 310 pp.
- Norberg, U. M. y J. M. V. Rayner. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 316: 335-427.
- Norberg, U. M. 1990. Vertebrate: Ecological determinants of bat wing shape and echolocation call structure with implications for some fossil bats. pp.197-211. En: *European bat research*. V. Hanák, J. Horáček y J. Gaisler, eds. Charles University Press, Prague.
- Novaceck, M. J. 1985. Evidence of the echolocation for the oldest known bats. *Nature (London)* 315: 140-141.
- Novick, A. 1977. Acoustic orientation. Pp 73-287. En: Wimsatt W. A. (Ed). *Biology of Bats*. Vol. III. Academic Press, Inc.
- Obrist, M. K. 1995. Flexible bat echolocation: the influence of individual, habitat and conspecifics in sonar signal design. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36: 207-219.
- 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.
- O' Farrell, M. J. y W. L. Gannon. 1999. A comparison of acoustic versus capture techniques for the inventory of bats. *Journal of Mammalogy*, 80(1): 24-30.

O' Farrell, M. J., B. W. Miller y W. L. Gannon. 1999a. Qualitative identification of free-flying bats using the ANABAT detector. *Journal of Mammalogy*, 80 (1): 11-23.

O' Farrell, M. J., C. Corben, W. L. Gannon, y B. W. Miller. 1999b. Confronting the dogma: a reply. *Journal of Mammalogy*, 80(1): 297-302.

Parsons, S. 1997. Search-phase echolocation calls of the New Zealand lesser short-tailed bat (*Mystacina tuberculata*) and long-tailed bat (*Chalinolobus tuberculatus*). *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1487-1494.

Parsons, S., C. W. Thorpe y S. M. Dawson. 1997. Echolocation calls of the long-tailed bat: a quantitative analysis of types of calls. *Journal of Mammalogy*, 78(3): 964-976.

Parsons, S. A. M. Boonman y M. K. Obrist. 2000. Advantages and disadvantages of techniques for transforming and analyzing chiropteran echolocation calls. *Journal of Mammalogy*, 8(4): 927-938.

Pettigrew, J. D. 1986. Flying Primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. *Science*, 231-1304-1306.

Pettigrew, J. D. 1991. Wings or brain? Convergent evolution in the origin of bats. *Systematic Zoology*, 40: 199-216.

Pye, J. D. 1967. Synthesizing the wave forms of bat's pulses. En: Busnel R. B. (Ed.). *Animal Sonar Systems*. Laboratoty of Physiological Acoustic. Jouy-en-Josas, France.

Roverud, R. C. 1987. The processing of echolocation sound elements in bats: A behavioral approach. Pp. 152-170. En: *Recent Advances in the study of bats*. Fenton, M.B., P- Racey and J. M. V. Rayner. Cambridge University Press. Cambridge.

Rydell, J. 1990. Behavioral variation in echolocation pulses of the Northern bat, *Eptesicus nilssoni*. *Ethology*, 90: 103-113.

Rydell, J. 1993. Variation in the sonar of an aerial-hawking bat (*Eptesicus nilsonii*). *Ethology*, 93: 275-284.

Rydell, J., A. Entwistle y P. A. Racey. 1996. Timing of foraging flights of three species of bats in relation to insect activity and predation risk. *Oikos*, 76: 243-252.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D. F.

Rzedowski, J. 1990. *Carta vegetación potencial (IV. 8.2). 1:4,000,000. Atlas Nacional de México*. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Schnitzler, H-U y O. W. Henson, Jr. 1980. Performance of airborne animal sonar systems. I. Microchiroptera. Pp. 109-182. En: Busnel R. G. y J. F. Fish (Eds.). *Animal sonar systems*. Plenum, New York.

Schnitzler, H. U., E. Kalko, E. Miller y A. Surlykke. 1987. The echolocation and hunting behavior of the bat, *Pipistrellus kuhli*. *Journal of Comparative Physiology A*, 161: 267-274.

Schnitzler, H-U. y E. K. V. Kalko. 1998. How echolocating bats search and find food. Pp.183-196. En: Kunz, T. H., y P. A. Racey (Eds). *Bat: Biology and Conservation*. Smithsonian Institution Press. Washington and London.

Simmons, J. A., M. B Fenton y M. J. O' Farrell. 1979. Echolocation y pursuit of prey by bats. *Science*, 203:16-21.

Simmons, J. A., y R. A. Stein. 1980. Acoustic imaging in bat sonar: Echolocation, signals and the evolution of echolocation. *Journal of Comparative Physiology*, 135: 61-84.

Speakman, J. R. y P. A. Racey. 1991. No cost of echolocation for bats in flight. *Nature*, 350: 421-423.

Stucky, R. K. y M. C. Mckenna. 1993. Mammalia. En: Benton, M. J. (ed.). *The fossil Record*. Chapman & Hall, London.

Teeling, E. C., M. Scally, D. J. Kao, L. Romagnoli, M. S. Springer y M. J. Stanhope. 2000. Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats. *Nature*, 403: 188-192.

Thomas, D. W. , G. P. Bell y M. B. Fenton. 1987. Variation in echolocation call frequencies recorded from North America vespertilionid bats: A cautionary note. *Journal of Mammalogy*, 68: 842-847.

Vaughan, T. A. 1986. *Mammalogy (Third Edition)*. Saunders College Publishing. 576 pp.

Waters, D. A., J. Rydell y G. Jones. 1995 Echolocation call design and limits on prey size: a case study the aerial-hawking bat *Nyctalus leisleri*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37: 321- 328.

*Un hombre se había quedado de jardinero mientras sus compañeros cazaban. Sediento se dirigió a un manantial que conocía en el bosque cercano y, cuando iba a beber, percibió un murmullo extraño que venía de arriba. Alzó la mirada y vio un ser desconocido colgado de una rama con los pies. Era Kuben-niepré ser de cuerpo humano pero con alas de murciélago.*

*El ser descendió (pero como) ignoraba el lenguaje de los humanos se puso a acariciar al hombre para manifestarle sus intenciones amistosas. Su ternura entusiasta se ejercía mediante manos frías y uñas puntiagudas, y el cosquilleo arrancó al hombre la primera carcajada.*

De acuerdo a una leyenda de los kayapo-gorotire de la gran Amazonia.