



UNIVERSIDAD JUÁREZ AUTÓNOMA DE TABASCO
División Académica de Ciencias Biológicas



**“PATRONES DE VOCALIZACIÓN DE *Molossus rufus* DURANTE LOS
VUELOS DE EMERGENCIA EN DIFERENTES CONTEXTOS
SOCIALES Y AMBIENTALES”**

Trabajo recepcional, en la modalidad de:

Tesis

Para obtener el título de:

Licenciatura en Biología

Presenta:

Lucio Pérez Pérez

Director:

Dr. Rafael Ávila Flores

Villahermosa, Tabasco, México.

Diciembre, 2020

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TABASCO

PATRONES DE VOCALIZACIÓN DE Molossus rufus DURANTE LOS VUELOS DE EMERGENCIA EN DIFERENTES CONTEXTOS SOCIALES Y AMBIENTALES

Por Lucio Pérez Pérez

CANTIDAD DE PALABRAS 14647

HORA DE ENTREGA

01-JUL-2025 03:10 P. M.

NÚMERO DE
IDENTIFICACIÓN DEL
TRABAJO

117019437

PATRONES DE VOCALIZACIÓN DE *Molossus rufus* DURANTE LOS VUELOS DE EMERGENCIA EN DIFERENTES CONTEXTOS SOCIALES Y AMBIENTALES

INFORME DE ORIGINALIDAD

7%

ÍNDICE DE SIMILITUD

FUENTES PRIMARIAS

1	es.wikipedia.org Internet	88 palabras — 1%
2	cathi.uacj.mx Internet	50 palabras — < 1%
3	ecosur.repositorioinstitucional.mx Internet	40 palabras — < 1%
4	docplayer.es Internet	39 palabras — < 1%
5	repositorio.uchile.cl Internet	32 palabras — < 1%
6	literatura.ciidiroaxaca.ipn.mx:8080 Internet	27 palabras — < 1%
7	tesis.ipn.mx Internet	24 palabras — < 1%
8	repositorio.unillanos.edu.co Internet	23 palabras — < 1%
9	pesquisa.bvsalud.org Internet	20 palabras — < 1%

10	riaa.uaem.mx:8080 Internet	19 palabras — < 1%
11	www.archivos.ujat.mx Internet	19 palabras — < 1%
12	www.yumpu.com Internet	18 palabras — < 1%
13	hdl.handle.net Internet	17 palabras — < 1%
14	www.conabio.gob.mx Internet	17 palabras — < 1%
15	diseno.otalca.cl Internet	16 palabras — < 1%
16	riaa.uaem.mx Internet	16 palabras — < 1%
17	riull.ull.es Internet	15 palabras — < 1%
18	bv98.revistapasajes.com Internet	13 palabras — < 1%
19	doczz.net Internet	13 palabras — < 1%
20	es.scribd.com Internet	13 palabras — < 1%
21	ri.ujat.mx Internet	13 palabras — < 1%
22	M. Bigliassi, J.L. Dantas, J.G. Carneiro, B.P.C. Smirmaul, L.R. Altimari. "Influence of music	12 palabras — < 1%

and its moments of application on performance and psychophysiological parameters during a 5km time trial",
Revista Andaluza de Medicina del Deporte, 2012

Crossref

23	bio.biologists.org Internet	12 palabras — < 1%
24	da Silva Augusto, Ana Margarida Pontes. "Actividade de Myotis Myotis (Chiroptera) Durante o Inverno: Influência da Abundância Alimentar", Universidade de Lisboa (Portugal), 2024 ProQuest	12 palabras — < 1%
25	www.ciirdurango.ipn.mx Internet	11 palabras — < 1%
26	www.conacyt.gov.py Internet	11 palabras — < 1%
27	de.slideshare.net Internet	10 palabras — < 1%
28	issuu.com Internet	10 palabras — < 1%
29	www.frontiersin.org Internet	10 palabras — < 1%
30	www.lamjol.info Internet	10 palabras — < 1%
31	www.rtmg.org Internet	10 palabras — < 1%
32	dl.dropboxusercontent.com Internet	9 palabras — < 1%
33	iefectividad.conanp.gob.mx Internet	

		9 palabras — < 1%
34	www.amazon.co.uk Internet	9 palabras — < 1%
35	www.celplan.com Internet	9 palabras — < 1%
36	www.colibri.udelar.edu.uy Internet	9 palabras — < 1%
37	www.perupetro.com.pe Internet	9 palabras — < 1%
38	www.scielo.org.pe Internet	9 palabras — < 1%
39	www.undp.org Internet	9 palabras — < 1%
40	bibliotecadigital.ilce.edu.mx Internet	8 palabras — < 1%
41	bictel.ulg.ac.be Internet	8 palabras — < 1%
42	bioone.org Internet	8 palabras — < 1%
43	burjcdigital.urjc.es Internet	8 palabras — < 1%
44	ilustrados.com Internet	8 palabras — < 1%
45	multimedia20stg.blob.core.windows.net Internet	8 palabras — < 1%

46	repositorio.puce.edu.ec Internet	8 palabras — < 1%
47	repositorio.xoc.uam.mx Internet	8 palabras — < 1%
48	reunioncientificatabasco.org.mx Internet	8 palabras — < 1%
49	ridworld.wordpress.com Internet	8 palabras — < 1%
50	vdocumento.com Internet	8 palabras — < 1%
51	www.carlosortiz.net Internet	8 palabras — < 1%
52	www.cipecar.org Internet	8 palabras — < 1%
53	www.coursehero.com Internet	8 palabras — < 1%
54	www.entrepreneur.com Internet	8 palabras — < 1%
55	www1.incol.edu.mx Internet	8 palabras — < 1%
56	zmmu.msu.ru Internet	8 palabras — < 1%

EXCLUIR CITAS

ACTIVADO

EXCLUIR FUENTES

DESACTIVADO

EXCLUIR BIBLIOGRAFÍA

ACTIVADO

EXCLUIR COINCIDENCIAS

DESACTIVADO



**UNIVERSIDAD JUÁREZ
AUTÓNOMA DE TABASCO**

"ESTUDIO EN LA DUDA. ACCIÓN EN LA FE"



**DIVISIÓN ACADÉMICA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
DIRECCIÓN**



2020
LEONA VICARIO

SEPTIEMBRE 28 DE 2020

**C. LUCIO PÉREZ PÉREZ
PAS. DE LA LIC. EN BIOLOGIA
PRESENTE**

En virtud de haber cumplido con lo establecido en los Arts. 80 al 85 del Cap. III del Reglamento de titulación de esta Universidad, tengo a bien comunicarle que se les autoriza la impresión de su Trabajo Recepcional, en la Modalidad de Tesis denominado: **"PATRONES DE VOCALIZACIÓN DE *Molossus rufus* DURANTE LOS VUELOS DE EMERGENCIA EN DIFERENTES CONTEXTOS SOCIALES Y AMBIENTALES"**, asesorado por el Dr. Rafael Ávila Flores sobre el cual sustentará su Examen Profesional, cuyo jurado está integrado por la Dra. Alba Zulema Rodas Martínez, Dr. León David Olivera Gómez, Dr. Rafael Ávila Flores, Dra. María Cristina Mac Swiney González y Dra. Verónica Zamora Gutiérrez.

**ATENTAMENTE
ESTUDIO EN LA DUDA. ACCION EN LA FE**


**DR. ARTURO GARRIDO MORA
DIRECTOR**

UJAT
DIVISIÓN ACADÉMICA
DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



DIRECCIÓN

C.c.p.- Expediente del Alumno.
Archivo.

CARTA AUTORIZACIÓN

El que suscribe, autoriza por medio del presente escrito a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco para que utilice tanto física como digitalmente el Trabajo Recepcional en la modalidad de Tesis de Licenciatura denominado: "**PATRONES DE VOCALIZACIÓN DE *Molossus rufus* DURANTE LOS VUELOS DE EMERGENCIA EN DIFERENTES CONTEXTOS SOCIALES Y AMBIENTALES**", de la cual soy autor y titular de los Derechos de Autor.

La finalidad del uso por parte de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco el Trabajo Recepcional antes mencionada, será única y exclusivamente para difusión, educación y sin fines de lucro; autorización que se hace de manera enunciativa más no limitativa para subirla a la Red Abierta de Bibliotecas Digitales (RABID) y a cualquier otra red académica con las que la Universidad tenga relación institucional.

Por lo antes manifestado, libero a la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco de cualquier reclamación legal que pudiera ejercer respecto al uso y manipulación de la tesis mencionada y para los fines estipulados en este documento.

Se firma la presente autorización en la ciudad de Villahermosa, Tabasco el Día 29 de Septiembre de Dos Mil Veinte.

AUTORIZO

Lucio Pérez

LUCIO PÉREZ PÉREZ

Dedicatoria

A mis padres,

A mi familia

Y a mis amigos

“Todo tiene su tiempo, y todo lo que se quiere debajo del
cielo tiene su hora”
Eclesiastés 3:1

Agradecimientos

A mis padres, quienes siempre han creído en mí y me han apoyado de todas las maneras posibles en las que han podido, sin ustedes no me hubiera sido posible estudiar una carrera, ni haber concluido esta tesis. Gracias a mi padre que siempre me ha apoyado económicamente y a mi madre que siempre se preocupó porque no fuera a la escuela con el estómago vacío. Gracias a ustedes solo tuve que preocuparme por estudiar, espero algún día poder regresarles lo que han hecho por mí.

A mi familia, quienes fueron otra motivación, no solo para este trabajo sino para mi carrera en general. Gracias a mi hermana, mis abuelos, mis primos y mis tíos. Gracias en especial a mis tíos Javier, Miguel y mis tías Yadira y Rachel quienes me apoyaron con algo de dinero cuando estuve fuera del estado o del país, en una ocasión no pase hambre gracias a ustedes. También mencionar y agradecerles por las veces que mi internet fallaba en casa y más de una vez tuve que molestarles en su casa, siempre me recibieron de la mejor manera con café y galletas. Gracias a mi primo Brando quien no me dejaba pasar hambre en esas noches de desvelo. De nuevo muchas gracias a todos, de una u otra forma son parte de mi motivación.

A mis amigos de toda la carrera: Yanira, Yael, Leysi, Rafa, Christofer, Daniel, Cupil, Alejandra López, por regalarme su amistad y apoyo, no solo en la universidad sino en mi vida personal. Gracias por ser el significado real de la amistad y también por ser mis hermanos cuando los necesité. Gracias por cada momento que compartimos juntos en la universidad, buenos o malos. Y también a los que estuvieron conmigo en esas experiencias de movilidad, que sin duda cambiaron nuestras vidas para siempre. Sin ustedes no hubieran sido ni la mitad de divertidas, y no sería la persona que soy hoy.

También a quienes conocí en la parte final de la carrera: Violeta, mi amiga anzaluza que, aunque somos muy diferentes siempre me escuchas mis dramas. Alejandra Valdés, has sido también mi paño de lágrimas cuando hablamos del alemán, la tesis, o los planes a futuro, gracias por la motivación. Kristell, te conocí hace poco, pero has sido un gran apoyo en mis tropiezos diarios, gracias por darme ánimos para creer en mí, por

darme consejos, por escuchar mis dramas, y por la paciencia. Les conozco relativamente hace poco, pero espero sigan dándome su amistad de la forma en que me la han dado. Y gracias a todos por aguantar mi humor.

Mención honorífica para Yael, una tabla periódica nos unió, tomamos fotos a los hongos, innumerables peleas hemos tenido, pero aquí seguimos, tan diferentes, tan incompatibles, pero queriéndonos mucho. Espero sigas más tiempo en mi vida. Leysi, sentarnos juntos en bioquímica y sentarnos juntos del otro lado del mundo, la que más me ha soportado, aunque realmente soy fácil de llevar. Gracias por tus consejos y por soportarme en mis dramas, espero igual tú sigas mucho tiempo en mi vida, son las personas que mejor me conocen. Rafa y christofer, solo decirles que son como los hermanos que nunca tuve, gracias por su amistad y por creer en mí en los momentos que ni yo creo.

A los miembros del laboratorio de ecología y fisiología de mamíferos: Rafa, Adriana, Panchito, Yaksi, Kenia, Monce, Alondra y Ezequiel. A mis amigos Leysi, Johana, Alejandra, Hazel, Valeria, Estefania, Cupil, Max, Victor, Ofelia, y a sus hermanos, hijos o parejas. A mi hermana Gaby, mis primos, Xavier, Juanito, Ale y a Jenny. Y finalmente a mis asesores Rafael Ávila y Alba Rodas. Gracias a todos por ayudarme en la toma de datos de este trabajo, sin su ayuda jamás lo hubiera logrado. Muchas gracias por arriesgarse conmigo día a día en los refugios que seleccioné.

A los miembros de mi comité sinodal: Dra. Alba Zulema Rodas Martínez, gracias por ser tan cercana a nosotros y todo su apoyo y cariño que nos da, Dra. María Cristina Mac Swiney Gonzales, Dr. Rafael Ávila Flores, Dr. León David Olivera Gómez y la Dra. Verónica Zamora Gutiérrez, a todos gracias por su tiempo invertido en las revisiones de esta tesis y sus valiosas sugerencias para mejorar este trabajo. Gracias a la Dra. Verónica por su ayuda y apoyo para realizar el verano científico del 2017, donde mejoré gran parte de este documento.

A la UJAT y la DACBIOL por los permisos otorgados para las grabaciones en la ciudad y por la oportunidad de cursar la carrera que siempre soné estudiar. A todos los docentes que contribuyeron en mi formación académica a lo largo de estos años.

A mi asesor, el Dr. Rafael Ávila Flores por haberme aceptado como su tesista y tenerme paciencia a lo largo de todo este proceso, desde la concepción del tema, hasta los ajustes finales. Gracias por creer en mí y por las palabras de alivio y esperanza que siempre me daba con cada revisión. También gracias no solo por ser un tutor, sino también un profesor muy cercano a mí y ayudarme en temas y dramas personales. Gracias por ser un amigo, esa confianza nos hace explotar aún más nuestras capacidades. Espero nunca cambie esa forma tan humilde de ser que nos hace sentir orgullosos de que sea nuestro asesor.

¡GRACIAS A TODOS!

INDICE

1.- INTRODUCCIÓN	1
2.- JUSTIFICACIÓN	3
3.- ANTECEDENTES:.....	4
3.1. Molossus rufus	4
3.2. Mecanismos sensoriales en murciélagos.....	6
3.2.1 Olfato	6
3.2.2 Visión	7
3.2.3 Audición	8
3.3. Ecolocalización	9
3.4. Variación en las vocalizaciones de los murciélagos	10
3.4.1 Aspectos fisiológicos.....	10
3.4.2 Captura de alimento	11
3.4.3 Uso del espacio.....	12
3.4.4 Presencia de conespecíficos.....	13
3.4.5 Factores antropogénicos.....	14
4.- HIPOTESIS:	16
5.- OBJETIVOS:	17
5.1. Objetivo general:.....	17
5.2. Objetivos específicos:	17
6.- ÁREA DE ESTUDIO:	18
7.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
7.1. Selección de refugios	19
7.3. Características del refugio	20
7.4. Grabación de vocalizaciones	22
7.5. Análisis de las grabaciones.....	23
7.6. Análisis estadístico.....	24
8.- RESULTADOS.....	26
8.1. Contraste de modelos: factores sociales, ambientales y de obstrucción.....	28
8.2. Análisis de correlación de variables más significativas	29
8.2.1 Número máximo de individuos de la colonia.....	29

8.2.2 Tamaño de la entrada al refugio	29
8.2.3 Nivel de obstrucción	30
9.- DISCUSIÓN.....	32
10.- CONCLUSIONES.....	41
11.- BIBLIOGRAFÍA	43
12.- ANEXOS	52

INDICE DE FIGURAS

Figura 1.- Individuo de <i>Molossus rufus</i>	4
Figura 2.- Secuencia de pulsos de <i>M. rufus</i>	24
Figura 3.- Espectrogramas de dos refugios contrastantes.....	30

INDICE DE TABLAS

Tabla 1.- Valores promedio de los parámetros de las vocalizaciones y de las variables ambientales medidas en 16 refugios de <i>M. rufus</i> en la ciudad de Villahermosa.....	27
Tabla 2.- Modelos construidos a partir de vocalizaciones emitidas por <i>M. rufus</i> en la ciudad de Villahermosa, Tabasco	31
Tabla 3.- Valores promedio de los parámetros de las vocalizaciones de ecolocalización de <i>M. rufus</i> reportados en la literatura y en este trabajo.....	33
Tabla 4.- Número de individuos cuantificados por día de grabación, por refugio y promedio.....	62

1.- INTRODUCCIÓN

Las vocalizaciones animales son el resultado de la generación activa de sonido utilizando órganos específicos y representan una expresión del estado interno de los individuos, que puede ocurrir espontáneamente o ser el resultado de un evento externo (Grandin 1998). En los quirópteros, las vocalizaciones son generadas principalmente en la laringe. Durante este proceso, las cuerdas vocales vibran cuando pasa aire a través de ellas, y con la ayuda de los músculos presentes en la laringe se ajusta su tensión y así se modifican las características del sonido (Altringham 2011). En los microquirópteros, las vocalizaciones cubren un amplio rango de frecuencias, que van de las audibles al oído humano (<20 kHz) hasta las ultrasónicas que superan los 200 kHz.

En términos generales, las vocalizaciones de los microquirópteros pueden dividirse en dos grandes grupos: llamados sociales y llamados de ecolocalización (Fenton, 1985). Los primeros tienen la función principal de transmisión de información a los conespecíficos bajo diferentes situaciones, por ejemplo, la ubicación de nuevos refugios (Chaverri *et al.* 2009), la repulsión de conespecíficos en la defensa de un parche de alimentación (Budenz *et al.* 2009), la interacción entre madre y cría, la atracción de pareja o la advertencia sobre la presencia de depredadores (Pfalzer y Kusch, 2003). Por su parte, los llamados de ecolocalización, son utilizados principalmente para la detección de las presas durante el forrajeo (Popper y Fay, 1995), así como para la formación de puntos de referencia acústicos y la identificación de obstáculos durante la orientación espacial en diferentes ambientes (Jensen *et al.* 2005). Las vocalizaciones de

ecolocalización pueden ser modificadas en su estructura (duración y frecuencia) o producirse a una mayor tasa dependiendo generalmente de la tarea que el murciélago está realizando y/o las características del ambiente (Broders et al. 2004; Moss y Surlykke 2010; Rodríguez-San Pedro y Simonetti 2014).

Los ambientes urbanos ofrecen oportunidades de refugio y alimentación a algunas especies de murciélagos (Geggie y Fenton 1985; Everette et al. 2001), sin embargo, también los exponen a condiciones inusuales que podrían repercutirles negativamente. Las áreas urbanas representan paisajes fragmentados que reducen las áreas adecuadas para forrajeo, ocasionan mortalidad por choques con vehículos y/o construcciones, y exponen a los individuos a factores antropogénicos como el ruido y la luz que a su vez intervienen en los procesos de ecolocalización y comunicación vocal (Tischendorf y Fahring 2000; Russo y Ancillotto 2014). El efecto del ruido en los murciélagos es particularmente notable debido a que éstos necesitan escuchar claramente sus ecos para navegar y forrajear, por lo que se ven forzados a modificar las características de sus vocalizaciones para evitar la interferencia acústica (Schaub, 2008; Jarvis *et al.* 2013).

En la ciudad de Villahermosa, Tabasco, se ha observado una gran cantidad de refugios de *Molossus rufus* en huecos y grietas de construcciones humanas y árboles a lo largo de toda la extensión del paisaje urbano. De acuerdo con observaciones preliminares, las condiciones ambientales en los alrededores de sus refugios son igualmente diversas. La gran ubicuidad de *M. rufus* en Villahermosa le convierte en un modelo adecuado para analizar las respuestas

vocales de una especie de murciélago a condiciones antropizadas contrastantes. En el presente trabajo se describirán los patrones de vocalización de *M. rufus* durante el periodo de emergencia del refugio bajo diferentes contextos sociales y ambientales. Específicamente, se pretende identificar si *M. rufus* ajusta las características de sus pulsos de ecolocalización al momento de emerger del refugio en función de la cantidad y naturaleza de los obstáculos que se presentan en las inmediaciones, y si modifican la proporción de vocalizaciones sociales en función del contexto social.

2.- JUSTIFICACIÓN

Los murciélagos insectívoros, como *M. rufus*, pueden convertirse en importantes controladores de plagas al reducir el tamaño de muchas poblaciones de insectos, lo que representa un servicio ambiental con alto valor económico (Cleveland et al. 2006). En la ciudad de Villahermosa hay una población numerosa de *M. rufus* (aunque su dimensión aún se desconoce) que utiliza como refugio una gran variedad de huecos y grietas que se extienden a lo largo del paisaje urbano, lo que podría favorecer el control de algunos insectos urbanos dañinos para el ser humano.

Los refugios de *M. rufus* en Villahermosa presentan una gran cantidad de obstáculos y retos que los murciélagos enfrentan diariamente al momento de emerger para forrajear, tales como construcciones, postes del sistema de alumbrado público, automóviles, peatones, ruido, etc. A pesar de que se sabe que es una especie tolerante a la urbanización (Jung y Kalko, 2010; Rodríguez-Aguilar,

2016) se desconocen los impactos que estos componentes del ambiente podrían tener en sus vocalizaciones y patrones de vuelo. La realización de este estudio nos permitirá conocer la conducta de ecolocalización y algunos de los impactos de la urbanización en una especie tropical altamente tolerante a este fenómeno.

3.- ANTECEDENTES:

3.1. *Molossus rufus*

M. rufus es un murciélago perteneciente a la familia Molossidae (Mammalia: Chiroptera: Molossidae) que se distribuye en las áreas tropicales del Nuevo Mundo, desde el norte de México hasta el norte de Argentina. Se le encuentra en bosques húmedos y muchos tipos de ambientes secos, así como en poblados y ciudades, usando como refugio una gran variedad de sitios como troncos de árboles o estructuras antropogénicas (e.g. techos de casas, puentes, iglesias, edificios abandonados). Se caracteriza por poseer pelaje corto y aterciopelado de color rojizo oscuro a negro, la cola libre relativamente gruesa, alas muy delgadas con alta carga alar (alas angostas y largas) y la cara casi desnuda. Presenta una reproducción estacional y se considera como una especie poliéstrica, ya que se han encontrado hembras preñadas en diferentes momentos del año, pero especialmente durante el verano (Esbérard 2002; Breviglieri y Uieda 2014).



Fotografía: Rúben
D. Jarrín E.

Es un insectívoro relativamente grande (entre 20-45 gramos) que incluye una gran variedad de insectos en su dieta. Fenton y colaboradores (1998) reportaron que la mayor proporción de la dieta de una colonia de Akumal, en la Península de Yucatán, estuvo conformada por coleópteros, hemípteros, lepidópteros, dípteros y en menor proporción himenópteros y odonatos. Sus características morfológicas le permiten mayor movilidad en refugios estrechos durante su desplazamiento en cuatro extremidades; incluso se ha sugerido que su pelaje reduce la fricción con el sustrato, permitiéndole usar como refugio espacios y grietas de construcciones humanas (Vaughan 1966).

El tamaño de sus colonias puede variar ampliamente, desde menos de 10 hasta más de 500 individuos. En estas colonias pueden habitar ambos sexos y en ocasiones cohabitan con otras especies (Costa et al. 2010). La altura del refugio es por lo general mayor a 2 metros, ya que necesitan alturas elevadas para poder levantar el vuelo al momento de la emergencia (Esbérard 2002). Esta especie emerge de sus refugios por lo general una o dos veces por noche; la primera emergencia es cercana a la puesta del sol, cuando aún hay iluminación natural (30 a 300 lx), la segunda es aproximadamente 1 hora antes del alba, con poca o nula cantidad de luz (datos generados en este trabajo). Los individuos permanecen fuera forrajeando por cortos periodos de tiempo, generalmente menos de una hora. Algunos individuos pueden permanecer sin salir del refugio por más de una noche, por lo que se cree que *M. rufus* tienen la capacidad de entrar en torpor cuando las condiciones ambientales son adversas (Erkert 1978; Fenton et al. 1998). Esta es una estrategia de ahorro energético que ha sido descrita en otras

especies de molósidios como *Mormopterus loriae*, *Mops condylurus*, *Tadarida aegyptiaca* (Geiser y Stawski 2011), *T. teniotis* (Arlettaz et al. 2000) y *Eumops perotis* (Caire y Loucks 2013).

Las vocalizaciones de ecolocalización de *M. rufus* se caracterizan por ser pulsos de banda estrecha (3.8 kHz) de frecuencia modulada (FM), de larga duración (8-30 ms) y con un amplio intervalo interpulso, con frecuencias que van desde 27.6 a 23.8 kHz (Fenton et al. 1998; Schnitzler y Kalko 1998). La combinación de las características de sus pulsos de ecolocalización y la morfología alar le permiten especializarse en el uso de áreas abiertas (Rasweiler 1990; Santos y Castro-Arellano 2005; Nolte et al. 2009).

3.2. Mecanismos sensoriales en murciélagos

Los principales sentidos utilizados por los microquirópteros para la orientación espacial y captura de alimento son el olfato, la visión y la audición (Fenton 1985).

3.2.1 Olfato

Se sabe que muchos mamíferos poseen una gran cantidad de glándulas odoríferas que pueden utilizar para mandar señales químicas, con el propósito de comunicarse e influenciar la conducta de sus conspecíficos (Macdonald y Brown 1985). Muchas especies de murciélagos son altamente gregarias y perchan en lugares con poca luz donde la visión pasa a segundo término. Por ello, las marcas olfativas juegan un papel importante en diversas tareas durante la comunicación y las interacciones diarias en el refugio, por ejemplo, durante el reconocimiento de los miembros del grupo (Safi y Kerth 2003), discriminación entre sexos (Bouchard

2001), localización del refugio, reconocimiento entre madre y cría (Gustin y McCracken 1987; Loughry y McCracken 1991), así como para el mantenimiento de la armonía social (Schmidt 1985).

3.2.2 Visión

A diferencia de lo que se cree, los murciélagos no son ciegos, e incluso poseen en general una buena visión, comparable con la de otros mamíferos nocturnos (Hope y Bhatnagar 1978). Este sentido puede jugar un importante papel en actividades como la orientación en el paisaje a larga distancia (Layne 1967), la búsqueda de alimento (Williams y Williams 1970; Gutierrez et al. 2014) y la identificación del lugar del refugio (Ruczynsky et al. 2011).

La estructura de los ojos de los murciélagos se ajusta al modelo típico de los mamíferos, con algunas modificaciones que les permiten adaptarse a la visión en ambientes con baja cantidad de luz como: a) el tamaño del ojo en relación a la de su cuerpo, ya que por lo general los quirópteros tienen ojos grandes, resultando en un área mayor de la retina que aumenta la resolución de la imagen b) mayor poder refractivo de las lentes del ojo, y c) pupilas grandes que permiten mayor ganancia de luz hacia el interior del ojo (Neuweiler 2000). Cabe mencionar que el tamaño del ojo en microquirópteros varía notablemente dependiendo de la importancia que tiene la visión para cada una especie; por ejemplo, los ojos de frugívoros (filostómidos) son más grandes que los ojos de especies insectívoras (mormoópidos, natálidos, vespertiliónidos).

Algunos estudios han demostrado que la retina de los murciélagos es dominada por bastones, que son células responsables de la visión a baja cantidad de luz y que se sobresaturan en condiciones de mucha luz. Por ejemplo, Gutierrez et al. (2014) reportaron que *Artibeus lituratus* se desempeña mejor en la captura de alimento en condiciones de luz parecidas a las de la luna llena (2lx), en comparación a las condiciones del crepúsculo (18lx) o de total oscuridad (0lx). En una retina dominada por bastones, la visibilidad declina con grandes cantidades de luz y mejora con bajas cantidades (Fenton 1985; Eklöf 2003). Por ello, la cantidad de luz que la retina de una especie puede tolerar influye en patrones conductuales como la selección del sitio de percha, el éxito de alimentación o la hora de emergencia del refugio (Hope y Bhatnagar 1978). Además, la visión y las ecolocalización no son totalmente excluyentes al momento de forrajear y navegar en el paisaje, sino que se complementan. Sin embargo, las pistas visuales son usadas preferentemente en una fase inicial de la orientación y las pistas auditivas a corta distancia de un objeto (Eklöf, 2003).

3.2.3 Audición

Existe un arreglo general en el sistema auditivo de los mamíferos, con tres unidades interconectadas, el oído externo, medio e interno. El oído externo consiste en el pabellón auditivo y el meato o canal del oído, el oído medio es una cavidad con una cadena de tres huesecillos (martillo, yunque y estribo) y el tímpano, el oído interno contiene los órganos sensoriales, el canal de la cóclea y el canal vestibular (Mayo y Gridley 1996).

El oído externo en los murciélagos consiste en largos y móviles pabellones auditivos adaptados para localizar y recibir el sonido entrante, con una gran variedad de formas y tamaños. Algunas especializaciones del oído medio de los murciélagos son áreas del tímpano mucho más grandes que las de la ventana oval, que resulta en una mayor amplificación del sonido. Presentan huesecillos rígidos y de baja masa, lo que aumenta la frecuencia de resonancia. También presentan tímpanos pequeños y delgados con una cavidad del oído medio pequeña, lo que resulta en una mejor transmisión para las altas frecuencias que para las bajas (Neuweiler 2000).

En el oído interno los murciélagos también presentan adaptaciones; ostentan por lo general un alargamiento de la cóclea y un mayor número de giros en esta estructura, así como adaptaciones específicas en la membrana basilar (Neuweiler 2000; Davies et al. 2013). Finalmente, el tamaño relativo de las estructuras del cerebro refleja los gremios existentes. Los murciélagos insectívoros son los que poseen las estructuras cerebrales para la percepción ecoacústica más desarrolladas (Eklöf 2003). El sistema auditivo se encuentra tan desarrollado en los murciélagos que llegan a presentar un sistema sensorial que acopla estrechamente la producción de señales vocales con la recepción de sus ecos, llamado “ecolocalización” (Fenton 1985).

3.3. Ecolocalización

La ecolocalización (también referida por algunos autores como “ecolocación”) implica la producción de sonido y la subsecuente determinación de la posición y

otras características de los objetos (textura, tamaño, distancia) a partir de la información codificada en la reflexión acústica. Es decir, mediante la interpretación de la diferencia entre los pulsos emitidos y los ecos retornantes (versiones modificadas de los pulsos que se emiten), su cerebro produce imágenes del ambiente, mediante las cuales logran orientarse en la ausencia de luz (Schuller y Moss 2004; Jones 2005; Fenton 2013).

Este sistema está presente en 17 de las 18 familias de quirópteros (Altringham 2011). Los microquirópteros emiten vocalizaciones de ecolocalización en forma de pulsos que son utilizados para la orientación y la búsqueda de alimento. Estas vocalizaciones presentan una gran plasticidad en su forma y propiedades, dependiendo principalmente de las características fisiológicas y morfológicas de los individuos, de la tarea realizada, del ambiente en el que la desempeñan, de la presencia de conespecíficos y de factores antropogénicos (Norberg y Rayner 1987; Obrist 1995; Schnitzler y Kalko 2001; Wund 2005).

3.4. Variación en las vocalizaciones de los murciélagos

3.4.1 Aspectos fisiológicos

Debido a la intervención de los músculos de la laringe, la madurez y el desarrollo del individuo son factores que afectan las características de los pulsos en la producción del sonido. Una cría emite pulsos diferentes a los de un adulto, variando principalmente la frecuencia, ancho de la banda y duración (Gould 1975). Además, en algunas especies se han reportado diferencias en las vocalizaciones

de machos y hembras. Por ejemplo, Knörnschild et al. (2012) reportan que las hembras de *Saccopteryx bilineata* producen pulsos de ecolocalización con una frecuencia máxima mayor que los machos.

La condición reproductiva también es un factor de variación. Por ejemplo, Gillam y McCracken (2007) mencionan que hembras preñadas de *Tadarida brasiliensis* emiten pulsos con una frecuencia menor que hembras lactantes, ya que los pulsos de frecuencia menor aumentan el rango de detección, lo que es útil para las hembras preñadas que experimentan maniobrabilidad menor debido al peso del feto. Por otro lado, las hembras lactantes emiten pulsos de una frecuencia mayor a las hembras preñadas, ya que una mayor frecuencia les permite detectar una variedad más grande de insectos pequeños.

3.4.2 Captura de alimento

En las especies insectívoras que forrajean activamente (como *M. rufus*), pueden identificarse diferentes tipos de señales según las características de los pulsos durante el forrajeo: 1) Señal de búsqueda: se produce cuando el individuo busca a sus presas al mismo tiempo que se orienta en el paisaje. Consiste en una serie de pulsos largos con ancho de banda estrecho y son característicos de cada especie; 2) Señal de aproximación: son pulsos producidos a una tasa mayor, con duración menor y una frecuencia mayor a la de los pulsos de fase de búsqueda, que se emiten una vez que el murciélago ha detectado a su presa; y 3) Tren o “zumbido” de alimentación: se produce poco antes de la captura de la presa; la duración de los pulsos se reduce aún más y se reproducen a una gran tasa de repetición,

hasta 170 pulsos por segundo (Kalko 1995; Surlykke y Moss 2006) en particular, estos pulsos son más comunes en murciélagos insectívoros. Las características en la emisión de sus pulsos (frecuencia, duración, intervalo interpulso) pueden variar mucho dependiendo del ambiente en que se mueven: espacios abiertos, cerrados, superficie de agua, entre otros (Schnitzler 2003).

3.4.3 Uso del espacio

Los murciélagos poseen una enorme plasticidad en la producción de sus pulsos dependiendo del entorno en el que se encuentran, con la capacidad de emitir pulsos que se adecúan a las características del ambiente para mejorar su desempeño. Aun así, los murciélagos no forrajean de manera oportunista en cualquier lugar, sino que tienen áreas de preferencia y pulsos adaptados a estas áreas (Wund 2005). En general pueden identificarse 4 tipos de áreas que son utilizadas por los murciélagos para forrajeo y/o desplazamiento: áreas abiertas, bordes, áreas cerradas y sobre cuerpos de agua.

Como tendencia general, las especies de murciélagos que forrajean en espacios abiertos producen pulsos más largos (8-25 ms), de banda estrecha y de menor frecuencia (<40kHz), que dan poco detalle pero que viajan a una mayor distancia en el espacio. En contraste, los murciélagos que forrajean en áreas más cerradas, en bordes o sobre cuerpos de agua, emiten pulsos de corta duración (3-10 ms) con frecuencias más altas (>40kHz) y de banda más amplia, que viajan menos en el espacio, pero dan más detalle del entorno (Schnitzler et al. 2003; Rodríguez-San Pedro y Simonetti 2014).

3.4.4 Presencia de conespecíficos

La presencia de conespecíficos influye en la forma y tasa de emisión de los pulsos. Por ejemplo, en *Balantiopteryx plicata* se ha encontrado que la presencia de conespecíficos influye en las características de los pulsos incluso más que las características del ambiente (Ibáñez et al. 2004). En *Tadarida brasiliensis*, se ha observado que los individuos que vuelan en presencia de conespecíficos cambian la frecuencia de sus pulsos, probablemente como una estrategia para evitar el traslape de los ecos retornantes (Ratcliffe et al. 2004). En esta última especie, se han reportado dos tipos principales de pulsos que son emitidos durante la emergencia del refugio en colonias de decenas de miles de individuos, donde el ruido de las vocalizaciones emitidas por los individuos emergiendo puede interferir en la percepción auditiva de cada individuo. Los autores reportaron pulsos que inician con un componente de frecuencia constante (FC) y son emitidos hacia la columna de murciélagos emergiendo, y componentes de frecuencia modulada (FM) que se emiten hacia afuera de la columna. De acuerdo con estos autores, al parecer, el componente FC les ayuda a regular su posición en relación a los conespecíficos y el segundo FM para detectar objetos y depredadores (Gillam et al. 2010).

La frecuencia de mayor energía es una de las principales características que varían en el pulso ante la presencia de conespecíficos. Esto ha sido propuesto como un mecanismo para evitar la interferencia o como control de tráfico (Ratcliffe et al. 2004). Otras características del pulso que se modifican en presencia de conespecíficos son la duración, que tiende a disminuir, y el intervalo interpulso,

que se hace más corto (Obrist 1995). Otra estrategia es la supresión de pulsos, utilizada para evitar la interferencia durante vuelos en grupo, lo que significa que algunos individuos no emiten pulsos durante breves períodos de tiempo (200 ms); se ha sugerido que, para orientarse, estos individuos escuchan el eco de los pulsos de otros individuos (Chiu et al. 2008; Jarvis et al. 2013).

3.4.5 Factores antropogénicos

La contaminación lumínica y acústica ha sido señalada como uno de los principales factores que afectan la conducta de los murciélagos en ambientes urbanos (Kuijper et al. 2008; Luo et al. 2015). El ruido antrópico es el elemento más perceptible del ambiente acústico urbano (ej. máquinas operando, tráfico), y suele ser más fuerte en comparación con los sonidos del entorno natural como el viento, agua, tormentas, vocalizaciones animales, entre otros. Altos niveles de ruido antrópico urbano degradan la comunicación vocal, pues enmascaran las vocalizaciones que son importantes para las actividades diarias y básicas de los animales como forrajeo, orientación y comunicación (Warren et al. 2006).

Los murciélagos son particularmente afectados por el ruido antrópico en el ambiente urbano, ya que necesitan de las pistas acústicas para desarrollar sus estrategias conductuales (Bonsen et al. 2015). Especies que cazan de manera pasiva (escuchando los sonidos de las presas), como *Myotis myotis*, se ven afectados con el ruido ambiental, ya que los sonidos de sus presas se traslapan espectralmente con el ruido antropogénico (Gillam y McCracken 2007; Hage et al. 2013). Sin embargo, algunas especies pueden llegar a habituarse a entornos

“ruidosos”, gracias a la flexibilidad en las características de los pulsos. Algunas especies como *Tadarida brasiliensis* y *Rhinolophus ferrumequinum* son capaces de ajustar el diseño y estructura de sus pulsos en ambientes con alta cantidad de ruido para evitar que sus vocalizaciones se vean enmascaradas por el ruido de fondo, cambiando la frecuencia o la amplitud de banda (Ratcliffe et al. 2004; Schaub et al. 2008).

Los murciélagos que cazan de manera activa (emitiendo pulsos y utilizando los ecos retornantes), como los molósididos (por mucho la familia más exitosa en ambientes urbanos), también pueden verse afectados por el ruido ambiental, a pesar de que estos pulsos están a una frecuencia más alta que la mayor parte del ruido urbano. La información que obtiene el murciélago procede del eco retornante, el cual es más débil que el pulso emitido, por lo que puede potencialmente ser enmascarado por el ruido ambiental (Luo et al. 2014). Algunos estudios han reportado respuestas conductuales a estos factores antropogénicos. Por ejemplo, *Myotis lucifugus* y *Eptesicus fuscus* evitan cuerpos de agua con altos niveles de ruido ambiental, ya que interfieren en el proceso de ecolocalización y dificultan la detección de presas (Mackey y Barclay 1988).

De igual forma, la alta luminosidad obliga a los individuos a cambiar rutas de vuelo, regresar a sus refugios o a retrasar el momento de la emergencia, lo que reduce su tiempo disponible para el forrajeo. Es probable que algunas especies de vuelo lento perciban la luz como un factor que incrementa el riesgo de depredación, por lo que tienden a evadir las áreas iluminadas (Shirley et al. 2000; Stone et al. 2009). La evasión de áreas con altos niveles de ruido y luz resulta en

un incremento en el tiempo empleado en la búsqueda de alimento y finalmente también puede reducir el éxito de forrajeo (Schaub 2008; Siemers y Schaub 2011).

4.- HIPOTESIS:

1. Los individuos de *M. rufus* ajustan las características de sus pulsos de ecolocalización (frecuencia, duración, amplitud y tasa de repetición) en relación con la cantidad, movilidad (móvil o inmóvil), tamaño y forma de los obstáculos que enfrentan al momento de emerger del refugio y levantar el vuelo, con la finalidad de mejorar la percepción de su entorno inmediato.
2. La tasa de emisión de pulsos de ecolocalización varía en relación a la cantidad de luz debido a que la visión adquiere un papel de mayor relevancia en ambientes con altos niveles de iluminación.
3. Los individuos ajustan las características de sus pulsos en relación a la cantidad de ruido ambiental, debido a que la frecuencia del ruido puede traslaparse con la de las vocalizaciones e interferir en el proceso de ecolocalización.
4. La proporción de vocalizaciones sociales varía según el tamaño de la colonia, debido a que una mayor colonia más grande implica mayor comunicación sobre la identidad de los individuos previo y durante la emergencia para el control de tráfico aéreo.

5.- OBJETIVOS:

5.1. Objetivo general:

- Describir y comparar los patrones de vocalización emitidos por *M. rufus* durante la emergencia de refugios urbanos en diferentes contextos sociales y ambientales.

5.2. Objetivos específicos:

- Relacionar la estructura de las vocalizaciones de ecolocalización con el tamaño y cantidad de obstáculos móviles al momento de la emergencia del refugio.
- Relacionar la estructura de las vocalizaciones de ecolocalización con la cantidad y volumen de obstáculos fijos (nivel de obstrucción) alrededor de la entrada del refugio y el tamaño de estos.
- Relacionar la tasa de emisión de pulsos de ecolocalización con la cantidad de luz disponible al momento de la emergencia del refugio.
- Relacionar la estructura de las vocalizaciones de ecolocalización con la cantidad de ruido ambiental.
- Relacionar el número vocalizaciones sociales con el número de individuos en la colonia.

6.- ÁREA DE ESTUDIO:

La toma de los datos se llevó a cabo en diferentes refugios de *M. rufus* ubicados en la ciudad de Villahermosa, capital del estado de Tabasco. El centro geográfico de la ciudad está ubicado en las coordenadas 17°59'09.59" latitud norte y 92°55'11.10" longitud oeste, en el municipio de Centro. Este municipio colinda al norte con los municipios de Nacajuca y Centla, al sur con los municipios de Jalapa, Teapa y con el estado de Chiapas, al este con los municipios de Centla, Jalapa y Macuspana y al oeste con el estado de Chiapas y con los municipios de Cunduacán y Nacajuca (SEMAR s. f.).

La ciudad de Villahermosa ocupa una planicie baja (10 msnm) rodeada (y en algunos casos atravesada) por los ríos Grijalva (al este), Carrizal (al norte y poniente) y Rio Viejo Mezcalapa (al sur). Además de los ríos, posee una gran cantidad de lagunas urbanas y periurbanas y se encuentra rodeada de pastizales de zonas bajas inundables y lomeríos (INEGI 2015). El clima, al igual que la mayor parte del estado, es cálido-húmedo con una temperatura media anual de 27 °C y con lluvias todo el año, siendo más abundantes en verano. La precipitación promedio es de 1,925 mm al año. Villahermosa cuenta con una población aproximada de 857,000 habitantes y con una extensión de 61.17 km². El alumbrado público de la ciudad está conformado predominantemente por lámparas LED de 160 watts (XEVT 2017) y no existe ninguna regulación de ruido ambiental.

7.- MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Selección de refugios

Se seleccionaron 16 refugios monoespecíficos ocupados por *M. rufus* en el interior de la ciudad de Villahermosa, que ofrecieron condiciones adecuadas para ser monitoreados (especialmente accesibilidad y seguridad). Los refugios representaron la mayor variabilidad posible en cuanto a tamaño de la colonia (entre 10 y 300 individuos, de acuerdo con conteos visuales), cantidad de espacio circundante ocupado por construcciones (nivel de obstrucción), cantidad de objetos móviles, cantidad de luz, cantidad de ruido y tamaño de la salida. La toma de datos se hizo en un lapso de 64 días, de noviembre del 2017 a febrero del 2018, con un día de conteo de individuos y tres días de grabación por refugio.

7.2. Identificación taxonómica y determinación del tamaño de la colonia

Debido a que las colonias de *M. rufus* fueron relativamente pequeñas (no mayores a 300 individuos), la determinación de su tamaño se realizó de manera visual (una visita por refugio). Los refugios se visitaron una hora antes de la puesta de sol, ya que observaciones preliminares indicaban que la emergencia de *M. rufus* iniciaba 10 a 20 minutos antes de la puesta de sol. Todos los murciélagos emergiendo fueron contabilizados con la ayuda de un contador manual de pulso. Cuando transcurrieron más de 10 minutos sin alguna emergencia se detuvo el conteo y se consideró que todos los individuos de ese refugio habían emergido, si durante la emergencia algún individuo retornaba, el siguiente en salir no se cuantificaba.

(número de individuos por día, por refugio y promedio, anexo 3) Este método ha resultado ser útil y preciso para otros trabajos en la ciudad de Villahermosa. Por ejemplo, en una serie de conteos preliminares realizados a lo largo de 10 días (entre el 4 y el 21 de agosto del 2017) en el refugio de Plaza de Armas, el tamaño promedio de la colonia fue de 190 ± 3 , con conteos que oscilaron entre 184 y 194 individuos (se omitió el conteo de una noche lluviosa cuando solo salieron 133 individuos).

La identidad de la especie fue confirmada mediante la captura de cuando menos 10 individuos en nueve refugios y la identificación de cadáveres en un refugio. En los restantes seis refugios, cuestiones de seguridad impidieron realizar capturas. Sin embargo, el patrón de emergencia y las observaciones directas permitieron tener un alto grado de certeza en la identificación.

7.3. Características del refugio

Se consideraron obstáculos móviles a las personas y vehículos que transitaban alrededor del refugio durante el momento de la emergencia. Fueron divididos en pequeños (personas a pie, en bicicleta o en motocicleta), medianos (automóviles) y grandes (autobuses o camiones de carga). Se contó el número total de objetos que transitaban a no más de 15 metros del punto de emergencia del refugio (distancia más próxima a la entrada en la que, de acuerdo con observaciones preliminares, *M. rufus* ya ha logrado mantener un vuelo horizontal y sostenido), desde el inicio hasta el final de la emergencia. A partir de los datos obtenidos en

tres visitas, se estimó el número promedio de objetos móviles por minuto para cada categoría de tamaño.

Para la variable de nivel de obstrucción, se consideraron obstáculos fijos todas aquellas estructuras artificiales (edificios, puentes, postes de luz, etc.) o naturales (árboles) que ocupaban un espacio en las inmediaciones del refugio. Esta variable se cuantificó midiendo la distancia al objeto más cercano en 4 direcciones (frente, derecha, izquierda y debajo del refugio), hasta un máximo de 15 metros, tomando como referencia el punto de emergencia del refugio. Cuando se encontró algún objeto, el valor de esa medición fue la distancia restante hasta el punto de los 15 metros; cuando no hubo ningún objeto en 15 metros el valor para esa medición fue 0. No se tomaron en cuenta los objetos arriba del punto de salida debido a que cuando *M. rufus* emerge se dejan caer al menos 2 m (Esbérard 2002). Se sumaron las 4 mediciones para obtener el valor de obstrucción de cada refugio (entre más bajo, menor obstrucción). También se estimó el área de la salida del refugio; cuando un refugio tenía más de una apertura el valor se estimó sumando el área de todos los puntos de emergencia. En la mayor parte de los casos fue posible medir el largo y el ancho con un flexómetro; cuando no fue posible, la estimación fue visual.

Las mediciones de luz se tomaron de manera manual en intervalos de 1 minuto (unidad lux [lx]), utilizando un luxómetro marca STEREN modelo HER-410, colocado a un costado del refugio para no interferir con la emergencia de los individuos y con el sensor dirigido a un área despejada (sin árboles o construcciones). La cantidad de ruido se midió utilizando un decibelímetro (unidad

decibel [dB]) marca STEREN modelo HER-403 en intervalos de 30 segundos, colocado a un costado del punto de salida del refugio. Ambos datos se tomaron durante los 3 días de grabaciones de cada refugio, desde el inicio y hasta el final de la emergencia. Para cada refugio se obtuvieron los promedios de luz y ruido de los tres días.

7.4. Grabación de vocalizaciones

Las grabaciones fueron realizadas con un detector ultrasónico modelo Echo Meter EM3+ (Wildlife Acoustics, Inc.) configurado para grabar en banda ancha y en tiempo real, con una frecuencia de muestreo de 256 kHz: Los sonidos fueron grabados en formato WAV con duración máxima de 3 minutos por archivo; la opción “trigger” fue desactivada para que de esta forma el detector grabara de manera continua, incluso en ausencia de vocalizaciones. Debido a que la orientación del micrófono con respecto a la dirección del vuelo, así como la distancia a la cual se graba pueden afectar la calidad de las grabaciones (Parson y Szewczak 2009), los registros se obtuvieron a 15 metros de la salida, de manera lateral para reducir el efecto Doppler y sosteniendo el micrófono a 45°. Se realizaron tres visitas a cada refugio donde se comenzó a grabar 10 minutos antes de la puesta de sol y hasta el final de la emergencia (cuando el número de murciélagos observados al momento de grabar fue el mismo o se acercó al que previamente se obtuvo en el conteo visual).

7.5. Análisis de las grabaciones

Las grabaciones fueron analizadas con la ayuda del programa BatSound Pro versión 3.31 (Pettersson Elektronik, AB, Upsala, Suecia). Cada archivo fue revisado manualmente en ventanas de un segundo para identificar la presencia de vocalizaciones sociales y de ecolocalización, manteniendo siempre los mismos parámetros de visualización del espectrograma utilizados por Ávila-Flores y Fenton (2005) (*Threshold* =9; *Amplitude contrast* =3).

Se identificaron las vocalizaciones de ecolocalización por su forma en el espectrograma (pulsos sencillos, regularmente espaciados, con forma de “silla” en el segmento de mayor energía; figura 2) y fueron divididas en pases, que fueron definidos como una secuencia de 4 o 5 pulsos consecutivos de buena calidad. El 25% del total de pases fueron descritos de forma cuantitativa mediante la medición de los siguientes parámetros en cada pulso: del espectro de poder fueron tomadas la frecuencia de mayor energía (FME), frecuencia mínima (Fmin) y frecuencia máxima (Fmax), y del espectrograma la duración (Dur) e intervalo interpulso (IIP). La Fmax y la Fmin fueron medidas en el punto de corte de los -10 dB a partir de la FME en el espectro de poder. La amplitud (Amp) fue calculada a partir de la diferencia entre la Fmax y la Fmin (figura 2). Las medidas fueron tomadas del armónico principal. Las vocalizaciones sociales fueron cuantificadas y clasificadas de acuerdo a su número de componentes, duración y número de armónicos en estos componentes, frecuencias y patrones (ver anexo 2) (Pfalzer y Kusch, 2003).

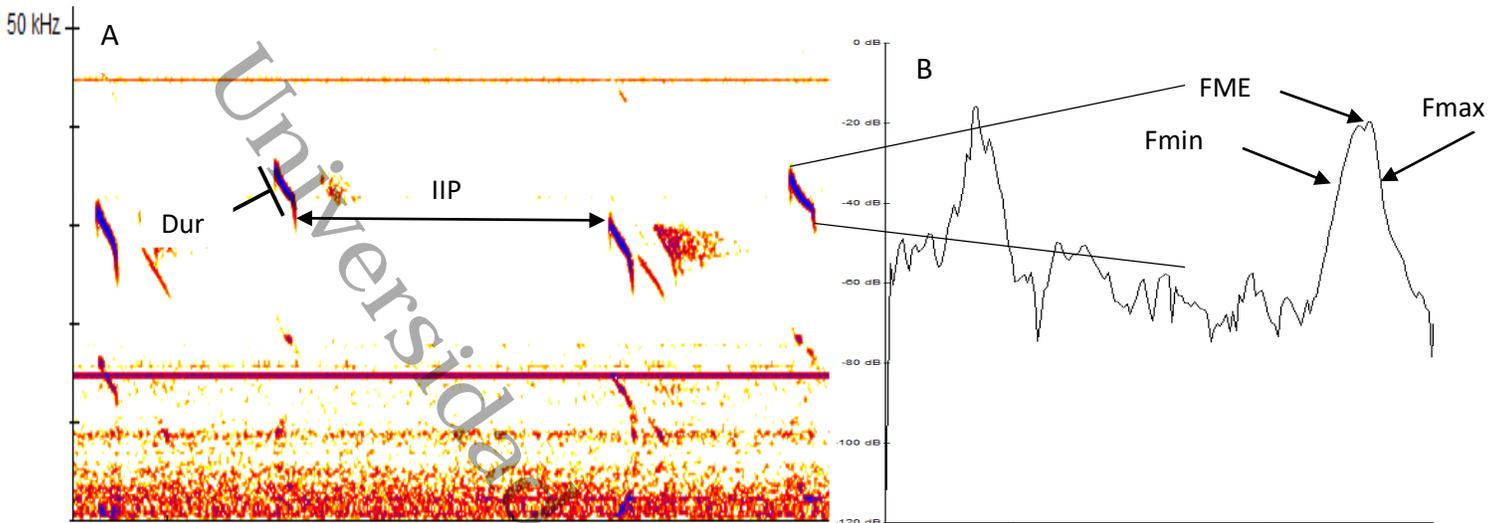


Fig. 2. A) Espectrograma con secuencia de 4 pulsos de *Molossus rufus* en un refugio abierto. Las flechas muestran la duración (Dur) y el intervalo interpulso (IIP). B) Espectro de poder de un pulso individual donde se muestra la frecuencia de mayor energía (FME), frecuencia máxima (Fmax) y la frecuencia mínima (Fmin). Cinco propiedades de las vocalizaciones utilizadas como variables de respuesta en este trabajo.

7.6. Análisis estadístico

Para realizar los análisis estadísticos se elaboró una base de datos donde se incluyeron las variables antes descritas. Para las medidas estándar de las vocalizaciones de ecolocalización (variables de respuesta) se obtuvo una media de cada uno de los tres días, posteriormente se obtuvo el promedio de estos 3 valores en cada refugio. Para las variables ambientales (luz y ruido) se utilizó el promedio de cada una de las mediciones realizadas a lo largo de tres días por refugio. Para la variable de tamaño de la colonia se utilizó el número mayor registrado por refugio en los días de grabación. Para los objetos móviles se obtuvo un promedio para las tres visitas del número de objetos por minuto. Para el análisis de número de vocalizaciones sociales se utilizó el número promedio de

vocalizaciones por individuo por refugio, dividiendo el número total de vocalizaciones sociales obtenido en los tres días entre el número de individuos por colonia.

Se confirmó la normalidad de los datos utilizando el test de Shapiro-Wilk para un alfa de 0.01, en el programa Statistica versión 13.1 (Dell StatSoft, Round Rock, Texas, Estados Unidos). Se utilizaron modelos lineales generalizados con función de enlace gaussiana y correlaciones simples, en los que se consideraron las variables de luz, ruido, cantidad de objetos móviles por minuto, nivel de obstrucción, tamaño de la salida del refugio y número de individuos de la colonia como variables explicativas, y frecuencia de mayor energía, amplitud, duración, intervalo interpulso y número de vocalizaciones sociales por individuo (VSI), como variables de respuesta.

Se elaboraron tres modelos principales para cada variable de respuesta: modelo social (número de individuos de la colonia), modelo ambiental (ruido y luz) y modelo de obstrucción (nivel de obstrucción, objetos móviles y tamaño de la entrada del refugio). Se generó un modelo combinado utilizando las variables más significativas de los modelos anteriores (es decir, aquellas cuya pendiente difirió significativamente de cero). Para los modelos ambiental y de obstrucción se construyeron modelos alternativos reduciendo el número de variables a partir de los valores de AIC (Criterio de Información de Akaike). Los análisis estadísticos fueron realizados en el programa SPSS Statistics (IBM®).

8.- RESULTADOS

Se obtuvieron un total de 25 horas de grabación en los 48 días de muestreo, en las que se contabilizaron más de 9,389 secuencias vocales, de las cuales 5,529 fueron vocalizaciones sociales correspondientes a 15 tipos (ver anexo 2) y 3,860 fueron pases de ecolocalización. Los parámetros de ecolocalización fueron descritos para 4,103 pulsos individuales correspondientes a 965 pases (25% del total).

De acuerdo con los resultados de este estudio, *M. rufus* exhibe una gran plasticidad en los pulsos de ecolocalización al emerger de sus refugios, con frecuencias de mayor energía que van de 25 a 49 kHz, duraciones de 5 a 26 ms, intervalos interpulso de 17 a 200 ms y amplitudes de 1.5 a 10 kHz. De igual forma, las vocalizaciones sociales por individuo muestran un amplio rango, que van desde 0.4 secuencias por individuo para el refugio con menos vocalizaciones hasta 8.5 secuencias por individuo para el refugio con más vocalizaciones (Tabla 1).

Tabla 1: Valores promedio de los parámetros de las vocalizaciones y de las variables ambientales medidas en 16 refugios de *M. rufus* en la ciudad de Villahermosa. Pases = número total de pases por refugio, VS= número de vocalizaciones sociales totales, VSI= número promedio de vocalizaciones sociales por individuo, Dur = duración, IIP = intervalo interpulso (ms= milisegundo), FME = frecuencia de mayor energía, Fmax = frecuencia máxima, Fmin= frecuencia mínima, Amp= amplitud (kHz= kilohertz), NM= Número máximo de individuos de la colonia, NO= Nivel de obstrucción (Anexo 1 se muestran imágenes de cada refugio, anexo 3 número de individuos por día por refugio y promedio).

Refugio	No Pases	No VS	No VSI	Ms Dur	ms IIP	kHz FME	kHz Fmax	kHz Fmin	kHz Amp	NM	dB Ruido	lx Luz	EO
Árbol Cd. Deportiva	149	204	7.0	11.2	92.2	34.9	36.3	33.2	3.1	29	72	85.6	33
Árbol Zona de la Cultura	291	396	2.6	6.7	72.1	40.2	41.0	38.2	2.9	152	51	49.3	47
Bancomer	204	180	2.6	10.8	98.3	34.6	35.6	32.9	2.7	69	69	53.1	21
Calle Rosales	130	67	4.5	9.5	94.9	35.3	35.7	32.8	3.0	15	67	101.3	24
CIVE-UJAT	387	86	0.4	9.2	92.3	35.2	36.1	33.7	2.3	240	62	283.4	9
Manuel Téllez	92	131	6.9	12.2	100.9	33.4	34.7	31.2	3.5	19	59	154.9	35
Tienda Michelle	274	165	1.4	11.4	93.8	33.4	34.4	31.8	2.6	120	69	382.4	15
Parque La Paz	202	35	0.8	9.5	89.2	35.4	36.4	33.7	2.7	46	72	271.4	30
Planetario	243	66	0.9	11.6	98.0	33.6	34.8	32.2	2.7	72	60	213.2	10
Plaza de Armas	525	1200	7.0	7.5	67.5	41.0	41.8	38.0	3.8	171	60	113.3	46
Puente Universidad	94	280	7.0	9.5	91.8	35.4	36.5	33.6	2.9	40	75	205.3	17
Puente Periférico	360	943	3.8	8.9	79.2	36.3	37.3	34.6	2.7	245	78	160.0	36
Puente Usumacinta	182	48	0.5	9.0	85.4	36.7	37.7	35.1	2.6	99	75	385.2	28
SEARS Altabrisa	148	38	0.8	13.7	116.4	32.8	33.2	30.6	2.6	46	59	131.4	0
Soriana Guayabal	268	1059	8.5	7.5	66.8	39.9	40.9	37.4	3.4	125	65	87.3	40
Villa Las Fuentes	370	731	2.6	6.8	73.8	39.5	40.2	37.6	2.6	279	53	27.5	38

8.1. Contraste de modelos: factores sociales, ambientales y de obstrucción

Los modelos lineales generalizados indicaron que el nivel de obstrucción, el tamaño de la entrada al refugio y la cantidad de individuos de la colonia fueron los que mejor explicaron las variaciones en los parámetros de las vocalizaciones de ecolocalización y la cantidad de vocalizaciones sociales (Tabla 2). Por su parte, los factores menos influyentes para los parámetros de las vocalizaciones de ecolocalización fueron los del modelo ambiental, que incluyó la cantidad de luz y la cantidad de ruido. Para el número promedio de vocalizaciones sociales por individuo, el modelo menos explicativo fue el modelo social, que incluía solo la variable de tamaño de la colonia (Tabla 2).

Las variaciones en la frecuencia de mayor energía, duración e intervalo interpulso fueron mejor explicadas por el modelo combinado, que incluyó las variables más importantes de cada modelo (de acuerdo con el valor del AIC), una del modelo social (número máximo de individuos de la colonia) y una del modelo de obstrucción (nivel de obstrucción). Las variaciones en la amplitud y vocalizaciones sociales por individuo fueron mejor explicadas por el modelo de obstrucción, compuesto de dos variables: nivel de obstrucción y el tamaño de la entrada al refugio (Tabla 2). La dirección de la relación entre los parámetros acústicos y las diferentes variables evaluadas fue consistente en los GLMs y en los análisis de correlación simple, como se explica en la siguiente sección (sólo para las variables más significativas en los modelos).

8.2. Análisis de correlación de variables más significativas

8.2.1 Número máximo de individuos de la colonia

El tamaño de la colonia influyó significativamente sobre las variables de frecuencia de mayor energía, duración e intervalo interpulso. La frecuencia de mayor energía mostró una correlación positiva con respecto al número máximo de individuos de la colonia ($r = 0.549$, $P = 0.028$), es decir, a medida que la cantidad de individuos en la colonia era mayor, la frecuencia de mayor energía promedio fue más alta. En contraste, la duración e intervalo interpulso mostraron correlaciones negativas ($r = -0.621$, $P = 0.010$ y $r = -0.597$, $P = 0.015$ respectivamente), lo que significa que en refugios con un número mayor de individuos las vocalizaciones fueron más cortas y con menores intervalos interpulso que refugios con menor cantidad de individuos.

8.2.2 Tamaño de la entrada al refugio

El tamaño de la entrada del refugio presentó una relación significativa con las variables de amplitud y vocalizaciones sociales por individuo. En el caso de la amplitud, la relación fue negativa ($r = -0.522$, $P = 0.038$); es decir, en refugios con más de una entrada y con áreas grandes en las aberturas las amplitudes fueron más bajas, mientras que en refugios con entradas únicas y más angostas las amplitudes fueron mayores. Asimismo, el número de vocalizaciones sociales por individuo fue mayor en refugios con entradas estrechas y menor en refugios con entradas amplias, independientemente del tamaño de la colonia ($r = -0.534$, $P = 0.033$).

8.2.3 Nivel de obstrucción

Los objetos fijos mostraron una relación significativa con todas las variables de respuesta. Las variables de intervalo interpulso y duración se correlacionaron de manera negativa el nivel de obstrucción ($r = -0.820$, $P < 0.001$, y $r = -0.715$, $P = 0.002$ respectivamente), en donde los refugios con mayor cantidad de objetos fijos al exterior se asociaron con los intervalos interpulso más cortos y las vocalizaciones con menor duración, en comparación con refugios menos obstruidos que presentaron las vocalizaciones más largas y los intervalos interpulso mayores. Por otro lado, las variables de frecuencia de mayor energía, amplitud y vocalizaciones sociales por individuo presentaron correlaciones positivas con el nivel de obstrucción ($r = 0.788$, $P < 0.001$; $r = 0.613$, $P = 0.012$ y $r = 0.525$, $P = 0.037$, respectivamente). A medida que el grado de obstrucción alrededor del refugio fue mayor, las frecuencias fueron más altas, la amplitud aumentó y las vocalizaciones sociales por individuos aumentaron, en comparación con refugios con poca obstrucción en donde las frecuencias fueron más bajas, las amplitudes menores y con menos vocalizaciones sociales por individuo.

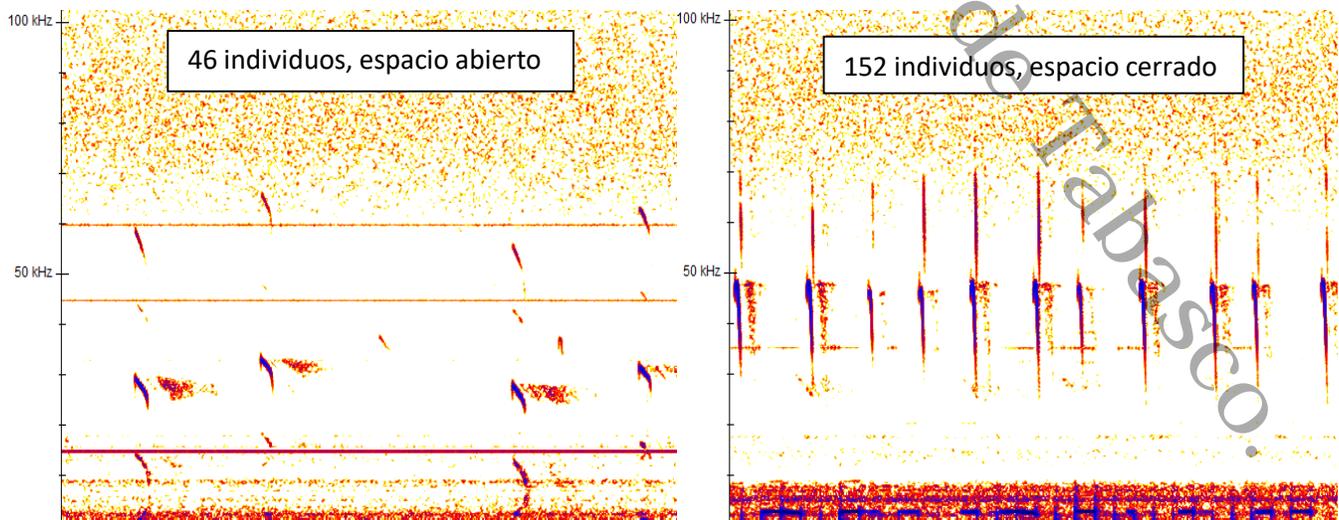


Fig. 3. Dos espectrogramas con vocalizaciones que fueron seleccionados al azar en dos refugios con características contrastantes (zoom de 1 segundo y 500 ms de largo).

Tabla 2: Modelos construidos a partir de las vocalizaciones emitidas por *M. rufus* en la ciudad de Villahermosa, Tabasco. Se incluye el número de variables (K), criterio de información de Akaike (AIC), criterio de información de Akaike corregido para tamaños de muestra pequeño (AICc). Se indica en letras negritas el mejor modelo para cada parámetro.

Parámetro	Modelo	Variables	K	Devianza	AIC	AICc
FME	Social	Número de individuos	2	40.9	66.4	68.4
	Ambiental	Ruido + Luz	3	84.4	80.0	83.6
		Luz	2	86.6	78.4	80.4
	Obstrucción	Nivel de obstrucción + Objetos móviles + Entrada	4	36.9	68.8	74.8
		Nivel de obstrucción + Objetos móviles	3	37.0	66.8	70.4
		Nivel de obstrucción	2	39.5	65.8	67.8
	Combinado	Número de individuos + Nivel de obstrucción	3	27.3	62.01	65.6
IIP	Social	Número de individuos	2	1748.3	126.5	128.5
	Ambiental	Ruido + Luz	3	2558.7	134.6	138.2
		Luz	2	2559.09	132.6	134.6
	Obstrucción	Nivel de obstrucción + Objetos móviles + Entrada	4	866.2	119.2	125.2
		Nivel de obstrucción + Entrada	3	868.4	117.3	120.9
		Nivel de obstrucción	2	889.5	115.6	117.6
	Combinado	Número de individuos + Nivel de obstrucción	3	494.3	108.2	111.9
Dur	Social	Número de individuos	2	37.4	65.01	67.01
	Ambiental	Ruido + Luz	3	56.8	73.7	77.3
		Luz	2	57.09	71.7	73.7
	Obstrucción	Nivel de obstrucción + Objetos móviles + Entrada	4	28.7	64.8	70.8
		Nivel de obstrucción + Entrada	3	28.8	62.8	66.4
		Nivel de obstrucción	2	29.8	61.3	63.3
	Combinado	Número de individuos + Nivel de obstrucción	3	18.1	55.4	59.04
VSI	Social	Número de individuos	2	117.04	83.2	85.2
	Ambiental	Ruido + Luz	3	79.5	79.06	82.7
		Luz	2	93.3	79.6	81.6
	Obstrucción	Objetos fijos + Objetos móviles + Entrada	4	53.5	74.7	80.7
		Objetos fijos + Entrada	3	56.08	73.4	77.1
Amp	Social	Número de individuos	2	2.1	19.5	21.5
	Ambiental	Ruido + Luz	3	1.9	19.8	23.4
		Luz	2	1.9	17.9	19.9
	Obstrucción	Nivel de obstrucción + Objetos móviles + Entrada	4	0.8	8.9	14.9
		Nivel de obstrucción + Entrada	3	0.8	6.9	10.5
		Nivel de obstrucción	2	1.4	12.9	14.9

9.- DISCUSIÓN

Los parámetros de las vocalizaciones de ecolocalización de *M. rufus* registrados en el presente trabajo muestran claras diferencias con los reportados en la literatura, con frecuencias máximas y mínimas más altas y duración e intervalo interpulso menores (Tabla 3). Estas diferencias pueden ser resultado principalmente del tipo de muestreo y del tipo de vocalizaciones utilizadas para obtener las mediciones. La mayoría de las vocalizaciones identificadas para *M. rufus* en monitoreo pasivo son vocalizaciones en fase de búsqueda a partir de individuos que forrajean en espacios abiertos, donde utilizan frecuencias adaptadas a estos espacios, diferente a las utilizadas en lugares cercanos al suelo o de objetos (Fenton et al. 1998, Jung et al. 2014). Las vocalizaciones registradas en este trabajo corresponden a individuos emergiendo de refugios, por lo que sus vocalizaciones son más adecuadas para volar en lugares con muchos obstáculos o cercanos al suelo, parecidas a las producidas durante los trenes de alimentación, con frecuencias y tasas de emisión más altas.

Tabla 3: Valores promedio de los parámetros de las vocalizaciones de ecolocalización de *M. rufus* reportados en la literatura y en este trabajo.

Autores	Fmax	Fmin	Dur	Amp	IIP	Muestreo
Presente trabajo	37.8	35	9	2.8	88.5	Emergencia
Kraker-Castañeda et al. (2013)	33.6	28.8	-----	-----	-----	Monitoreo pasivo
Fenton et al. (1998)	27.6	23.8	12.3	3.8	402	Monitoreo pasivo
Briones-Salas et al. (2013)	29.7	25.1	11.0	-----	-----	Monitoreo pasivo
O'Farrell et al. (1999)	30.8	27.2	11.6	-----	-----	Monitoreo pasivo y emergencia
Jung et al. (2014)	27.8	24.7	12.7	1.6	409.0	Captura y liberación, monitoreo pasivo
Miller (2003)	32	29.3	11.3	-----	-----	Captura y liberación y monitoreo pasivo

Durante los vuelos de emergencia bajo diferentes configuraciones del espacio (refugios con y sin obstáculos), *M. rufus* mostró un comportamiento vocal similar al de otras especies insectívoras. Por ejemplo, estudios realizados en *Lasiurus varius*, *Myotis lucifugus*, *M. myotis* y *Eptesicus fuscus*, revelan que el espacio en el cual se encuentran volando es uno de los factores más influyentes en las características de las vocalizaciones (Schnitzler y Kalko 2001; Schnitzler et al. 2003; Surlykke y Moss 2006; Wund 2006; Rodríguez-San Pedro y Simonetti 2014). En conjunto, los estudios previos indican que los individuos tienden a modificar la frecuencia, tasa de emisión y duración de los pulsos, con el fin de mejorar la percepción dependiendo de los retos presentes del espacio en el cual vuelan.

Individuos de *M. rufus* emergiendo de refugios con bajos niveles de obstrucción emitieron en general las vocalizaciones con menor amplitud, pero de intervalo interpulso y duración mayor, en comparación a refugios con alto nivel de obstrucción. Al alargar las vocalizaciones, el componente de frecuencia modulada (FM) se reduce y el segmento de frecuencia constante (FC) se extiende, por lo que la frecuencia de mayor energía se concentra en frecuencias más bajas. Los pulsos con largos componentes de FC y bajas frecuencias de mayor energía tienen un ancho de banda menor, por lo que son menos adecuados para la precisa localización de blancos. Sin embargo, al maximizar el rango de detección de objetos distantes, este tipo de vocalizaciones son más convenientes al momento de emerger de refugios con pocos obstáculos (Kalko y Schnitzler 1993; Schnitzler y Kalko 2001; Rodríguez-San Pedro y Simonetti 2014). Un inconveniente de estas vocalizaciones es que dan como resultado ecos débiles de objetos pequeños como insectos (Jones 1999); sin embargo, al momento de emerger, es muy probable que *M. rufus* no se encuentre buscando presas sino orientándose hacia la zona de forrajeo.

Las vocalizaciones emitidas en refugios con altos niveles de obstrucción presentan en general duraciones e intervalos interpulso menores y frecuencias de mayor energía y amplitudes mayores. Al acortar la duración aumentan el componente de FM y el ancho de banda, lo que provee más información sobre los objetos del fondo y ayuda a enfrentar lugares con muchos obstáculos, como construcciones, alumbrado público o incluso objetos móviles (Jones 1999; Rodríguez-San Pedro y Simonetti 2014). Vocalizaciones con frecuencias de mayor

energía más altas y corta duración sacrifican el alcance (distancia), pero son adecuadas para la precisa localización de un objetivo y mejor percepción de profundidad; éste es el tipo de vocalizaciones comúnmente emitidas por murciélagos orientándose o forrajeando en espacios cerrados (Kalko y Schnitzler 1993; Schnitzler y Kalko 2001; Wund 2006). Las especies con bajo ciclo de desempeño (*low duty cycle*; especies que separan sus vocalizaciones y ecos retornantes en tiempo, siendo intolerantes a su solapamiento), como *M. rufus*, al emitir vocalizaciones de frecuencia modulada, deben evitar su solapamiento con los ecos retornantes, por lo que tienden a acortar los pulsos a medida que se acercan a los objetos (Waters et al. 1995). Además de evitar el solapamiento, un mayor número de vocalizaciones ayuda a obtener más información del entorno por unidad de tiempo (Schnitzler y Kalko 2001; Moss y Surlykke 2010). Existe un cierto nivel de obstrucción que *M. rufus* puede evadir haciendo uso de su plasticidad vocal, a pesar de tener alas largas y delgadas que impiden exhibir un vuelo maniobrable; sin embargo, el costo energético de evadir obstáculos cercanos al refugio podría ser muy alto para los molosidos (Voigt y Holderied 2012).

Tres de los parámetros de las vocalizaciones de ecolocalización (frecuencia de mayor energía, duración e intervalo interpulso) mostraron una relación con el tamaño de la colonia. Si los individuos de *M. rufus* poseen la capacidad de modificar sus vocalizaciones con respecto a las características del ambiente externo de los refugios, se podría esperar que además tuvieran la capacidad de crear vocalizaciones únicas con ciertas marcas individuales, con el fin de asegurar

el reconocimiento de sus propios ecos y evitar disturbio mutuo en sus vuelos de emergencia en grupo, como se ha reportado para otras especies (Obrist 1995; Ibáñez et al. 2004; Ulanovsky et al. 2004; Gillam et al. 2010). La diferencia en los picos de frecuencias máxima de murciélagos volando en pares o en grupo se ha sugerido como un mecanismo para evitar el traslape de los ecos retornantes y por lo tanto la interferencia mutua, de esta forma, cada murciélago podría identificar los ecos de sus vocalizaciones de los de otros murciélagos (Obrist 1995; Ibañez et al. 2004; Ratcliffe et al. 2004). Por ello, las variaciones observadas en las vocalizaciones de ecolocalización podrían ser una adaptación a la presencia de objetos más que un factor social. Debido a que más cantidad de individuos volando juntos puede ser percibido como una mayor cantidad de obstáculos, de esta forma las vocalizaciones emitidas serían más adecuadas para espacios cerrados, con duraciones menores, mayores amplitudes y mayores frecuencias (Obrist 1995, Ibañez et al. 2004, Gillam et al. 2010).

Los individuos de *M. rufus* emitieron vocalizaciones de ecolocalización mezcladas con vocalizaciones sociales cuando se encontraban emergiendo o volando cerca de la salida del refugio. Esto ha sido propuesto como un mecanismo de control del tráfico aéreo en *Tadarida brasiliensis* (Ratcliffe et al. 2004). Debido a la morfología de sus alas (largas y angostas), *M. rufus* tiene la capacidad de volar rápido, pero con poca maniobrabilidad (Norberg y Rayner 1987). En lugares con un alto número de obstáculos, la identificación de otros individuos volando cerca del acceso al refugio podría ayudar a evitar colisiones.

De las 15 diferentes vocalizaciones sociales obtenidas en el presente trabajo (ver Anexo 2), poco más de la mitad se concentraron en cuatro tipos (A, B, G y M), que corresponden a las categorías C (*curved cheep*) y D (*complex song*) de Pfalzer y Kusch (2003), quienes clasificaron las vocalizaciones sociales de 16 especies de microquirópteros europeos en 4 tipos (A, B, C y D) según su función. Las vocalizaciones *curved cheep* son vocalizaciones sociales con una gran variabilidad individual, las cuales son utilizadas en la interacción madre-cría, en vuelos de emergencia grupales y en vuelos de forrajeo coordinados. De acuerdo con estos autores, este tipo de vocalizaciones son más comunes y variables en colonias grandes. En nuestras grabaciones, el 90% de estas vocalizaciones (tipo M) estuvieron presentes en los refugios más grandes (mayores a 100 individuos).

Las vocalizaciones sociales comenzaron a emitirse en promedio cinco minutos previos a la emergencia, aunque en refugios con las salidas más pequeñas las vocalizaciones sociales fueron registradas con mayor anticipación. La vocalización más común de *M. rufus* previo a la primera emergencia fue la de tipo A (Anexo 2), similar al tipo *complex song* de Pfalzer y Kusch (2003). Se consideran vocalizaciones muy complejas que permiten firmas individuales, utilizadas para comportamientos de atracción y repulsión. Por lo tanto, estas vocalizaciones sociales podrían jugar un papel importante en el control de la emergencia de *M. rufus*, incluyendo la definición del inicio y el orden de salida de los individuos. La mayor tasa de emisión de vocalizaciones sociales observada en refugios con accesos estrechos parece apoyar esta hipótesis.

Se ha reportado que el ruido ambiental artificial (e.g. ruido de automóviles) es capaz de interferir en los procesos de forrajeo y orientación de los murciélagos. En particular, se ha observado que las especies que detectan a sus presas de manera pasiva (guiados por el ruido de sus presas) y las especies de vuelo lento, son las que evitan con mayor frecuencia las zonas ruidosas (Bonsen et al. 2015). En condiciones de laboratorio, Schaub et al. (2008) demostró que el ruido de fondo causa que *Myotis myotis* cambie el área de forrajeo. Para *M. myotis*, un cazador pasivo, el ruido ambiental puede enmascarar el sonido de sus presas, lo que reduce el éxito de captura y aumenta el tiempo de forrajeo. Esta interferencia también ha sido reportada para especies que cazan de manera activa. Por ejemplo, se ha reportado que el ruido de tráfico reduce el éxito y la eficiencia de forrajeo en *Myotis daubentonii*, a pesar de que el ruido no se traslapa con el eco de las vocalizaciones de esta especie (Luo et al. 2015).

A diferencia de los trabajos anteriores y de lo esperado en nuestra hipótesis, el modelo ambiental con las variables de luz y ruido fue el menos explicativo. La diferencia con nuestros resultados puede ser explicada tomando en cuenta la conducta evaluada. En el presente estudio, la intensidad del ruido ambiental fue relacionada con los parámetros de las vocalizaciones de emergencia, mientras que trabajos anteriores muestran efectos del ruido sobre la conducta de forrajeo de los murciélagos insectívoros aéreos, para quienes la ubicación precisa de pequeños objetos (presas) es extremadamente importante.

Aunque no detectamos ningún efecto en las vocalizaciones de emergencia de *M. rufus*, se desconoce el efecto del ruido urbano durante sus vuelos de forrajeo.

Se ha mencionado que en vuelos de búsqueda el ruido enfocado en la misma frecuencia de las vocalizaciones puede causar un aumento en las máximas frecuencias o ancho de banda (Hage et al. 2013). Es posible entonces que nuestros resultados se deban a que la frecuencia del ruido del tráfico en los refugios no se traslapa con la frecuencia de las vocalizaciones de *M. rufus*, o en su defecto que, al modificar la frecuencia de sus vocalizaciones debido a los objetos al exterior del refugio, también reduzcan el traslape de los ecos con el del ruido ambiental. Alternativamente, es probable que los individuos de *M. rufus* puedan estar habituados al ruido urbano y no tener ningún impacto. Por ejemplo, *Chalinolobus tuberculatus*, un murciélago endémico de Nueva Zelanda, ha sido capaz de habituarse al ruido ambiental en un área cercana a un aeropuerto internacional, donde su zona de forrajeo se ve traslapada con la actividad aérea de baja altura cercana a las pistas (Le Roux y Waas 2012).

La cantidad de luz no mostró alguna relación con la variación de las vocalizaciones de *M. rufus*, lo que sugiere que la visión no juega un papel importante durante la emergencia. Con respecto al alumbrado público, se ha demostrado que las luces artificiales pueden provocar un efecto negativo para algunas especies, las cuales se alejan, cambian sus rutas de vuelo o disminuyen su actividad en zonas iluminadas. Este efecto ha sido más claro en especies de vuelo lento y que forrajean en áreas cerradas. Aparentemente, las especies de

vuelo rápido y que forrajeen en áreas abiertas, como *M. rufus*, son más tolerantes a la luz artificial (Rowse et al. 2016). Sin embargo, al momento de que *M. rufus* emerge del refugio, la luz artificial es muy poca, ya que la mayoría de las luces de las calles permanecen apagadas y la luz natural es aún muy intensa, por lo cual no hay respuesta a la luz artificial.

Los resultados de este trabajo sugieren que una de las razones del éxito de *M. rufus* en ambientes urbanos es su gran plasticidad vocal, la cual es útil al momento de emerger y enfrentarse a los retos de un ambiente urbano. También sugiere que esta variabilidad en sus vocalizaciones aumenta la cantidad de refugios potenciales dentro de la ciudad, ya que son capaces de utilizar refugios con áreas despejadas en el exterior, pero también aquellos con gran cantidad de objetos. Sin embargo, el acceso a una amplia variedad de sitios de refugio no depende sólo de la ecolocalización, sino también de características morfológicas como la forma de las alas que está asociada al nivel de maniobrabilidad en diferentes entornos (Moss y Surlykke 2010).

10.- CONCLUSIONES

Los patrones de las vocalizaciones encontrados en el presente trabajo coinciden con patrones reportados previamente en otras especies en ambientes naturales y condiciones controladas. De las 4 hipótesis planteadas solamente pudo probarse una. A diferencia de lo esperado, las vocalizaciones de ecolocalización no presentaron alguna variación en relación a la cantidad de luz y ruido al momento de la emergencia en ninguno de los refugios. Esto apoya la teoría de que la visión no es utilizada por *M. rufus* al menos al momento de emerger y que el ruido aparentemente no se traslapa con las frecuencias utilizadas en sus vocalizaciones; alternatively, el no encontrar respuesta al ruido puede ser parte de su capacidad de habituarse a condiciones antropizadas.

Por otro lado, las vocalizaciones sociales aumentaron en refugios con más obstáculos y con salidas más angostas, no por el tamaño de la colonia como se había planteado en nuestra hipótesis. Esto refuerza la idea de que el área en la cual un individuo (microquirópteros) se encuentra volando es uno de los factores más importantes que influye en las características y cantidad de las vocalizaciones emitidas. Solo pudo probarse la hipótesis que planteaba una variación de sus vocalizaciones en relación con el nivel de obstrucción. Al parecer el porcentaje de espacio ocupado por objetos es la principal influencia en la cantidad y características de las vocalizaciones de *M. rufus*, al menos al momento de emerger.

Este tipo de variaciones vocales deben ser tomadas en cuenta cuando se hacen trabajos con vocalizaciones en paisajes urbanos, por ejemplo, cuando se pretende identificar especies por medio de vocalizaciones o describir las vocalizaciones de una especie determinada.

Este trabajo sería el primero en reportar frecuencias de *M. rufus* de hasta 49 kHz, así como la gran variedad sus vocalizaciones de ecolocalización y sociales. Uno de los resultados más interesantes que las vocalizaciones sociales de *M. rufus* podrían estar relacionadas tanto con su contexto espacial (control de tráfico en espacios con muchos obstáculos) como social (control de la emergencia en el interior del refugio).

Frecuencias mayores facilitan a *M. rufus* explotar espacios con muchos obstáculos (incluso móviles), mientras que frecuencias más bajas les permiten tener más alcance en espacios abiertos. Las condiciones externas a los refugios si tienen influencia en las vocalizaciones de *M. rufus*, sin embargo, su plasticidad ayuda a que no haya un efecto negativo sobre la especie. Aparentemente la alta plasticidad vocal de *M. rufus* podría ayudar a explicar la razón de su éxito en áreas urbanas, ya que esto les posibilita acceder a un gran número de refugios a lo largo de la ciudad con diferentes retos ambientales.

11.- BIBLIOGRAFÍA

1. Altringham J. D. (2011). *Bats: Biology and Behaviour*. (2nd). United Kingdom: Ed. Oxford University Press. 268 pp.
2. Arlettaz, R., Ruchet, C., Aeschimann, J., Brun, E., Genoud, M. y Voger, P. (2000). Physiological traits affecting the distribution and wintering strategy of the bat *Tadarida teniotis*. *Ecology*, 81(4), 1004-1014.
3. Ávila-Flores, R., y Fenton, B. (2005). Use of spatial features by foraging insectivorous bats in a large urban landscape. *Journal of Mammalogy*, 86(6), 1193-1204.
4. Bosen, G., Law, B. y Ramp, D. (2015). Foraging strategies determine the effect of traffic noise on bats. *Acta Chiropterologica*, 17(2), 347-357.
5. Bouchard, S. (2001). Sex discrimination and roostmate recognition by olfactory cues in the African bats, *Mops condylurus* and *Chaerephon pumilus* (Chiroptera: Molossidae). *Journal of Zoology*, 254, 109-117.
6. Breviglieri, C. y Uieda, W. (2014). Tree cavities used as diurnal roosts by Neotropical bats. *Folia Zoologica*, 63(3), 206-215.
7. Briones-Salas, M., Peralta-Perez, M. y García-Luis, M. (2013). Acoustic characterization of new species of bats for the state of Oaxaca, Mexico. *Therya*, 4(1), 15-32.
8. Brown, R. y Macdonald, D. (1985). *Social odours in mammals* (2nd). United Kingdom. Clarendon Press.
9. Caire, W. y Loucks, L. (2013). The greater mastiff bat *Eumops perotis* (Chiroptera: Molossidae) in Oklahoma. *The Southwestern Naturalist*, 58(1), 102-128.
10. Chaverri, G., Gillam, E. y Vonhof, M. (2009). Social calls used by a leaf-roosting bat to signal location. *Biology letters*. Published online. (doi:10.1098/rsbl.2009.0964).
11. Chiu, C., Xian W. y Moss, C. (2008). Flying in silence: Echolocating bats cease vocalizing to avoid sonar jamming. *PNAS*, 105(35), 13116-13121.

12. Cleveland, C., Betke, M., Federico, P., Frank, J., Hallam, T., Horn, J., López Jr. J., McCracken, G., Medellín, R., Moreno-Valdez, A., Sansone, C., Westbrook, J. y Kunz, T. (2006). Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(5), 238-243.
13. Costa, L. M., Lourenço, E. C., Esbérard, C. E. L. y Silva, R. M. (2010). Colony size, sex ratio and cohabitation in roosts of *Phyllostomus hastatus*, (Pallas) (Chiroptera: Phyllostomidae). *Brazilian Journal of Biology*, 70(4), 1047-1053.
14. Davies, K., Maryanto, I. y Rossiter, S. (2013). Evolutionary origins of ultrasonic hearing and laryngeal echolocation in bats inferred from morphological analyses of the inner ear. *Frontiers in zoology*, 10(2).
15. Eklöf, J. 2003. Vision in echolocation bats, Professional Thesis, Zoology Department, Göteborg University, 107 pp.
16. Erkert, H. G. (1978). Sunset-related timing of flight activity in neotropical bats. *Oecology*, 37, 59-67.
17. Esbérard, C. (2002). Composição de colônia e reprodução de *Molossus rufus* (E. Geoffroy) (Chiroptera, Molossidae) em um refúgio no sudeste do Brasil. *Revista brasileira de Zoologia*, 19(4), 1153-1160.
18. Everette, A. L., O'shea, T. J., Ellison, L. E., Stone, L. A. y McCance, J. L. (2001). Bats use of a high-plains urban wildlife refuge. *Wildlife Society Bulletin*, 29, 967-973.
19. Fenton, M. B. (1985). *Communication in the Chiroptera*. United States. costalIndiana University press. 161 pp.
20. Fenton, B. M. (2013). Questions, ideas and tools: lesson from bat echolocation. *Animal Behaviour*, 85(5), 869-879.
21. Fenton, M. B., Rautenbach, I. L., Rydell, J., Arita, H. T., Ortega, J., Bouchard, S., Hovorka, M. D., Lim, B., Odgren, E., Portfors, C. V., Scully, W. M., Syme, D. M. y Vonhof, M. J. (1998). Emergence, Echolocation, Diet

- and foraging behavior of *Molossus ater* (Chiroptera: Molossidae). *Biotropica*, 30(2), 314-320.
22. Geggie, J. F., y M. B. Fenton. (1985). A comparison of foraging by *Eptesicus fuscus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in urban and rural environments. *Canadian Journal of Zoology*, 63, 263–266.
 23. Geiser, F. y Stawski, C. (2011). Hibernation and Torpor in Tropical and Subtropical Bats in Relation to Energetics, Extinctions, and the Evolution of Endothermy. *Integrative and Comparative Biology*, 51(3), 337-348.
 24. Gillam, E. H., Hristov, N. I., Kunz, T. H. y McCracken, G. F. (2010). Echolocation behavior of Brazilian free-tailed bats during dense emergence flights. *Journal of mammalogy*, 91(4), 967-975.
 25. Gillam, E. y McCracken, G. (2007). Variability in the echolocation of *Tadarida brasiliensis*: effects of geography and local acoustic environment. *Animal Behaviour*, 74, 277-286.
 26. Gould, E. (1975). Neonatal vocalizations in bats of eight genera. *Journal of Mammalogy*, 56(1), 15-29.
 27. Grandin, T. (1998). The feasibility of using vocalization scoring as an indicator of poor welfare during cattle slaughter. *Applied Animal Behaviour Science*, 56, 121–128.
 28. Gustin, M. K. y McCracken, G. F. (1987). Scent recognition between females and pups in the bat *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Animal behaviour*, 35, 13-19.
 29. Gutierrez, E. de A., Pessoa, V. F., Aguilar, L. M. S. y Pessoa, D. M. A. (2014). Effect of light intensity on food detection in captive great fruit-eating bats, *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Behavioural Processes*, 287(1), 1-6.
 30. Hage, S. R., Jiang, T., Berquist, S.W., Feng, J. y Metzner, W. (2013). Ambient noise induces independent shifts in call frequency and amplitude within the Lombard effect in echolocating bats. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.

[http://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1211533110/-
/DCSupplemental](http://www.pnas.org/lookup/suppl/doi:10.1073/pnas.1211533110/-/DCSupplemental)

31. Hope, G. M. y Bhatnagar, K. P. (1978). Effect of light adaptation on electrical responses of the retinas of four species of bats. *Experientia*, 35, 1191-1193.
32. Ibañez, C., Juste, J., Wilchis, R. y Garduño, A. (2004). Habitat variation and jamming avoidance in echolocation calls of the sac-winged bat (*Balantiopteryx plicata*). *Journal of mammalogy*, 85(1), 38-42.
33. INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). (2015). Anuario estadístico y geográfico de Tabasco 2015. México: INEGI.
34. Jarvis, J., Jackson, W. y Smotherman, M. (2013). Groups of bats improve sonar efficiency through mutual suppression of pulse emissions. *Frontiers in Physiology*, 4 article 140, 1-9.
35. Jensen, M. E., Moss, C. F. y Surlykke, A. (2005). Echolocating bats can use acoustic landmarks for spatial orientation. *The journal of experimental Biology*, 208, 4399-4410.
36. Jones, G. (1999). Scaling of echolocation call parameters in bats. *The journal of experimental biology*, 202, 3359-3367.
37. Jones, G. (2005). Echolocation. *Current Biology*, 15, 484-488.
38. Jung, K. y Kalko, K. V. K. (2010). Where forest meets urbanizations: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in a anthropogenically altered environment. *Journal of mammalogy*, 91(1) 144-153.
39. Jung, K., Molinari, J. y Kalko, K. V. K. (2014). Driving factors for the evolution of species-specific echolocation call design in new world free-tailed bats (Molossidae). *PLoS ONE*, 9(1). e85279. doi:10.1371/journal.pone.0085279.
40. Kalko, E. K. V. (1995). Insect pursuit, prey capture and echolocation in *Pipistrelle* bats. *Animal Behaviour*, 50, 861-880.

41. Kalko, E. K. V. y Schnitzler, H. (1993). Plasticity in echolocation signals of European pipistrelle bats in search flight: implications for habitat use and prey detection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(6), 415-428.
42. Knörnschild, M., Jung, K., Nagy, M., Metz, M. y Kalko, E. (2012). Bat echolocation calls facilitate social communication. *Proceedings of the royal Society B*, 279, 4827-4835.
43. Kraker-Castañeda, C., Santos-Moreno, A. y Garcia-Garcia, L. (2013). Riqueza de especies y actividad relativa de murciélagos insectívoros aéreos en una selva tropical y pastizales en Oaxaca, México. *Mastozoología Neotropical*, 20(2), 255-267.
44. Kuijper, D. P. J., Schut, J., van Dullemen, D., Toorman, H., Goossens, N., Ouwehand, J. y Limpens, H. J. G. A. (2008). Experimental evidence of light disturbance along the commuting routes of pond bats (*Myotis dasycneme*). *Zoogdierverseniging*, 51(1), 37-49.
45. Layne, J.N. (1967). Evidence for the use of vision in diurnal orientation of the bat *Myotis austroriparius*. *Animal Behaviour*, 15, 409-415.
46. Le Roux, D. y Waas, J. R. (2012). Do long-tailed bats alter their evening activity in response to aircraft noise? *Acta Chiropterologica*, 14(1), 111-120.
47. Loughry, W. J. y McCracken, G. F. (1991). Factors influencing female-pup recognition in Mexican free-tailed bats. *Journal of mammalogy*, 72(3), 624-626.
48. Luo, J., Koselj, K., Zsebik, S., Siemers, B.M. y Goerlitz, H.R. (2014). Global warming alters sound transmission: differential impacts on the prey detection ability of echolocating bats. *J. R. Soc. Interface*: 20130961. <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2013.0961>.
49. Luo, J., Siemers, B. M. y Koselj, K. (2015). How anthropogenic noise affects foraging. *Global change Biology*, 21, 3278-3289.
50. Mackey, R. L. y Barclay, R. M. R. (1988). The influence of physical clutter and noise on the activity of bats over water. *Canadian journal of zoology*, 67, 1989.

51. Mayo, M. y Gridley, T. (1996). Development of the mammalian ear: coordinate regulation of formation of the tympanic ring and the external acoustic meatus. *Development*, 122, 173-179.
52. Miller, B. W. 2003. Community ecology of the non-phylostomid bats of northwestern Belize, with a landscape level assessment of the bats of Belize. Professional Thesis, University of Kent Durrell institute of conservation and ecology University of Kent at Caterbury. 276 pp.
53. Moss, C. F. y Surlykke, A. (2010). Probing the natural scene by echolocation in bats. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 4 article 33, 1-16.
54. Neuweiler, G. (2000). *The Biology of Bats*. New York Ed. Oxford university press. 310 pp.
55. Nolte, M. J., Hockman, D., Cretokos, C., Behringer, R. R. y Rasweiler IV, J. J. (2009). Embryonic staging system for the Black mastiff bat, *Molossus rufus*, (Molossidae), Correlated with structure-function relationship in the adult. *The anatomical record*, 292, 155-168.
56. Norberg, U. M. y Rayner, J. M. (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: Biological Sciences*, 316(1179), 335-427.
57. Obrist, M.K. (1995). Flexible bat echolocation: the influence of individual, habitat and conspecifics on sonar design. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 36, 207-219.
58. O'Farrelli, M. J., Miller, B. W. y Gannon, W. L. (1999). Qualitative identification of free-flying bats using the anabat detector. *Journal of Mammalogy*, 80(1), 11-23.
59. Parson, S. y Szewczak, J. M. (2009). Detecting, recording, and analyzing the vocalizations of bats. En T. H. Kunz y S. Parson. *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Baltimore Maryland, EU: The Johns Hopkins University Press.

60. Pfalzer, G. y Kusch, J. (2003). Structure and variability of bat social calls: implications for specificity and individual recognition. *The Zoological Society of London*, 261, 21-33.
61. Popper, A. N. y Fay, R. R. (1995). Hearing by bats. (vol. 5) USA. Springer handbook of auditory research. 515 pp.
62. Rasweiler, IV J. J. (1990). The Black mastiff bat (*Molossus ater*): A novel, mammalian model for studies of ovarian, uterine, and placental biology. *The journal of experimental zoology supplement*, 4, 210-212.
63. Ratcliffe, J., Hofstede, H., Avila-Flores, R., Fenton, M., McCracken, G., Biscardi, S., Blasko, J., Gillam, E., Orprecio, J. y Spanjer, G. (2004). Conspecifics influence call design in the Brazilian free-tailed bat. *Tadarida brasiliensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 966-971.
64. Rodriguez-San Pedro, A. y Simonetti, J. A. (2014). Variation in search-phase call of *Lasiurus varius*. *Journal of mammalogy*, 95(5), 1004-1010.
65. Rowse, E.G., Lewanzik, D., Stone, E.L., Harris, S. y Jones, G. (2016). "Dark Matters: The Effects of Artificial Lighting on Bats". En C.C. Voigt y T. Kingston. (Ed.), *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*, 187-213. DOI 10.1007/978-3-319-25220-9_7
66. Russo, D. y Ancillotto, L. (2015). Sensitivity of bats to urbanization: a review. *Mammalian Biology*, 80, 205-212.
67. Safi, K. y Kerth, G. (2003). Secretions of the interneural gland contain information about individuality and colony membership in the Bechstein's bat. *Animal Behaviour*, 65, 363-369.
68. Santos, M., Castro-Arellano, I. (2005). *Molossus rufus*. en: G. Ceballos y G. Oliva (eds), *Los mamíferos silvestres de México*, p. 325. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad and Fondo de Cultura Económica, México.
69. Schaub, A., Ostwald, J. y Siemers, B. M. (2008). Foraging bats avoid noise. *The journal of experimental Biology*, 211, 3174-3180.

70. Schmidt, U. (1985). The bats: order Chiroptera. *In* Social odours in mammals. Edited by R. Brown and D. MacDonald. Oxford University Press, New York. pp. 217–234.
71. Schnitzler, H. U. y Kalko, E. K. V. (1998). How echolocating bats search and find food. *In* Bat Biology and Conservation. Washington DC. Smithsonian Institution Press.
72. Schnitzler, H. U. y Kalko, E. K. V. (2001). Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*, 51(7), 557-569.
73. Schnitzler, H. U., Moss, C. F. y Denzinger, A. (2003). From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(8), 386-394.
74. Schuller, G. y Moss, C. F. (2004). “Vocal control and acoustically guided behavior in bats. En J. A. Thomas, C. F. Moss y M. Vater. (Ed.), *Echolocation in bats and dolphins* (pp 3-17). Chicago and London: The University of Chicago Press.
75. SEMAR, (s. f.) “Villahermosa, Tabasco”, recuperado el 10 de febrero del 2017 de <http://digaohm.semar.gob.mx/cuestionarios/cnarioVillahermosa.pdf>.
76. Shirley, M. D. F., Armitage, V. L., Barden, T. L., Gought, M., Lurz, P. W. W., Oatway, D. E., South, A. B. y Rushton, S. P. (2000). Assessing the impact of a music festival on the emergence behaviour of a breeding colony of Daubenton’s bats (*Myotis daubentonii*). *Journal of Zoology*, 254, 367-373.
77. Siemers, B. M. y Schaub, A. (2011). Hunting at the highway: traffic noise reduces foraging efficiency in acoustic predator. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 278,1646-1652.
78. Stone, E. L., Jones, G. y Harris, S. (2009). Street lighting disturbs commuting bats. *Current Biology*, 19, 1123-1127.
79. Surlykke, A., Ghose, K. y Moss, C. (2009). Acoustic scanning of natural scenes by echolocation in the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. *The Journal of Experimental Biology*, 212, 1011-1020

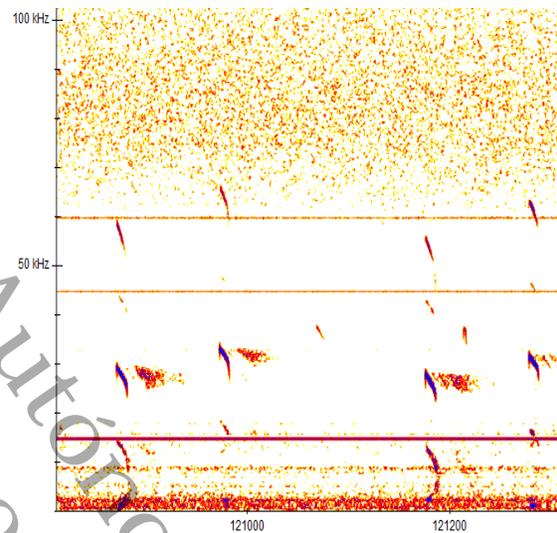
80. Surlykke, A., y Moss, C. F. (2000). Echolocation behavior of big brown bats, *Eptesicus fuscus*, in the field and the laboratory. *Journal of the acoustical society of America*, 108, 2419–2429.
81. L. y Fahring, L. (2000). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90, 7-19.
82. Ulanovsky, N., Fenton, M. B., Tsoar, A. y Korine, K. (2004). Dynamics of jamming avoidance in echolocating bats. *Proceedings of the Royal Society*, 271, 1467-1475.
83. Vaughan, T. A. (1966). Morphology and flight characteristics of molossid bats. *Journal of Mammalogy*, 47, 249–260.
84. Voigt, C. C. y Holderied, M. W. (2012). High manoeuvring costs force narrow-winged molossid bats to forage in open spaces. *Journal of Comparative Physiology B*. 182, 415-424.
85. Warren, P. S., Katti, M., Emann, M y Brazel, A. (2006). Urban bioacoustics it is not just noise. *Animal Behaviour*, 71, 491-502.
86. Waters, D. A., Rydell, J. y Jones, G. (1995). Echolocation call design and limits on prey size: a case study using the aerial hawking *Nyctalus leisleri*. *Behavioral Ecology of Sociobiology*, 37, 321-328.
87. Williams, T.C. y Williams, J.M. (1970). Radio tracking of homing and feeding flights of a neotropical bat, *Phyllostomus hastatus*. *Animal Behaviour*, 18, 302–309.
88. Wund, M. (2005). Learning and the development of habitat-specific bat echolocation. *Animal Behaviour*, 70, 441-450.
89. XEVT. (2017). Contempla plan integral de iluminación de centro, “inversiones” donde recién se cambiaron lámparas. Recuperado de: <https://www.xevt.com/verpagina.php?id=34881>

12.- ANEXOS

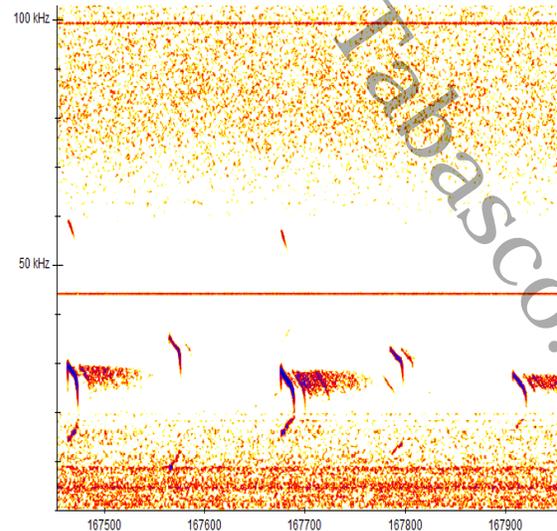
ANEXO 1: Cada uno de los 16 refugios del presente trabajo con un pase de ecolocalización de dicho refugio. Los espectrogramas de los pases fueron seleccionados al azar, cada uno tomado a 1 segundo de zoom y 500 ms de largo. El orden de los refugios va del menos obstruido por objetos fijos al más obstruido. Las flechas señalan las salidas de los refugios.

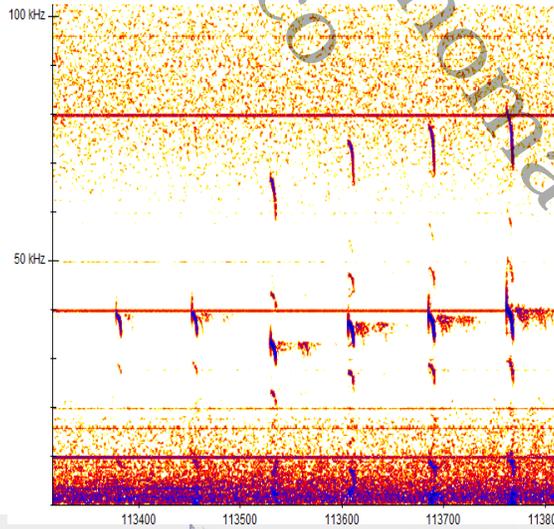
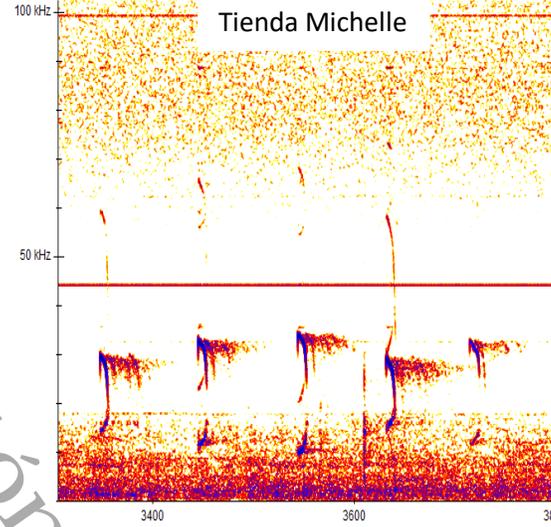
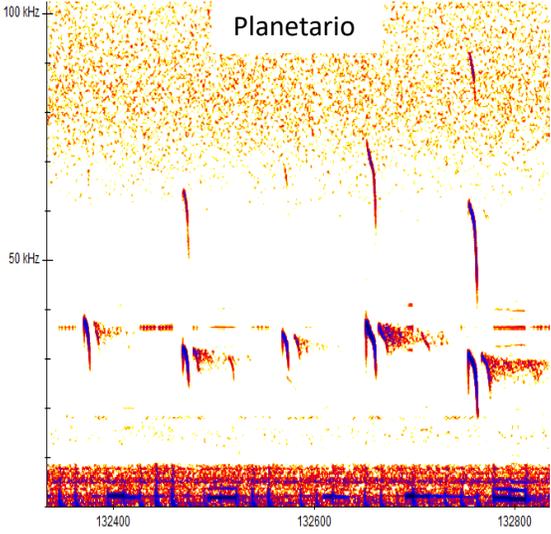


SEARS Altabrisa



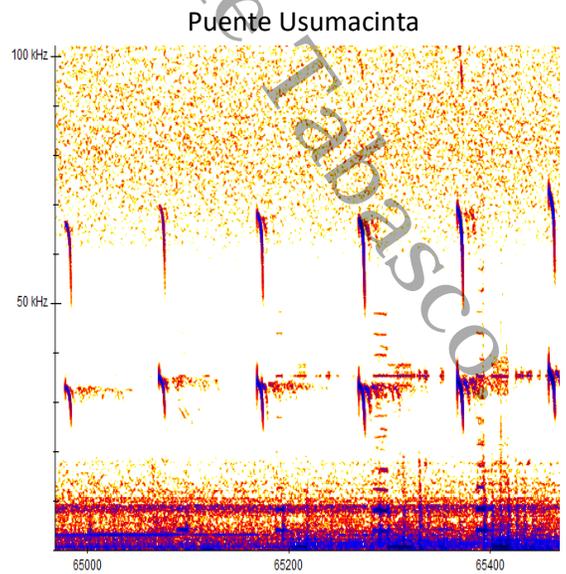
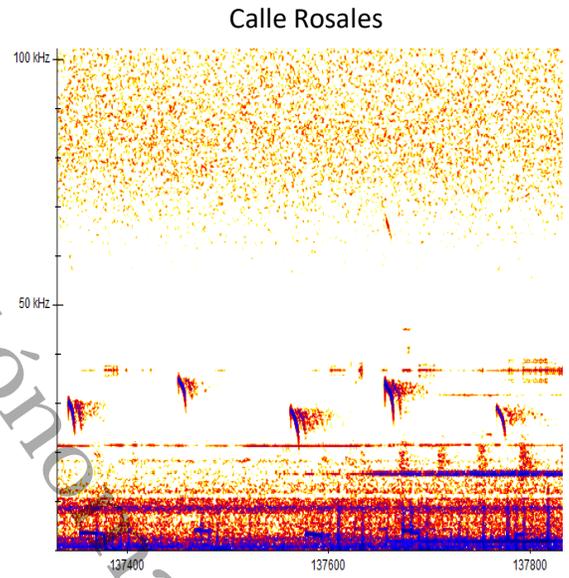
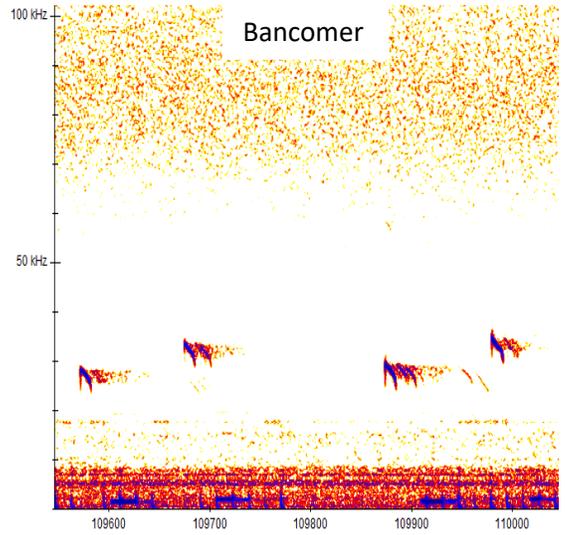
CIVE-UJAT

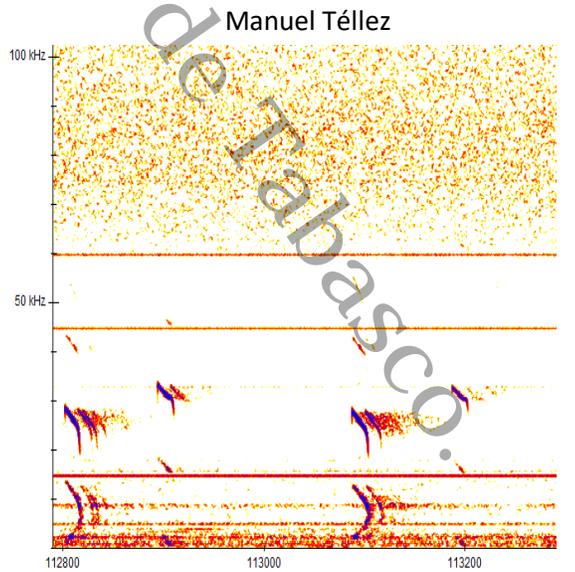
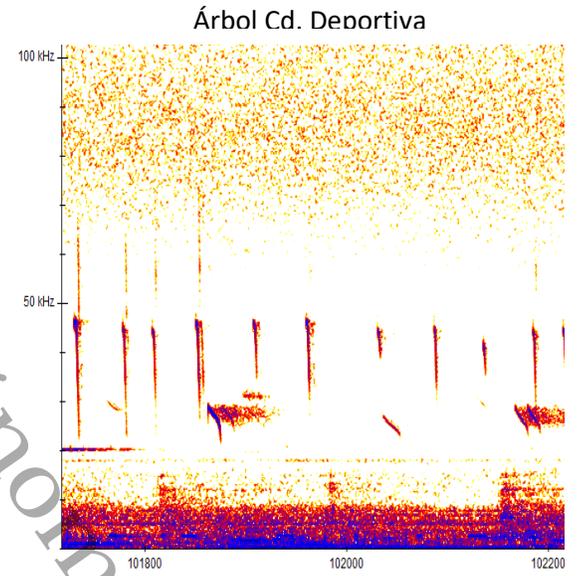
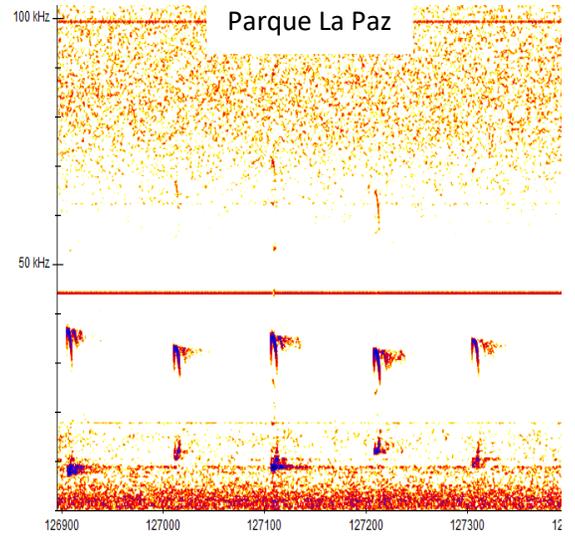
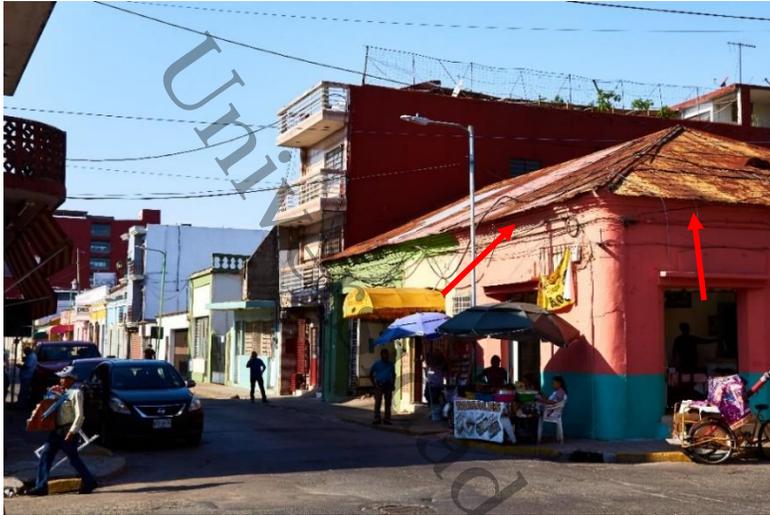




Puente Universidad

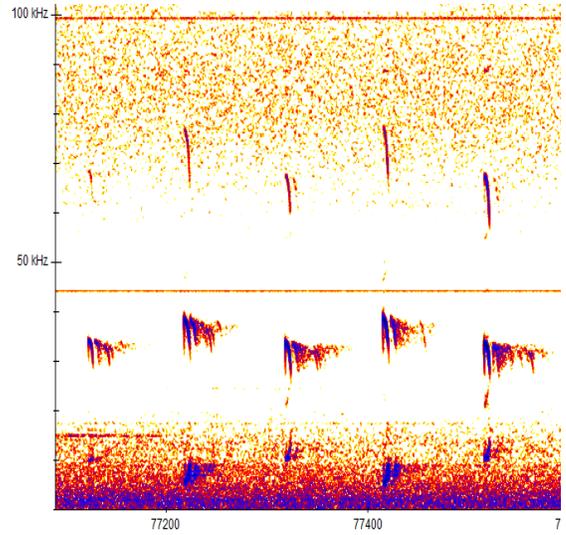




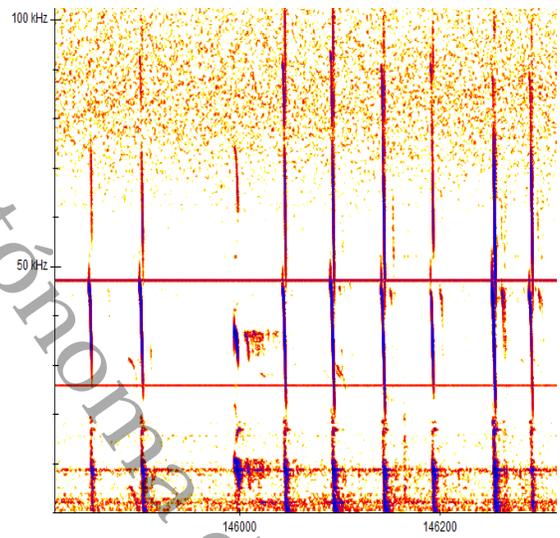




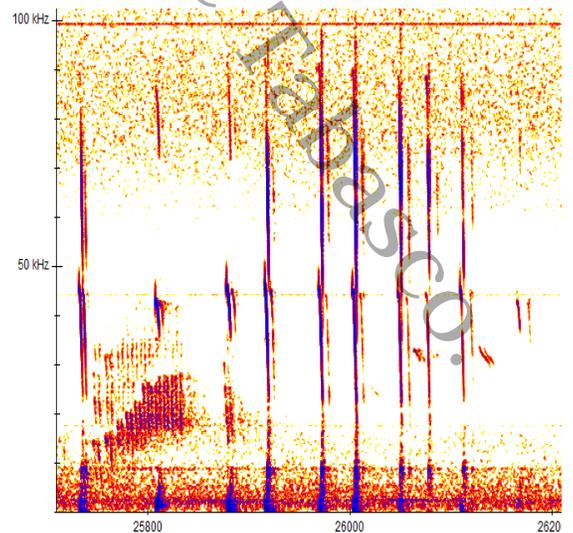
Puente Periférico



Villa Las Fuentes



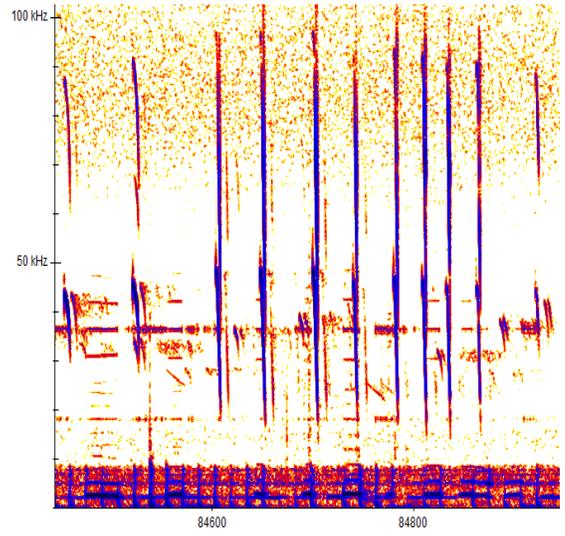
Soriana Guayabal



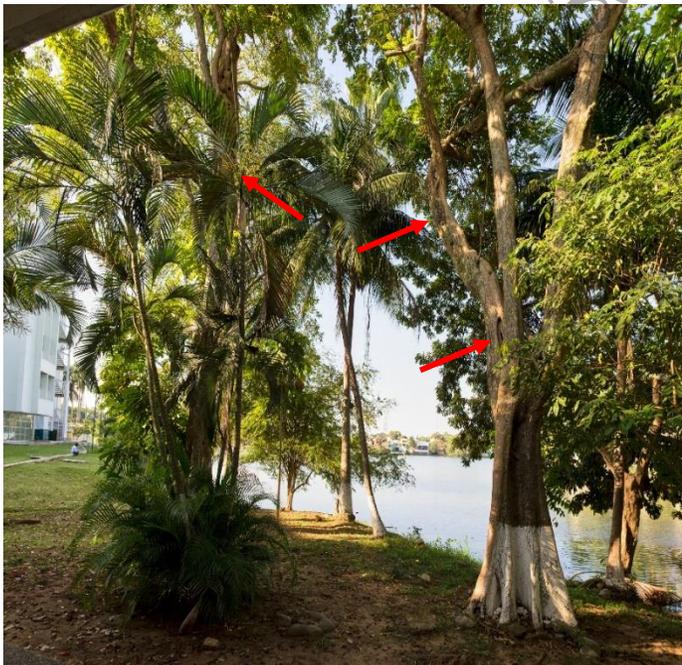
Universidad



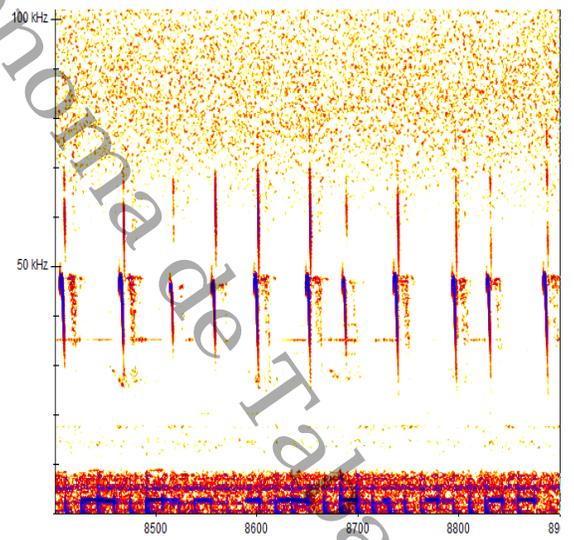
Plaza de Armas



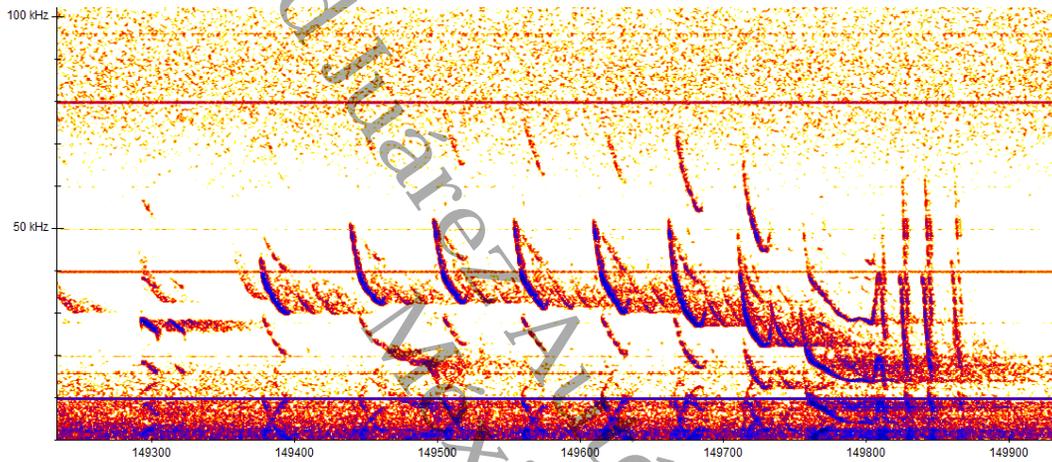
Universidad
Autónoma de
Tajasco



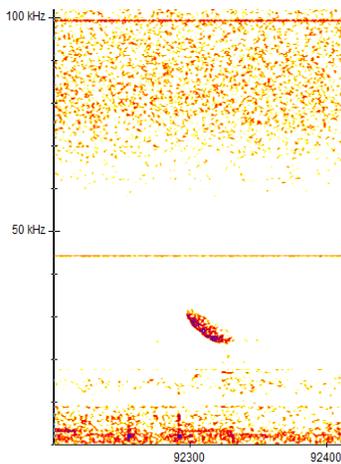
Árbol Zona de la Cultura



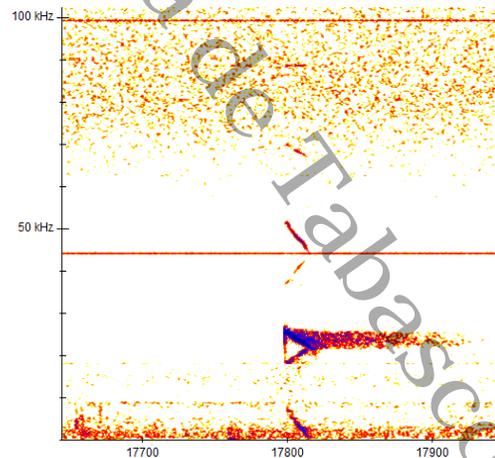
ANEXO 2: Vocalizaciones sociales de *M. rufus*. Las vocalizaciones fueron clasificadas de acuerdo con su forma en los espectrogramas y se le asignó una letra para identificarla. Todas las imágenes fueron tomadas a un mismo zoom (800 ms). El largo de cada imagen se encuentra entre paréntesis.



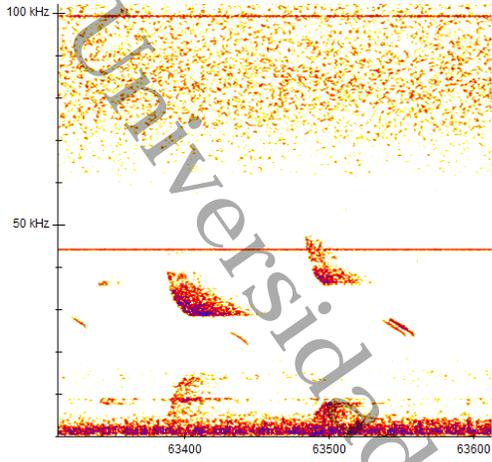
Tipo A (700 ms)



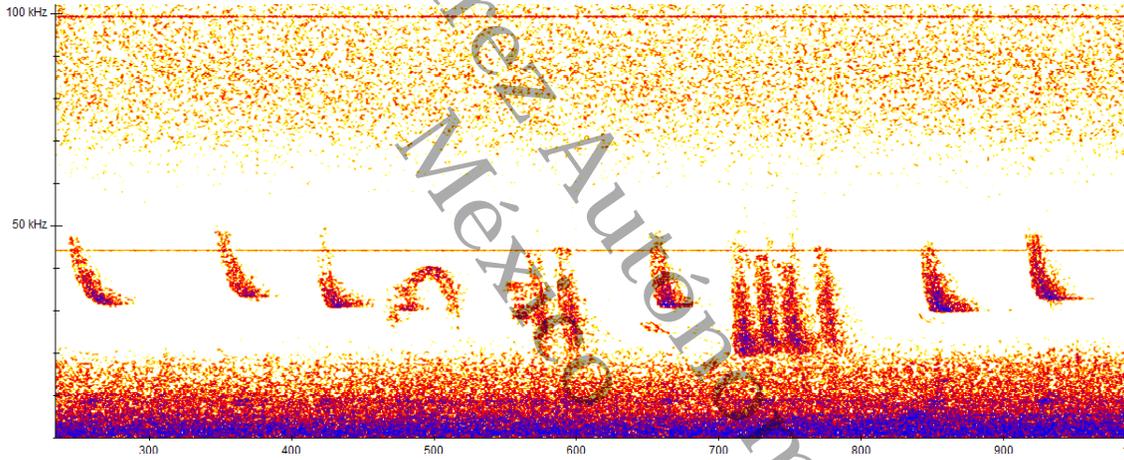
Tipo B (200 ms)



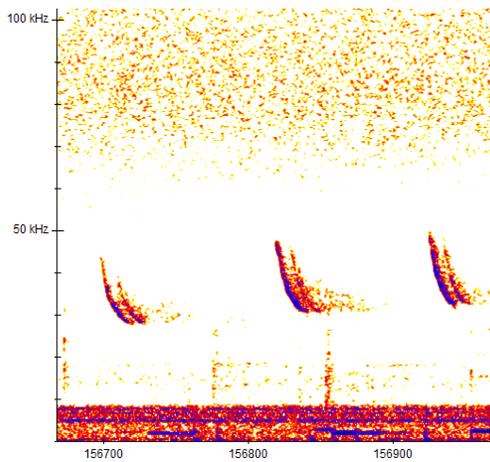
Tipo C (300 ms)



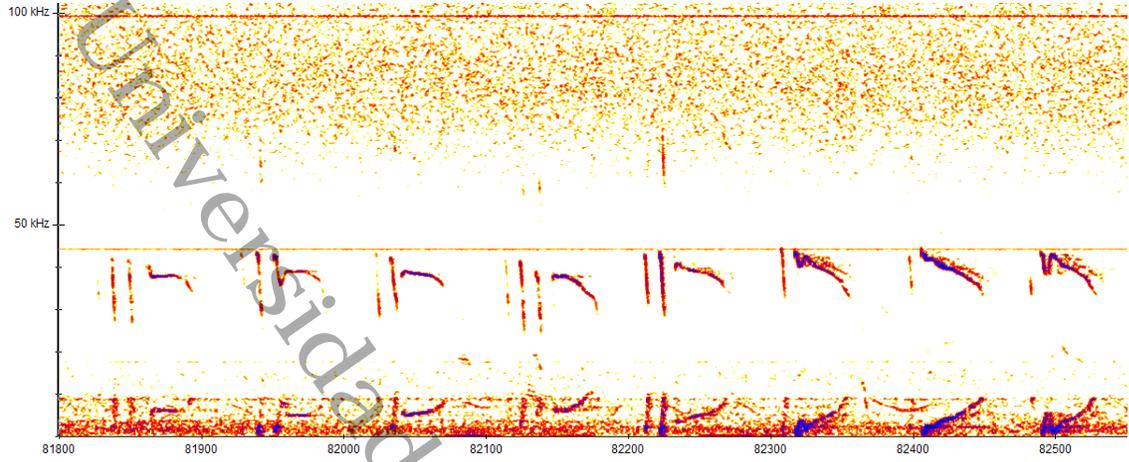
Tipo D (300)



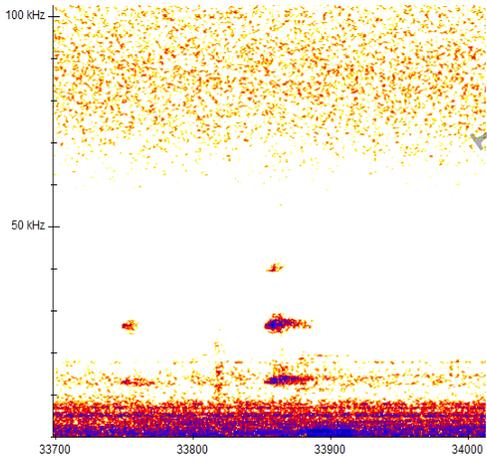
Tipo E (750 ms)



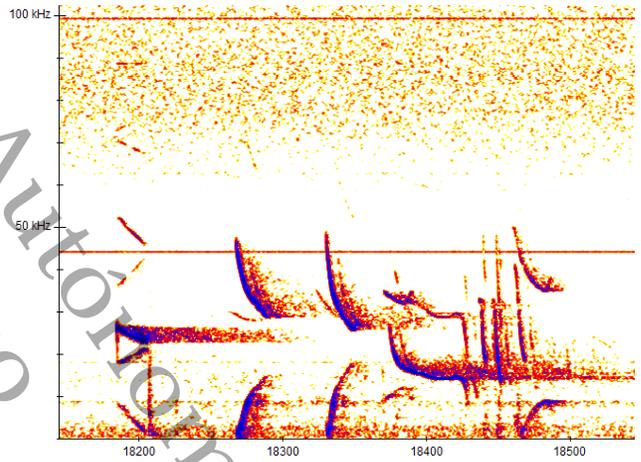
Tipo F (300 ms)



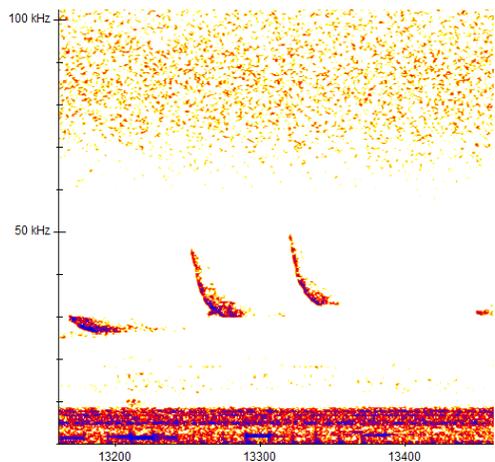
Tipo G (750 ms)



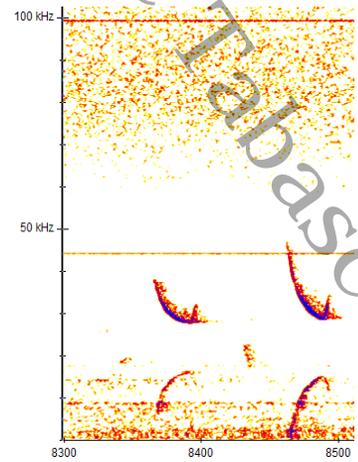
Tipo H (300 ms)



Tipo I (400 ms)

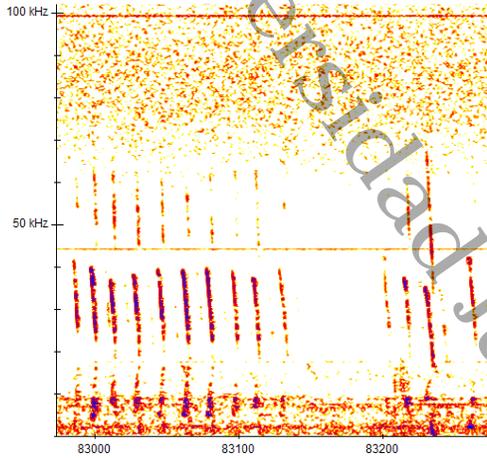


Tipo J (300 ms)

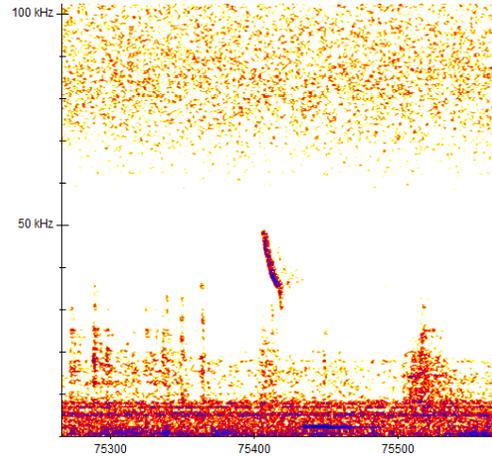


Tipo K (200 ms)

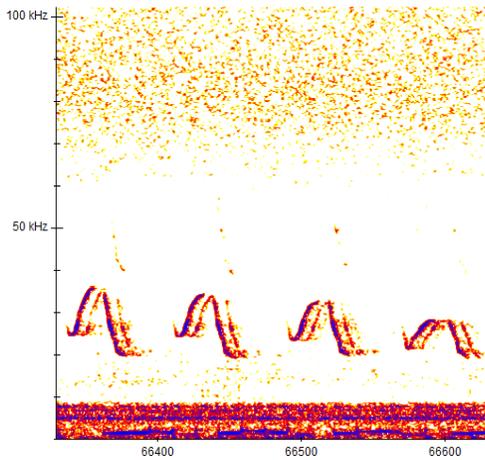
Universidad Juárez Autónoma de México
Ciudad de Guadalupe, Coahuila de Zaragoza, México
Carr. a Saltillo, km. 10.5, Apdo. Postal 2884, Guadalupe, Coahuila de Zaragoza, C.P. 27000, México
Tel: +52 (562) 221 1000, Fax: +52 (562) 221 1001
www.uj.mx



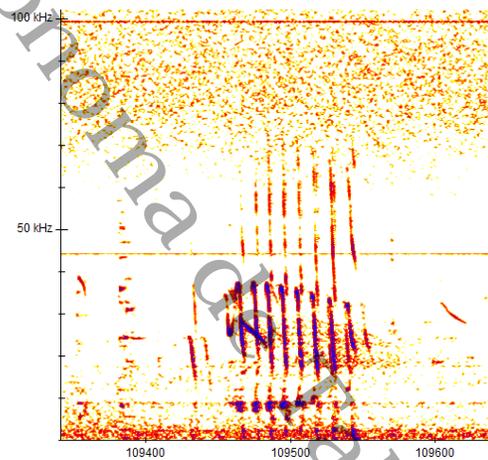
Tipo L (300 ms)



Tipo M (300)



Tipo N (300 ms)



Tipo O (300 ms)

ANEXO 3. Tabla 4: Número de individuos cuantificados por día de grabación, por refugio y promedio

Refugio	Día 1	Día 2	Día 3	Promedio
Plaza de Armas	171	159	159	163
CIVE UJAT	177	240	238	218
Villa las Fuentes	279	259	69	202
Puente Periférico	245	184	217	215
Árbol Zona de la Cultura	152	118	113	128
Tienda Michelle	120	115	24	86
Soriana Guayabal	122	125	45	97
Planetario	72	69	68	70
Bancomer	69	30	54	51
Parque la Paz	45	45	46	45
Puente Usumacinta	99	85	80	88
Árbol Cd. Deportiva	29	29	27	28
SEARS Altabrisa	46	26	38	37
Calle Rosales	9	14	15	13
Puente Universidad	34	40	32	35
Manuel Téllez	19	15	13	16