

Descripción de los pulsos de ecolocalización de once especies de murciélagos insectívoros aéreos de una selva baja caducifolia en Morelos, México

Lorena Orozco-Lugo^{1*}, Antonio Guillén-Servent²,
David Valenzuela-Galván¹ y Héctor T. Arita³

Abstract

Echolocation calls for insectivorous bats vary within species; therefore a description for each locality of study is needed to allow species identification. We present here description of the echolocation calls for eleven aerial insectivorous bat species from a tropical dry forest in Morelos, México. The ultrasound sequences were recorded in time expansion mode (10x) using Pettersson Elektronik ultrasound detectors. Bat calls recorded, were analyzed using BatSound 1.10 software. Initial and final frequency, frequency of maximum amplitude, pulse length, pulse interval and number of harmonics for pulses from the search phase, were measured. Data were averaged and compared with published data for other localities. At our study site, insectivorous bats from the Molossidae and Mormoopidae families, and the bat *Balantiopteryx plicata*, are easily identifiable based in the quantitative and qualitative characteristics of their calls. The characteristics that presented more variation related to previous descriptions for other localities were the pulse duration and the frequencies, not the arrangement of the components of constant or modulated frequency. Besides, the extent of this variation is bigger for localities far apart.

Key words: acoustic detection, chiroptera, dry forest, Sierra de Huautla, ultrasounds.

Resumen

Los ultrasonidos de los murciélagos insectívoros aéreos varían a nivel intra específico, por ello, es necesario describirlas en las localidades específicas de estudio para la correcta identificación de las especies. Con este fin describimos los ultrasonidos de ecolocalización de once especies de murciélagos insectívoros aéreos de la selva baja caducifolia en Morelos. Las secuencias se grabaron en tiempo expandido (10x), con

¹Departamento de Ecología Evolutiva. CIByC- UAEM. Av. Universidad 1001, Chamilpa, Cuernavaca 62209, Morelos. México. E-mail zotz@uaem.mx (LO-L); dvalen@uaem.mx (DV-G)

²Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal. Instituto de Ecología, A. C., Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec 351. Congregación El Haya, Xalapa 91070, Veracruz, México. E-mail antonio.guillen@inecol.edu.mx (A G-S)

³ Laboratorio de Macroecología. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM. Apartado Postal 27-3. Morelia 58089, Michoacán. México. E-mail arita@cieco.unam.mx (HA-W)

*Corresponding autor

detectores Pettersson Elektronik D980 y grabadoras Sony Walkman Profesional WM-D6C, con cintas de metal Tipo II, analizando las grabaciones con el programa BatSound 1.10. En pulsos de la fase de búsqueda, medimos frecuencia inicial, final y de máxima amplitud, duración del pulso, intervalo y número de armónicos. Obtuvimos el valor promedio por característica y las comparamos con descripciones publicadas para otras localidades. De acuerdo a las características cualitativas y cuantitativas los ultrasonidos de mormoópidos, molósidos y *Balantiopterix plicata* son fácilmente identificables a nivel específico o de familia. Las características que más variación presentaron en relación a descripciones de otras localidades fueron la duración y la frecuencia, no así el arreglo de componentes de frecuencia modulada o constante. Además, la variación fue mayor conforme aumenta la distancia entre localidades.

Palabras clave: detección acústica, quiróptera, selva seca, Sierra de Huautla, ultrasonido.

Introducción

La ecolocalización junto con la capacidad de vuelo, son las características biológicas más sobresalientes de los murciélagos; es probable que ambas características evolucionaran conjuntamente (Speakman 2001) y permitieron a este grupo de mamíferos explotar el ambiente nocturno, escapando a depredadores (aves rapaces), posibles competidores (aves insectívoras y frugívoras) y a la hipertermia (Speakman 1995). De manera concreta los ultrasonidos son utilizados por los murciélagos para orientarse en el vuelo, detectar y capturar presas, así como en vocalizaciones de carácter social; siendo producto de adaptaciones a ambientes específicos, aportando valiosa información para el conocimiento de la biología y ecología de las especies (Arita y Fenton 1997; Neuweiler 2000).

Por lo anterior, las características de los pulsos de ecolocalización de los murciélagos, pueden ser utilizados en la identificación de las especies, llegando a ser diagnósticos en buen número de taxa (Fenton *et al.* 1983; Ahlén 1990; O'Farrell y Miller 1997; O'Farrell *et al.* 1999; Parsons y Jones 2000), esto hace de la detección acústica, una herramienta que ha sido empleada para realizar estudios de monitoreo, censos de actividad y estimaciones de abundancia relativa en murciélagos insectívoros aéreos, ya que el uso de redes de niebla, método tradicional y más utilizado para la captura y registro de este grupo de mamíferos, sub representa el ensamble de los insectívoros aéreos (Kalko *et al.* 1996; O'Farrell y Gannon 1999).

La detección acústica presenta varios problemas como: diferencias en la distancia de detección debidas por una parte a la intensidad, modulación y dirección en la emisión de los ultrasonidos, así como de la humedad relativa y del tipo de vegetación en la cual se trabaja; además de la variación de las señales dentro de las poblaciones de una misma especie que se encuentran en distintas regiones geográficas, dicha variación esta relaciona con el tamaño corporal y el tipo de hábitat así como las condiciones ambientales, el tipo de presa, la estrategia por los sitios de alimentación y la presencia de otros murciélagos (Heller y Helversen 1989; Barclay y Brigham 2004; Ratcliffe *et al.* 2004, Jung *et al.* 2007).

Por lo tanto, aun cuando para algunas especies neotropicales ya se han realizado descripciones de los ultrasonidos de ecolocalización con diferente grado de detalle

(Novick 1962; Novick 1963; O'Farrell y Miller 1997; Fenton et al. 1999; Ibáñez et al. 1999; Kössl et al. 1999; O'Farrell y Miller 1999; Ibáñez et al. 2002; Rydell et al. 2002; Macías et al. 2006), es relevante y necesario, describirlos en las diferentes localidades de estudio para la correcta identificación de las especies, además de que en algunos géneros (*Myotis*) o familias (Vespertilionidae) estas vocalizaciones son muy similares en ese nivel taxonómico.

En el presente trabajo se describen los ultrasonidos de ecolocalización para algunas especies de murciélagos insectívoros aéreos de la selva baja caducifolia de la Sierra de Huautla (SH), Morelos; con lo cual se aporta información sobre su variación en diferentes regiones geográficas, además de permitir la identificación de especies con base en los pulsos de ecolocalización.

Material y Métodos

La Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla (REBIOSH; Fig. 1) se encuentra al sur del Estado de Morelos, cubre una superficie de 59,030 ha, y tiene un intervalo altitudinal que va de los 700 a los 2,200 m. La precipitación es de 900 mm anuales y se manifiesta durante el verano, entre junio y principios de octubre, el resto de los meses representan la temporada seca del año. El tipo de vegetación que caracteriza a la REBIOSH, corresponde a Selva Baja Caducifolia (SBC), o Bosque Tropical Caducifolio. Sin embargo, también se encuentran algunas áreas con selva mediana subcaducifolia, encinos y una pequeña área de pinos (Dorado et al. 2005).

En esta zona, 26 especies de murciélagos se alimentan de insectos (lo que representa más del 50% de especies de la región) y pertenecen a seis familias (Sánchez-Hernández y Romero 1995; Avila-TorresAgatón et al. 2002; Rhodes 2005). De estas 26 especies, 24 son buscadores de alimento aéreos (IA) y dos son buscadores de alimento de sustrato (IS). Del total, tres especies (*Natalus stramineus*, *Macrotus waterhousii* y *Micronycteris microtis*) no pueden ser identificadas por sus sonidos de ecolocalización ya que son muy débiles y/o indistinguibles (Schnitzler y Kalko 2001; Rydell et al. 2002; Kalko 2004).

Grabación y análisis de sonido. La grabación de los ultrasonidos se realizó en tiempo expandido (10x), con dos detectores Pettersson Elektronik D980 y grabadoras análogas Sony Walkman Profesional WM-D6C, con cintas de metal Tipo II. Las grabaciones fueron analizadas con el programa BatSound 1.10 (Pettersson Elektronik AB).

Las secuencias analizadas fueron grabadas en tres situaciones diferentes: a) Con murciélagos previamente capturados para este fin en redes de niebla, en sitios dentro de la REBIOSH y liberados en cuartos o invernaderos de dimensiones suficientes que permitieran al murciélago emitir los sonidos de la manera más aproximada a las condiciones en las que lo haría en libertad, para asegurar la calidad de las grabaciones; b) liberando al murciélago en áreas abiertas y horas donde no estuvieran forrajeando otros murciélagos, c) se tomaron secuencias de grabaciones hechas en recorridos en sitios de SBC, esto último, en especies de las cuales se tienen buenas descripciones en la literatura, y en las que los pulsos tienen características muy particulares, como es el caso de las especies de la familia Mormoopidae (cuatro especies) y Emballonuridae (una especie). En este caso se analizaron secuencias grabadas en diferentes fechas y recorridos, para tener la mayor certeza de que fueron emitidas por individuos diferentes. Para las situaciones (a) y (b), se identificaron los individuos a nivel de especie y se



Figura 1. Ubicación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México.

tomaron las medidas corporales estándar, sexo y estado reproductivo.

De las secuencias grabadas se eligieron para su análisis pulsos de la fase de búsqueda, midiendo las siguientes características: frecuencia de máxima amplitud - o máxima energía- (FMAXAM), frecuencia inicial (FI), frecuencia final (FF), duración del pulso (en ms), intervalo (tiempo entre un pulso y otro) y presencia y número de armónicos. También se describió el arreglo de los componentes de frecuencia modulada (FM), frecuencia constante (FC) y frecuencia cuasi constante (FQC). En el caso de *Pteronotus davyi* y *P. personatus*, se midieron las características antes mencionadas en los armónicos presentes en cada pulso (Ibañez *et al.* 1999).

Para cada característica se obtuvo el valor promedio de todos los pulsos observados por especie y la desviación estándar. En el caso del intervalo es pertinente considerar que los murciélagos emiten los pulsos de manera regular en la fase de búsqueda, pero en

ocasiones pueden omitir algún pulso, lo que duplicaría la duración del intervalo, por esa razón para obtener una mejor representación de esta característica, en aquellas especies en las que contábamos con varias secuencias, establecimos clases de 10 ms de duración, con esto se obtuvo la moda del intervalo (Ibáñez et al. 1999; Ibáñez et al. 2002).

Por último como los pulsos de ecolocalización para algunas de las especies presentes en la zona de estudio ya se han descrito con anterioridad en otras áreas geográficas (Novick 1962; Novick 1963; Fenton y Bell 1981; Brigham et al. 1989; O'Farrell y Miller 1997; Ibáñez et al. 1999; O'Farrell y Miller 1999; Ochoa et al. 2000; Ibáñez et al. 2002; Rydell et al. 2002, Jung et al. 2007, MacSwiney et al. 2008), se incluyeron datos de estas descripciones, para compararlos con nuestros resultados.

Resultados

A continuación se presentan descripciones de los ultrasonidos de ecolocalización para 11 especies de IA: tres vespertiliónidos, tres molósidos, un embalonúrido y cuatro mormoopidos.

Familia Vespertilionidae

Myotis yumanensis. Para este murciélago de tamaño pequeño (entre 4 y 5 g), se analizó una secuencia de 12 pulsos que fue obtenida en un encierro. Sus pulsos presentan una amplitud de banda ancha, con una FI promedio de 76 kHz y una FF de 43 kHz. Los pulsos están formados por una componente de FM con FQC hacia la parte final del pulso, donde se concentra la mayor energía (FMAXAM aproximadamente de 53 kHz), para terminar con una parte de FM muy corta. No se observaron armónicos en la secuencia (Tabla 1, Fig. 2. MYU).

Myotis velífera. Vespertiliónido de tamaño mediano (9 a 11 g). Para esta especie se analizaron 41 pulsos de 5 secuencias, tanto de individuos grabados en encierros como de individuos liberados. Los pulsos de esta especie son parecidos a los de *M. yumanensis*, con una amplitud de banda ancha, con una FI promedio de 82 kHz y una FF promedio de aproximadamente 40 kHz. Presentan una componente de FM, seguido de FQC donde se concentra la mayor energía y que coincide con la FMAXAM con 49 kHz, para terminar en un segmento de FM. En esta especie tanto la FQC como el último segmento de FM son más evidentes, que en los pulsos de *M. yumanensis*. No se observaron armónicos (Tabla 1, Fig. 2. MVE).

Rogheessa parvula. Este murciélago es de tamaño pequeño (alrededor de 4 g.). Se analizaron 12 pulsos de una sola secuencia. Los pulsos están formados por un componente de FM con amplitud de banda ancha, con FI promedio de 111 kHz y una FF de 47 kHz. La FMAXAM 54 kHz, similar a la observada en *M. yumanensis*. En comparación con las dos especies de *Myotis*, los pulsos de *R. parvula* tienen una duración menor (3 ms). No se observaron armónicos (Tabla 1, Fig. 2. RPAR).

Familia Molossidae

Tadarida brasiliensis. Especie de tamaño medio (9 a 11.5 g) para la que se analizaron 17 pulsos de dos secuencias. Estos pulsos son de FM, de amplitud de banda menor que en los vespertiliónidos descritos en este trabajo, ya que presentan una FI de 38 kHz y una FF de 24 kHz, con una FMAXAM promedio de 28 kHz. En esta especie se presentan pulsos

bajos y pulsos altos que difieren en promedio 4 kHz entre ellos. No se observaron armónicos (Tabla 1, Fig. 2. TAD).

Eumops underwoodi. Esta es la especie de murciélago insectívoro aéreo más grande de la región (peso > 50 g). Para esta especie se analizó una secuencia de 6 pulsos, los cuales están formados por un componente de FC de larga duración (20ms) y FMAXAM promedio de 16 kHz, por lo que son audibles para los humanos. Estas vocalizaciones también presentan pulsos altos y bajos con una diferencia promedio de 2.4 kHz entre ellos, se distinguen hasta dos armónicos, de los cuales el primero es el fundamental (Tabla 1, Fig. 2. EUM).

ESPECIE	INTERVALO (ms)	DURACIÓN (ms)	Frecuencia Inicial (kHz)	Frecuencia Final (kHz)	Frecuencia de Máxima amplitud (FMAXAM, kHz)	Frecuencia Cuasi Constante (kHz)	Diferencia en kHz con el pulso anterior	Diferencia entre pulsos altos vs. bajos (kHz)	Armónicos
Vespertilionidae									
<i>M. yumanensis</i>	74.6 ± 0.4	4.05 ± 0.01	76.4 ± 0.16	42.9 ± 0.03	52.9 ± 0.07	46.2 ± 0.03	-	-	NO
<i>M. velifera</i>	68	4 ± 0.02	82.1 ± 0.4	39.5 ± 0.03	49.5 ± 0.2	42.7 ± 0.03	-	-	NO
<i>R. parvula</i>	71.7 ± 0.4	2.9 ± 0.005	110.8 ± 0.09	47.1 ± 0.03	54.2 ± 0.07	-	-	-	NO
Molossidae									
<i>T. brasiliensis</i>	109	8.3 ± 0.03	37.7 ± 0.01	24.4 ± 0.06	28.1 ± 0.01	-	1.8 ± 0.01	4.1	NO
<i>E. underwoodi</i>	405.5 ± 5.7	19.9	24.9 ± 0.05	14.7 ± 0.03	15.9 ± 0.04	-	1.4 ± 0.03	2.4	1 – 2
<i>M. sinaloae</i>	103	12.1 ± 0.07	32.9 ± 0.09	28.3 ± 0.05	30.8 ± 0.05	-	4.2 ± 0.04	6.5	1 – 2
Emballonuridae									
<i>B. plicata</i>	135.5	14.9 ± 0.3	39.8 ± 0.03	37.9 ± 0.01	40.1 ± 0.03	-	-	-	3
Mormoopidae									
<i>M. megalophylla</i>	46.4	6.9 ± 0.06	54.7 ± 0.04	44.6 ± 0.06	52.3 ± 0.09	-	-	-	3
<i>P. parnellii</i>	64.8	27.8 ± 3.1	61.3 ± 1.8	55.7 ± 2.8	63.1 ± 1.1	-	-	-	3
					*FMAXAM en la frecuencia constante del armónico 2	*FMAXAM en la frecuencia cuasi constante del armónico 2			
<i>P. davyi</i>	64.8	6.4 ± 0.02	71.5 ± 0.05	59.4 ± 0.03	73.3 ± 0.03	62.1 ± 0.02	-	-	3
<i>P. personatus</i>	55.1	5.7 ± 0.02	82.2 ± 0.05	67.6 ± 0.02	81.4 ± 0.05	64.9 ± 0.02	-	-	3

* Estas características solo se midieron en los pulsos de *P. davyi* y *P. personatus*

Tabla. 1. Características cuantitativas promedio (± desviación estándar) o valor modal (ver métodos) de los sonidos de ecolocalización de las especies estudiadas de murciélagos insectívoros de Sierra de Huautla, Morelos, México.

Molossus sinaloae. Este molósido es de tamaño grande (entre 27 y 30 g). Se analizaron 39 pulsos de 4 secuencias. Estos pulsos son de larga duración (ca. 12 ms), con una FMAXAM de aproximadamente 31 kHz. Al igual que los otros miembros de la familia presentan pulsos altos y bajos, que difieren en el arreglo de sus componentes, estos dos tipos de pulsos son de FM, los pulsos bajos generalmente presentan un componente inicial de FM ascendente. La diferencia entre ambos tipos de pulso (altos y bajos) es de 6.5 kHz. Los pulsos presentaron 2 armónicos, de los cuales el primero es el fundamental (Tabla 1, Fig. 2. MSIN).

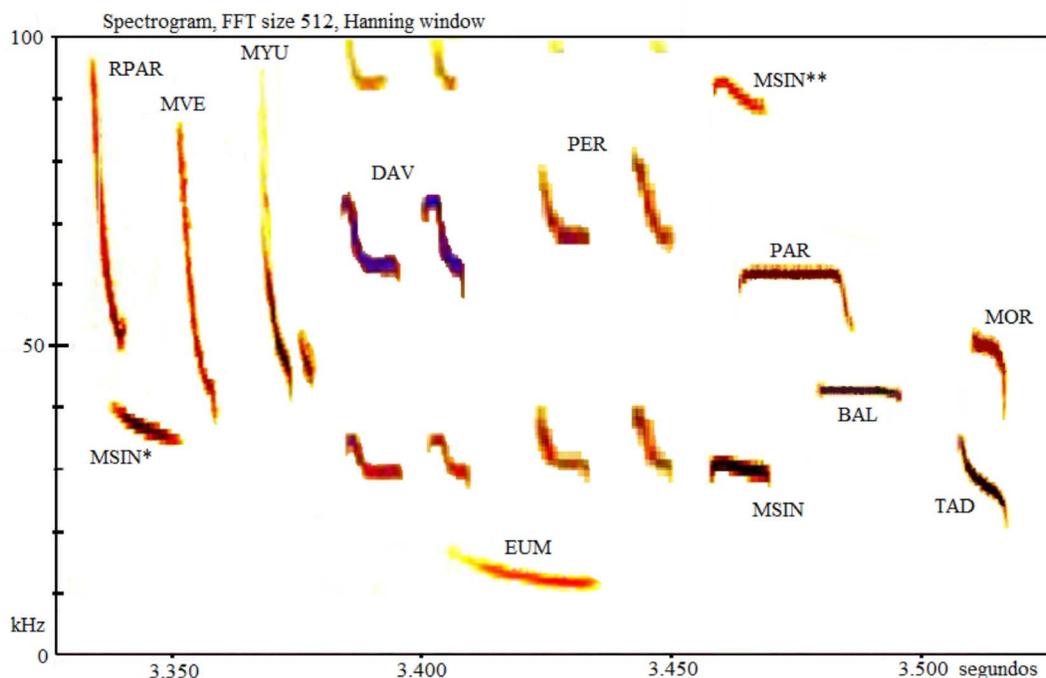
Familia Emballonuridae

Balantiopteryx plicata. Murciélago de tamaño pequeño (6-7 g) para el que se analizaron 33 pulsos de 5 secuencias. Sus pulsos son de FC, con un segmento final de FM descendente. Se pueden apreciar 3 armónicos, de los cuales el segundo, a 40 kHz es el fundamental. La duración de los pulsos es próxima a los 15 ms. Es común observar en el inicio de los pulsos un componente de FM ascendente (Tabla 1, Fig. 2. BAL).

Familia Mormoopidae

Mormoops megalophylla. Este murciélago es de tamaño mediano (14 g). Se analizaron 9 secuencias, con un total de 49 pulsos. Los sonidos de esta especie son muy característicos, están formados por un componente inicial de FM descendente, no

Figura 2. Pulsos de ecolocalización de once especies de murciélagos insectívoros de Sierra de Huautla, Morelos. RPAR: *R. parvula*, MVE: *M. velifera*, MYU: *M. yumanensis*, MSIN: *M. sinaloae* (MSIN* representa un pulso alto de la secuencia, MSIN** representa el segundo armónico, la distancia entre los pulsos de esta especie representa el intervalo real), DAV: *P. davyi*, PER: *P. personatus*, PAR: *P. parnellii*, BAL: *B. plicata*, MOR: *M. megalophylla*, TAD: *T. brasiliensis*, EUM: *E. underwoodi*. En DAV y PER se muestran dos pulsos de la misma secuencia con armónicos, se acorto el intervalo.



obstante, este segmento no siempre se presenta en el pulso. La parte principal del pulso es un componente de FC, en el que se localiza la FMAXAM a 52 kHz, para terminar en un segmento corto de FM descendente. Al igual que en otras especies se pueden apreciar 3 armónicos, de los cuales el segundo es el fundamental (Tabla 1, Fig. 2. MOR).

Pteronotus parnellii. De este murciélago de tamaño mediano (14 g), se analizaron cuatro secuencias, con un total de 22 pulsos. Los sonidos de ecolocalización de esta especie –el arreglo de componentes, frecuencia de máxima amplitud, frecuencias máximas y mínimas– son muy característicos y diagnósticos, además de ser la única especie neotropical con este tipo de pulsos, ya que utiliza el efecto Doppler (al igual que los murciélagos de las familias Rhinolophidae e Hipposideridae en el Viejo Mundo) en su sistema de ecolocalización (Neuweiler 2000). Los pulsos están formados por un pequeño fragmento inicial de FM ascendente, seguido por un componente de FC que domina el pulso en duración y en el que se localiza la FMAXAM a 63 kHz, para terminar en un segmento corto de FM descendente. La duración promedio del pulso es de 28 ms. Los pulsos presentaron 3 armónicos, de los cuales el segundo es el fundamental (Tabla 1, Fig. 2. PAR).

Pteronotus davyi. Este es un murciélago pequeño (alrededor de 7 g), del cual se analizaron 63 pulsos de 8 secuencias. Estos pulsos tienen una forma de “Z” muy característica, con un arreglo de componentes básico de FC-FM-FQC. Tanto al inicio como al final de algunos pulsos se pueden apreciar segmentos de FM ascendentes y descendentes respectivamente. Los pulsos presentan tres armónicos, de los cuales el segundo es el fundamental, con FC promedio de 73 kHz y FQC de 62 kHz (Tabla 1, Fig. 2. DAV). De los 63 pulsos analizados, el 92 % presenta la mayor intensidad en la FQC del segundo armónico.

Pteronotus personatus. Para este murciélago de tamaño pequeño (6 a 7 g; generalmente menor que *P. davyi*) se analizaron 82 pulsos de 8 secuencias. Al igual que en el caso de *P. davyi*, los pulsos tienen forma de “Z” y presentan el mismo arreglo de componentes

básico, es decir: FC-FM-FQC. Es importante destacar que los pulsos de esta especie no presentan los segmentos de FM ascendentes y descendentes al final y principio del pulso.

Se observaron tres armónicos, de los cuales el segundo es el fundamental, con una FC de 81 kHz y una FQC de 65 kHz (Tabla 1, Fig. 2. PER). De los 82 pulsos analizados el 60% presentan la mayor energía en la FQC del segundo armónico, en el restante 40% de los pulsos el componente de FQC del primer armónico es el de mayor energía.

Discusión

Del ensamble de 24 murciélagos IA presentes en SH, describimos en este trabajo el 45% de las especies; es importante precisar que la mayoría de las especies que faltan por describir pertenecen a la familia Vespertilionidae, que son por lo general poco capturadas en redes y que además tienen pulsos de ecolocalización muy similares.

De manera general las características de los pulsos de la familia Vespertilionidae (principalmente para aquellos géneros con especies de tamaño pequeño como *Myotis*, *Rhogeessa* y *Parastrellus*) que los hacen diferentes a las demás especies son: pulsos de FM con amplitud de banda ancha, corta duración (2 - 4 ms) e intervalos de duración media (68 - 74 ms). En este trabajo sólo se presenta descripciones de tres especies de dicha familia, lo que no permite la discriminación de especies de vespertilionidos locales.

Los sonidos de ecolocalización de los vespertilionidos son muy parecidos en el arreglo de sus componentes, todos son de FM con una parte final de FQC que corresponde, por lo general, con la FF, que es el carácter diagnóstico principal en esta familia (O'Farrell y Miller 1999) y aun cuando estas características no son iguales en las 3 especies de las que tenemos grabaciones, debemos tomar en cuenta la variación intra específica y el número de secuencias analizadas.

Por ello consideramos que es muy necesario aumentar la fonoteca de ultrasonidos de ecolocalización de esta familia tanto en número de especies como número de individuos, incluyendo la grabación en diferentes situaciones de vuelo, para tener una mejor representación de la variación inter e intra específica.

Para la mayoría de las especies de las cuales hemos descrito los pulsos en este trabajo, es posible comparar esta información con descripciones previas de otras localidades, lo que permite destacar aspectos generales de las vocalizaciones de cada especie.

Las características de los pulsos de *B. plicata* que describimos, corresponden con las mencionadas por Ibáñez *et al.* (2002) para secuencias de individuos de Michoacán, México, así como las características de pulsos de esta especie para Panamá y Costa Rica de acuerdo a Jung *et al.* (2007).

Las descripciones previas de los pulsos de ecolocalización para *T. brasiliensis*, concuerdan en sus valores para individuos grabados en la Ciudad de México (Ratcliffe *et al.* 2004), y también se encuentran dentro de los valores citados por Gillam y McCracken (2007) para individuos de varias localidades en Estados Unidos. Es interesante que Fenton y Bell (1981) describen los pulsos de esta especie en individuos de Arizona (estado donde también graban pulsos Gillam y McCracken) y señalan frecuencias más altas (FF = 42 kHz, FI = 62 kHz, FMAXAM = 43kHz) y con mayor duración en los pulsos (15 ms); es probable que la variación observada en los valores obtenidos por Fenton

y Bell (1981), sea un efecto de las condiciones climáticas en las que se hicieron las grabaciones (Guillen et al. 2000) o de la plasticidad de los ultrasonidos de la especie.

Aun cuando no es claro el porqué de estas variaciones, trabajos como el de Jiang et al. (2010) estudiando ultrasonidos de diferentes poblaciones de *Hipposideros larvatus* y el de Chen et al. (2009), buscando el origen de las diferencias en las frecuencias de *Rhinolophus monaceros*, demuestran que la variación intra específica de las mismas es mayor conforme aumenta la latitud y no esta correlacionada con el tamaño corporal.

Las variaciones en las frecuencias no tienen un patrón consistente, por lo que las diferencias encontradas se atribuyen a la adaptación de los repertorios vocales, a los sitios de alimentación en diferentes hábitats y presas, diferencias en el ruido ambiental causado por insectos (que suelen emitir ultrasonidos) y el estado reproductivo de las hembras (Gillam y McCracken 2007).

Por otra parte Jiang et al. (2010) demuestra una discontinuidad alélica entre las poblaciones de su especie de estudio, lo cual sugiere una base genética para estas diferencias. Tanto Jiang et al. (2010), como Chen et al. (2009), apoyan la idea de que repertorios vocales regionales sirven para identificar a miembros de diferentes colonias y en la comunicación entre individuos y que el origen y mantenimiento de estas variaciones puede tener una influencia en eventos de especiación.

Tadarida brasiliensis, es una especie con poblaciones migratorias y residentes, Russell et al. (2005), no encuentran estructura genética entre las poblaciones de esta especie con diferente tendencia migratoria en una región muy amplia (desde Oregon en Estados Unidos hasta Michoacán en México), lo cual puede explicar que las frecuencias sean similares entre lo reportado por Gillam y McCracken (2007) y las encontradas en SH.

Para *M. sinaloae* existen descripciones previas por O'Farrell y Miller (1999) que solo describe la forma y características cualitativas. Granados-Herrera (2001), describe con mayor detalle los pulsos de esta especie para individuos de Yucatán, y los valores promedio de las características cualitativas y cuantitativas son cercanos a las de los pulsos de SH. Los individuos grabados al norte de la península de Yucatán, México (MacSwiney et al. 2008), presenta valores similares a lo obtenido para SH (esto tomando en cuenta la desviación estándar y el coeficiente de variación).

Los miembros de la familia Molossidae, se caracterizan por emitir pulsos de FM baja (Fenton y Bell 1981) y para las especies que se analizan en este trabajo la FF nunca es mayor a los 40 kHz y los pulsos son de larga duración (salvo *T. brasiliensis* que presenta pulsos de duración cercana a los 8 ms), con intervalos > a 100 ms.

Entre especies el reconocimiento será posible comparando las frecuencias de máxima energía y la duración de sus pulsos, tomando en cuenta la gran variación que se ha observado en las características de los pulsos de *T. brasiliensis* (Ratcliffe et al. 2004) y que miembros de la familia Vespertilionidae como las especies del género *Lasiurus* podrían emitir sonidos muy parecidos en frecuencia, forma y duración (Fenton y Bell 1981), consideramos que la identificación a nivel específico entre especies del género *Lasiurus*, *Tadarida* y *Molossus*, es factible, tomando en cuenta todas las características mencionadas y además el ancho de banda de los pulsos, que suele ser menor a 10 kHz en los molósidos, y con valores mayores en el ancho de banda en las especies del género *Lasiurus* (Orozco-Lugo, observaciones personales).

De los miembros de la familia Mormoopidae, *P. parnellii* es la especie neotropical

más ampliamente estudiada con relación a sus llamados de ecolocalización y es notorio que los parámetros, tanto cualitativos como cuantitativos, no cambian en los diferentes estudios (Henson *et al.* 1980; Bodenhamer y Pollak 1983; Herd 1983; Vater *et al.* 2003). Por ello consideramos que su identificación es correcta utilizando las características cualitativas y cuantitativas descritas con anterioridad y que no difieren con las encontradas en las secuencias de SH.

Los pulsos de *M. megalophylla* fueron descritos previamente por O'Farrell y Miller (1999) para individuos de Belice. Posteriormente Rydell *et al.* (2002) obtienen descripciones de esta especie para individuos de Yucatán, México, las características de forma y frecuencia son similares a las que presenta los llamados de SH, sólo difieren en duración, 7ms en SH vs 4 ms en Yucatán, México. Esto podría deberse a la situación (encierro) en que fueron grabados los pulsos de en esta última localidad.

Las características de los pulsos de *P. davyi*, difieren de las obtenidas por Ibáñez *et al.* (1999) para pulsos grabados en Panamá, siendo las frecuencias promedio más altas en los pulsos de SH. Las secuencias de individuos de Yucatán analizados por Granados-Herrera (2001), tuvieron valores similares a los del presente trabajo y se menciona la alternancia de los pulsos. Los pulsos de *P. personatus* fueron descritos por Ochoa *et al.* (2000), para individuos de Venezuela, la forma y frecuencias son similares a las registradas en este trabajo.

Así, consideramos que la identificación de *P. davyi* y *P. personatus* es posible por el arreglo característico de componentes de FC – FM – FQC, estas dos especies difieren entre sí en las frecuencias. Un rasgo interesante de sus pulsos, es que aún cuando el segundo armónico es el de mayor energía, pueden cambiar a utilizar alguno de los otros armónicos (o solo parte del pulso, como por ejemplo el segmento de FQC) en pulsos de la misma secuencia. Estos cambios en el uso de los armónicos fueron descritos para *P. davyi* por Ibáñez *et al.* (1999), sugiriendo que les ayudan a evitar la atenuación ambiental, el alto costo de emitir frecuencias altas y en la detección de presas en diferentes microhábitats.

Para *P. personatus*, el uso del tercer armónico de manera “activa” o “funcional”, parece ser nula. En esta especie el segundo armónico sigue siendo fundamental (60% del total de pulsos analizados), pero en comparación con *P. davyi*, tiende a utilizar más el componente de FCQ del primer armónico (40 % del total de pulsos analizados).

MacSwiney *et al.* (2008) aportan descripciones de todos los mormoópidos que incluimos en este trabajo para individuos del norte de la península de Yucatán, los valores promedio son similares a los de SH (considerando desviación estándar y el coeficiente de variación). Para algunas especies de murciélagos la mayor distancia geográfica entre localidades hace evidente la diferencia en algunas de las componentes de los pulsos, principalmente en las frecuencias (en los casos de *T. brasiliensis* y *P. davyi*) o la duración (en los casos de *T. brasiliensis* y *M. megalophylla*). Es probable que estas variaciones se deban a la flexibilidad de las vocalizaciones para su uso en diferentes ambientes en la búsqueda de sitios de alimentación, diferencias en los estados reproductivos, así como repertorios vocales específicos a las diferentes poblaciones de una especie (Gillam y McCracken 2007; Chen *et al.* 2009 y Jiang *et al.* 2010).

Por otra parte es necesario generar protocolos estandarizados en la obtención de secuencias de ecolocalización para su descripción, ya que diferentes situaciones de

grabación (vuelo, encierro, diferentes distancias a los detectores, etc.) puede contribuir de manera artificial a la variación observada en las descripciones.

Nuestros resultados son de gran utilidad para el estudio de los murciélagos insectívoros en las selvas secas de esta zona del país ya que esta información facilita investigaciones sobre la ecología de estas especies de murciélagos, así como la implementación de estrategias para el monitoreo a largo plazo, presencia-ausencia en localidades específicas y uso de hábitat, con ello es factible la evaluación del impacto que diferentes actividades humanas o diferentes acciones de manejo pueden tener sobre este componente de la comunidad de murciélagos.

Agradecimientos

Al Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, por facilidades y apoyo otorgado para la realización de este trabajo. A las comunidades de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla que nos permitieron llevar a cabo este estudio en sus tierras. Al CONACYT por financiamiento para hacer este trabajo a través del proyecto J3449-V y de la beca para estudios de maestría otorgada a la autora principal.

Literatura citada

- AHLÉN, I.** 1990. Identification of bats in flight. Swedish Society for Conservation of Nature and Swedish Youth Association for Environmental Studies and Conservation. Estocolmo, Suecia.
- 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.
- AVILA-TORRES AGATÓN, L. G., A. GUILLÉN, A. PALACIOS-FRANCO, L. OROZCO-LUGO, y D. VALENZUELA-GALVÁN.** 2002. Quirópteros de la Sierra de Huautla (Morelos, México). En: Memorias del VI Congreso Nacional de Mastozoología. Oaxaca, México.
- BARCLAY, R. M. R., y R. M. BRIGHAM.** 2004. Geographic variation in the echolocation calls of bats: a complication for identifying species by their calls. Pp. 144-149 in *Bat echolocation research tools: techniques and analysis* (Brigham, R. M., E. K. V. Kalko, G. Jones, S. Parsons, y H. J. G. A. Limpens, eds.). Bat Conservation International. Austin, EE.UU.
- BODENHAMER, R. D., y G. D. POLLAK.** 1983. Response characteristics of single units in the inferior colliculus of mustache bats to sinusoidally frequency modulated signals. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 153:67-79.
- BRIGHAM, R. M., J. E. CEBEK, y M. B. HICKEY.** 1989. Intraspecific variation in the echolocation calls of two species of insectivorous bats. *Journal of Mammalogy* 70:426-428.
- CHEN, S., G. JONES, y S. J. ROSSITER.** 2009. Determinants of echolocation calls frequency variation in the Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*). *Proceedings of the Royal Society* 276:3901-3909.
- DORADO, O., B. MALDONADO, D. M. ARIAS, V. SORANI, R. RAMÍREZ, E. LEYVA, y D. VALENZUELA.** 2005. Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, México. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Ciudad de México, México.

- FENTON, M. B., Y G. P. BELL. 1981. Recognition of species of insectivorous bats by their echolocation calls. *Journal of Mammalogy* 62:233-243.
- 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* 61:2503-2508.
- FENTON, M. B., J. RYDELL, M. J. VONHOF, J. EKLÖF, Y W. C. LANCASTER. 1999. Constant frequency and frequency-modulate components in the echolocation calls of three species of small bats (Emballonuridae, Thyropteridae, and Vespertilionidae). *Journal of Zoology* 77:1891-1900.
- GILLAM, E. H., Y G. F. McCRACKEN. 2007. Variability in the echolocation of *Tadarida brasiliensis*: effects of geography and local acoustic environment. *Animal Behaviour* 74:277-286.
- GUILLÉN, A., B. J. JUSTE, Y C. IBAÑEZ. 2000. Variation in the frequency of the echolocation calls of *Hipposideros ruber* in the Gulf of Guinea: an exploration of the adaptive meaning of the constant frequency value in rhinolophoid CF bats. *Journal of Evolutionary Biology* 13:70-80.
- GRANADOS-HERRERA, J. 2001. Caracterización de los llamados de ecolocalización de los murciélagos insectívoros del estado de Yucatán, México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- HELLER, K-G., Y O. V. HELVERSEN. 1989. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophoid bats. *Oecologia* 80:178-186.
- HENSON, O. W. JR, M. M. HENSON, J. B. KOBLER, Y G. D. POLLACK. 1980. The constant frequency component of the biosonar signals of the bat *Pteronotus parnellii*. Pp. 913-916 in *Animal Sonar Systems* (Busnel, R-G., y J. F. Fish, eds.). Plenum Press. New York, EE.UU.
- HERD, R. M. 1983. *Pteronotus parnellii*. *Mammalian Species* 209:1-5.
- IBÁÑEZ, C., A. GUILLÉN, J. JUSTE B., Y J. L. PÉREZ-JORDÁ. 1999. Echolocation calls of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) from Panama. *Journal of Mammalogy* 80:924-928.
- IBÁÑEZ, C., J. JUSTE, R. LÓPEZ-WILCHIS, L. ALBUJA V., Y A. NÚÑEZ-GARDUÑO. 2002. Echolocation of three species of sac-winged bats (*Balantiopteryx*). *Journal of Mammalogy* 83:1049-1057.
- JIANG, T., R. LIU, W. METZNER, Y. YOU, S. LI, S. LIU, Y J. FENG. 2010. Geographical and individual variation in echolocation calls of the intermediate leaf-nosed bat, *Hipposideros larvatus*. *Ethology* 116:691-703.
- JUNG, K., E. K. V. KALKO, Y O. VON HELVERSEN. 2007. Echolocation calls in Central American emballonurid bats: signal design and call frequency alternation. *Journal of Zoology* 272:125-137.
- KALKO, E. K. V. 2004. Neotropical leaf-nosed bat (Phyllostomidae): "Whispering" bats as candidates for acoustic surveys? Pp. 63-69 in *Bat echolocation research: tools, techniques and analysis* (Brigham, M., E. K.V. Kalko, G. Jones, S. Parsons, y H. J. G. A. Limpens, eds.). Bat Conservation International. Austin, EE.UU.

- KALKO, E. K. V., C. O. HANDLEY, Y D. HANDLEY.** 1996. Organization, diversity, and long term dynamics of a Neotropical bat community. Pp. 503-553 in Long term studies in vertebrate communities (Cody, M., y J. Smallwood, eds.). Academic Press. Los Angeles, EE.UU.
- KÖSSL, M., E. MORA, F. CORO, Y M. VATER.** 1999. Two-toned echolocation calls from *Molossus molossus* in Cuba. *Journal of Mammalogy* 80:929-932.
- MACIAS, S. E., C. MORA, Y A. GARCÍA.** 2006. Acoustic identification of mormoopid bats a survey during the evening exodus. *Journal of Mammalogy* 87:324-330.
- MACSWINEY, M. C., F. M. CLARKE, Y P. A. RACEY.** 2008. What you see is not what you get: the role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *Journal of Applied Ecology* 45:1364-1371.
- NEUWEILER, G.** 2000. Echolocation. Pp. 140-260 in *The Biology of bats* (Neuweiler, G., ed.). Oxford University Press. Oxford, EE.UU.
- NOVICK, A.** 1962. Orientation in neotropical bats. I. Natalidae and Emballonuridae. *Journal of Mammalogy* 43:449-455.
- NOVICK, A.** 1963. Orientation in neotropical bats. II Phyllostomatidae and Desmodontidae. *Journal of Mammalogy* 44:44-56.
- 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* 78:954-963.
- O'FARRELL, M. J., Y B. W. MILLER.** 1999. Use of vocal signatures for the inventory of free-flying neotropical bats. *Biotropica* 31:507-516.
- O'FARRELL, M. J., Y W. L. GANNON.** 1999. A comparison of acoustic versus capture techniques for the inventory of bats. *Journal of Mammalogy* 80:24-30.
- O'FARRELL, M. J., B. W. MILLER, Y W. L. GANNON.** 1999. Qualitative identification of free-flying bats using the Anabat detector. *Journal of Mammalogy* 80:11-23.
- OCHOA, G. J., M. J. O'FARRELL, Y B. W. MILLER.** 2000. Contribution of acoustic methods to the study of insectivorous bat diversity in protected areas from northern Venezuela. *Acta Chiropterologica* 2:171-183.
- PARSONS, S., Y G. JONES.** 2000. Acoustic identification of twelve species of echolocating bat by discriminant function analysis and artificial neural networks. *The Journal of Experimental Biology* 203:2641-2656.
- RATCLIFFE, J. M., H. M. TER HOFSTEDE, R. AVILA-FLORES, M. B. FENTON, G. F. MCCracken, S. BISCARDI, J. BLASKO, E. GILLAM, J. ORPRECIO, Y G. SPANJER.** 2004. Conespecific influence call design in the Brazilian free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. *Canadian Journal of Zoology* 82:966-971.
- RHODES, A. J.** 2005. Estructura y diversidad espacio temporal de la comunidad de murciélagos con relación a gradientes ambientales en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Tesis Licenciatura. Escuela de Ciencias, Universidad de Las Américas-Puebla. Puebla, México.
- RUSSELL, A. L., R. A. MEDELLÍN, Y G. F. MCCracken.** 2005. Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Molecular Ecology* 14:2207-2222.

- RYDELL, J., H. T. ARITA, M. SANTOS, Y J. GRANADOS.** 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (order Chiroptera) of Yucatán, México. *Journal of Zoology* 257:27-36.
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, C., Y M. L. ROMERO.** 1995. Mastofauna silvestre del área de Reserva Sierra de Huautla (con énfasis en la región noreste). Centro de Investigaciones Biológicas Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, México.
- SCHNITZLER, H-U., Y E. K. V. B. KALKO.** 2001. Echolocation by insect-eating bats. *BioScience* 51:557-569.
- SPEAKMAN, J. R.** 1995. Chiropteran nocturnality. Pp. 187-201 in *Ecology, Evolution and Behaviour of Bats* (Racey, P. A., y M. S. Swift, eds.). Oxford Clarendon Press. London, Reino Unido.
- SPEAKMAN, J. R.** 2001. The evolution of flight and echolocation in bats: another leap in the dark. *Mammal Review* 31:111-130.
- VATER, M., M. KÖSSL, E. FOELLER, F. CORO, E. MORA, Y I. J. RUSSELL.** 2003. Development of echolocation calls in the Mustached bat, *Pteronotus parnellii*. *Journal of Neurophysiology* 90:2274-2290.

Sometido: 11 de enero de 2013
Revisado: 28 de febrero de 2013
Aceptado: 16 de abril de 2013
Editor asociado: Patricia Cortés-Calva
Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández