



UNIVERSIDADE DA CORUÑA
Facultade de Ciencias

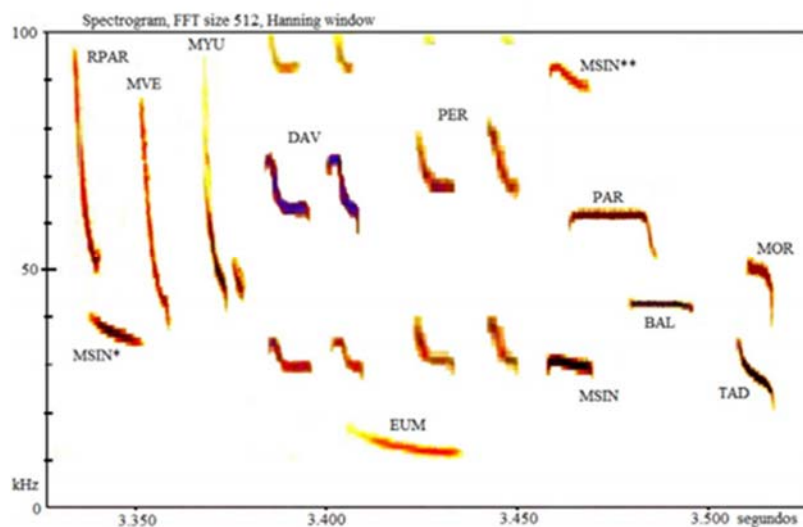
Grao en Bioloxía

Memoria do Traballo de Fin de Grao

Mecanismos de ecolocalización en Microquirópteros: fundamentos físicos y aplicaciones

Mecanismos de ecolocalización en Microquirópteros: fundamentos físicos e aplicacións

Echolocation mechanisms in Microchiroptera: physical foundations and applications



Diego Rial Dieste

Curso: 2019 - 2020. Convocatoria: Xuño

Director 1: Dra. Montserrat Domínguez Pérez

Director 2: Dr. Oscar Cabeza Gras



UNIVERSIDADE DA CORUÑA

DEPARTAMENTO DE FÍSICA y
CIENCIAS DE LA TIERRA

Dña. Montserrat Domínguez Pérez y D. Oscar Cabeza Gras autorizan la presentación del trabajo de fin de grado “**Mecanismos de ecolocalización en Microquirópteros: fundamentos físicos y aplicaciones**” presentado por **Diego Rial Dieste** para su defensa ante el tribunal calificador.

Dra. Montserrat Domínguez Pérez

Dr. Oscar Cabeza Gras

En A Coruña a 18 de junio de 2020

ÍNDICE

1	Introducción	1
1.1	Marco físico	1
1.1.1	Las ondas	1
1.1.2	El sonido	1
1.1.3	Propagación del sonido	2
1.1.4	Fenómenos presentes en ondas sonoras.....	3
1.2	Marco zoológico	4
1.2.1	Adaptaciones de la laringe y el sistema auditivo.	5
2	Objetivos	8
3	Material y métodos	9
4	Resultados	9
4.1	La ecolocalización en los Microquirópteros	9
4.1.1	Tipos de pulsos de ecolocalización	9
4.1.2	Zumbido o “Buzz” de caza.....	12
4.2	Compensación del efecto Doppler	15
4.2.1	Desarrollo y compensación del desplazamiento Doppler.....	15
4.2.2	Especializaciones auditivas de los Microquirópteros de ciclo de trabajo alto..	16
4.2.3	La caza en los Microquirópteros con un ciclo de trabajo alto	19
4.2.4	El procesamiento de la información de aleteo en la vía auditiva	21
5	Conclusiones	21
6	Bibliografía	23

RESUMEN

El objetivo de este trabajo es el estudio de los mecanismos de ecolocalización de los Microquirópteros. Para ello se hace una breve introducción física explicando las ondas y más concretamente las ondas sonoras, así como una breve introducción biológica de los Quirópteros. Se ha examinado una serie de artículos para explicar cómo son las distintas adaptaciones fisiológicas en los Microquirópteros, necesarias para la ecolocalización, cómo se produce la caza y por último cómo ocurre la compensación del efecto Doppler en los Microquirópteros.

PALABRAS CLAVE

Microquirópteros, Ecolocalización, Sonido, Efecto Doppler.

RESUMO

O obxectivo deste traballo é o estudo dos mecanismos de ecolocalización dos Microquirópteros. Para tal fin faise unha breve introducción física explicando as ondas e mais concretamente as ondas sonoras, así como unha breve introducción biolóxica dos Quirópteros. Examináronse unha serie de artigos para explicar como son as distintas adaptacións fisiolóxicas nos Microquirópteros, necesarias para a ecolocalización, como se produce a caza e por último como ocorre a compensación do efecto Doppler nos Microquirópteros.

PALABRAS CLAVE

Microquirópteros, Ecolocalización, Son, Efecto Doppler.

SUMMARY

The objective of this work is the study of the echolocation mechanisms of the Microchiroptera. For this, a brief physical introduction is made explaining the waves and more specifically the sound waves, as well as a brief biological introduction to the Chiroptera. A series of articles have been commented to explain how the different physiological adaptations are necessary in Microchiroptera for echolocation, how hunting occurs and lastly, how the Doppler effect occurs in Microchiroptera.

KEYWORDS

Microchiroptera, Echolocation, Sound, Doppler Effect.

1 Introducción

1.1 Marco físico

1.1.1 Las ondas

Este trabajo se centra en el estudio de los mecanismos de ecolocalización de los Microquirópteros. Para su comprensión es importante tener claras una serie de definiciones físicas sobre las ondas y el sonido.

Una onda es una perturbación que se propaga desde el punto en que se produce hacia el medio que rodea ese punto. Las ondas requieren un medio elástico para propagarse. El medio elástico se deforma y se recupera vibrando al paso de la onda.

Las ondas se pueden clasificar en ondas transversales, si las partículas del medio en el que se propaga la perturbación vibran perpendicularmente a la dirección de propagación y ondas longitudinales, si vibran en la misma dirección, como es el caso del sonido.

Características de las ondas:

Las ondas tienen una serie de características, que se describen a continuación y que podemos ver de manera gráfica en la figura 1.

Amplitud: representa la máxima separación de la magnitud física de la onda. Las unidades dependen de la magnitud física que se esté perturbando.

Cresta: es la máxima separación de la onda respecto a la línea o punto de equilibrio.

Valle: es el punto más bajo de la onda con respecto a la línea o punto de equilibrio.

Frecuencia: es el número de veces que se repite la onda durante un segundo, se mide en ciclos por segundo o en Hertz (Hz).

Línea de equilibrio: es la línea que indica la posición de equilibrio de alguna partícula (punto medio de la vibración).

Longitud de onda: es la distancia de cresta a cresta o de valle a valle.

Periodo: es el tiempo que tarda una onda completa en pasar por un mismo punto, se mide en segundos.

Velocidad: se refiere a la rapidez con la que se propaga la onda a través del medio, se mide en metros por segundo (m/s).

Intensidad: es la energía por unidad de tiempo y área, se mide en W/m^2 .



Figura 1. Representación de una onda simple. (García-Rojas & López-González, 2018).

1.1.2 El sonido

Es un fenómeno vibratorio en el que se propagan ondas longitudinales, por las variaciones de presión, a través de un medio líquido, sólido o gaseoso. El sonido no existe en el vacío,

ya que para que se genere son necesarios dos elementos: una fuente generadora de energía y un medio elástico por donde se propague la energía generada, un medio en donde las moléculas puedan vibrar y chocar entre sí, de modo que la energía se transfiera a las moléculas cercanas en una serie de colisiones. Durante este proceso la energía va disminuyendo y convirtiéndose en calor, esto se conoce como atenuación de la onda.

Las ondas sonoras son ondas complejas, que por el análisis de Fourier se descomponen en ondas sinusoidales simples.

La escala de intensidad sonora en decibelios es una escala en dimensiones humanas, El oído humano capta las intensidades sonoras entre 10^{-12} W/m² y 1 W/m² (0 dB a 120 dB). El oído humano también tiene umbrales de audición para la frecuencia (Figura 2), que van de 20 Hz a 20 kHz, todos los sonidos por debajo de 20 Hz se califican como infrasonidos y todos los sonidos por encima de 20 kHz se califican como ultrasonidos (Figura 3).

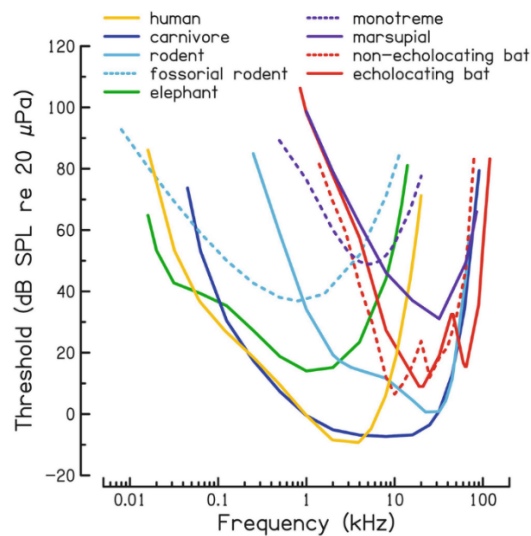


Figura 2. Representación del nivel límite de presión sonora, en decibelios, frente a las frecuencias, en kHz percibidas por diferentes mamíferos. La línea roja continua pertenece a los Microquirópteros (Popper, 2018).

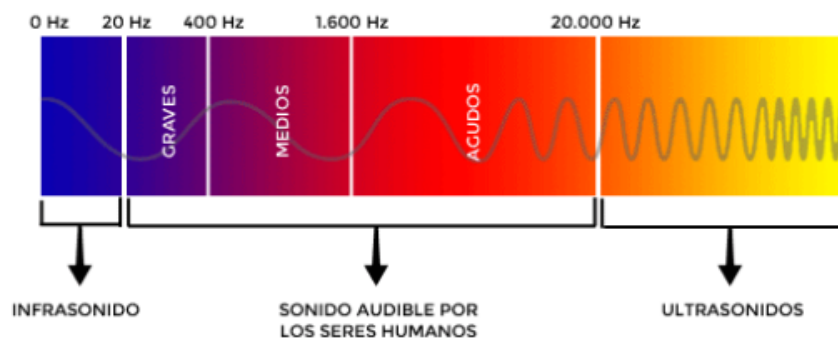


Figura 3. Espectro de vibraciones acústicas (<https://programarfacil.com/blog/arduino-blog/sensor-ultrasonico-arduino-medir-distancia/> consultada el 11/06/2020)

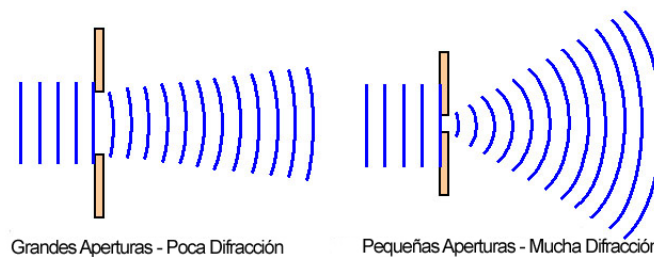
1.1.3 Propagación del sonido

Los fenómenos acústicos que producen los Quirópteros, en el rango de los ultrasonidos, se dan en el aire. Se debe tener en cuenta la atenuación atmosférica, para entender el proceso de emisión y captación del sonido, que es la disminución en energía que sufre la onda sonora con la distancia, debida a la viscosidad del aire (García-Rojas & López-González, 2018).

La velocidad de propagación del sonido es de 340 m/s en el aire a una temperatura de 20°C. Las variaciones de temperatura tienen una influencia neta sobre la densidad del aire y sobre la velocidad de propagación de las ondas sonoras $c = 20,05\sqrt{[T(K)]}$ m/s. La temperatura del aire puede decrecer con la altitud, o crecer con ella por la inversión térmica. Si la temperatura decrece con la altura, los rayos sonoros se curvan con pendiente creciente, provocando una zona de sombra alrededor de la fuente. Pero en el caso de inversión térmica, los rayos se curvan hacia el suelo, eliminando la zona de sombra. Esta situación de inversión térmica puede provocar un aumento de 5 a 6 dB con relación a la situación normal (Kadilar, 2017). Los sonidos pueden estar constituidos por un solo pulso, o ser un tren de ondas, que es la repetición continua de manera periódica de un pulso (García-Rojas & López-González, 2018).

1.1.4 Fenómenos presentes en ondas sonoras

Difracción: La difracción es un fenómeno que afecta a la propagación del sonido. Se da cuando el sonido en lugar de seguir en la dirección normal se dispersa en todas direcciones. Esto se explica por el Principio de Huygens, que establece que cualquier punto, tanto un obstáculo como un hueco, de tamaño similar a la longitud de onda de un frente de ondas es susceptible de convertirse en un nuevo foco emisor de ondas idénticas a la que lo originó. Cuando la onda incide sobre una abertura o un obstáculo que impide su propagación, todos los puntos de su plano se convierten en fuentes secundarias de ondas, emitiendo nuevas ondas, denominadas ondas difractadas (Figura 4).



Grandes Aperturas - Poca Difracción

Pequeñas Aperturas - Mucha Difracción

Figura 4. Se representan las distintas difracciones dependiendo de la apertura. (<https://ladifraccionfisica.blogspot.com/2018/05/la-difraccion.html> consultada el 11/06/2020).

Interferencia: Es la superposición de ondas para formar una onda nueva (Figura 5). La amplitud de las ondas resultantes de interferencia puede aumentar, disminuir o anularse y depende de la diferencia de fase entre ambas ondas: $< 90^\circ$, $> 90^\circ$ o 180° (en fase, 0° , cuadratura, 90° , u oposición de fase, 180°)

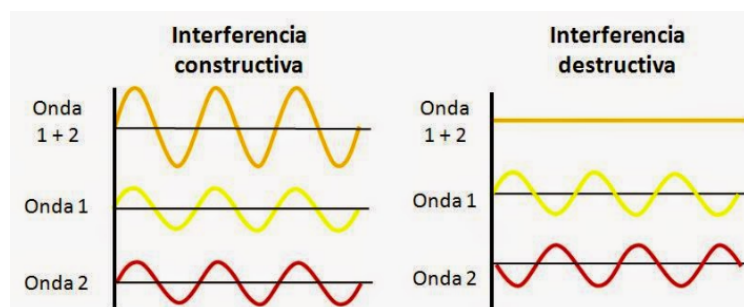


Figura 5. Representación de la interferencia constructiva y destructiva. (<http://cmateriales2019.blogspot.com/2018/11/interferencia-constructiva-y-destructiva.html> consultada el 27/04/2020).

Reverberación: ocurre cuando una onda se refleja numerosas veces en objetos muy cercanos al receptor. La reverberación es la persistencia del sonido dentro de un recinto después de que la fuente original ha dejado de emitirlo.

Reflexión: Se produce cuando una onda sonora se está propagando y se encuentra un obstáculo. Parte de la energía sonora se transmite al obstáculo y otra parte es reflejada (Figura 6).

Refracción: es la desviación en la dirección de propagación de una onda cuando pasa de un medio a otro de diferente índice de refracción (Figura 6).

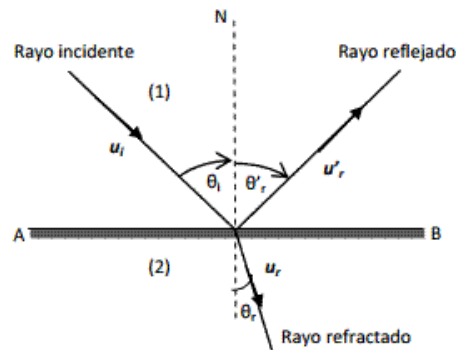


Figura 6. Representación de ondas reflejadas y refractadas. (<http://fisicaiidueduap.blogspot.com/2012/05/> consultada el 11/06/2020).

Enmascaramiento: es un efecto en la percepción sonora en el que los sonidos de menor intensidad son opacados por uno o más sonidos de mayor intensidad; quedando inaudible el de menor intensidad.

Efecto Doppler: es el fenómeno por el cual la frecuencia de ondas percibida por un observador varía respecto a la emitida cuando el foco emisor o el propio observador se desplazan uno respecto al otro.

Armónicos: son múltiplos de la frecuencia del sonido original (sonido o frecuencia fundamental). El sonido fundamental es considerado el primer armónico y da el tono al sonido. El tono se define como el caso más sencillo de sonido, en el que la onda de sonido que se propaga puede representarse por una función armónica, que contiene una única frecuencia.

Pulso: corresponde a una unidad de un tren de ondas.

Las características físicas del sonido son aprovechadas por los sistemas sensoriales de los Microquirópteros para vocalizaciones de carácter social como el resto de los animales. Pero también para orientarse y cazar (Vargas et al., 2008), siendo producto de adaptaciones a ambientes específicos, aportando información biológica y ecológica de las especies (Muro, 2019).

1.2 Marco zoológico

Los Quirópteros presentan una diferenciación rápida y temprana a partir de los primeros mamíferos. Como lo demuestran los primeros fósiles del Eoceno encontrados en Messel (Alemania) o en Wyoming (Estados Unidos), que son ya Quirópteros con sólo algunos caracteres primitivos (Sevilla, 2006). Se sabe poco de la historia evolutiva de los

Quirópteros por la escasez de restos debido a la fragilidad de su esqueleto, esto hace que se conservan prácticamente solo mandíbulas y dientes aislados (Sevilla, 1988).

El orden de los Quirópteros incluye dos subórdenes, Megaquirópteros, tal y como se observa en la Tabla 1 A del anexo y Microquirópteros que se presenta en la Tabla 2 A del anexo (Simmons & Conway, 1997). Los Quirópteros son un grupo con unas 1.200 especies de mamíferos voladores en el mundo (Guixé & Camprodon, 2018) y se encuentran excluidos tan sólo de las regiones polares y algunas islas aisladas (Figura 7) (Sevilla, 1988).



Figura 7. Distribución geográfica de los Quirópteros, en rojo (<http://tolweb.org/Chiroptera/15966/1997.01.01> consultada el 11/06/2020).

Los Quirópteros varían mucho en su tamaño. El más pequeño, *Craseonycteris thonglongyai* (Microquiróptero), pesa menos de 2 g y tiene una envergadura de 12-13 cm. Los más grandes, los del género *Pteropus* (Megaquiróptero), pesan hasta 1,5 kg y pueden tener una envergadura de más de 2 m (Simmons & Conway, 1997).

La mayoría están activos de noche o en el crepúsculo, porque allí encuentran menos competencia por la comida y están libres de depredadores. El sentido más desarrollado es la ecolocalización, pero también poseen una visión funcional. Muchas especies son sociales y cohabitan en cuevas, puentes... (Seco et al., 2006).

Se pueden agrupar por su ecología y por el tipo de refugios diurnos que suelen ocupar. Los que utilizan refugios subterráneos, son cavernícolas o troglófilos, los que se refugian en árboles son arborícolas o cavícolas y los que utilizan grietas son fisurícolas (Guixé & Camprodon, 2018).

El orden de los Quirópteros incluye especies con preferencias alimentarias muy diversas, desde los que comen carne, insectos, pescado, frutas, néctar hasta los omnívoros (Simmons & Conway, 1997).

1.2.1 Adaptaciones de la laringe y el sistema auditivo.

El suborden de los Microquirópteros usan pulsos sonoros producidos por la laringe para la ecolocalización (Gunnell & Simmons, 2005), en el siguiente audio tenemos un ejemplo del Phyllostomidae *Artibeus fraterculus* produciendo una llamada de ecolocalización volando libre. En el caso de los Megaquirópteros solo existe una especie que use la ecolocalización, *Rousettus aegyptiacus*, que genera los pulsos sonoros usando la lengua (Fenton et al., 2016).

<https://bioweb.bio/faunaweb/mammaliaweb/Canto/Especie/Artibeus%20fraterculus>, consultada el 16/06/2020.

Los pulsos de ecolocalización en los Microquirópteros se generan en la laringe durante la espiración. La presión del aire se acumula debajo de la glotis cerrada, y cuando la glotis se abre, se produce el sonido. El espacio lleno de aire sobre la laringe, que se corresponde

con la garganta, la boca, las fosas nasales y la hoja nasal actúan como un filtro acústico que afecta a la composición espectral del sonido emitido, así como sus características direccionales. Los pulsos de ecolocalización en los Microquirópteros se caracterizan por ser llamadas con frecuencias muy altas, duraciones cortas y altas tasas de repetición, así como altas intensidades (Fenton et al., 2016).

La laringe, tal y como se observa en la Figura 8, está formada por un cartílago tiroideo grande, no emparejado, que es el cricoides, que forma la pared inferior de la laringe y un par de cartílagos aritenoides, que están en la porción antero-dorsal del cricoides. Los pliegues y las membranas vocales se estiran entre la parte ventral de cada cartílago aritenoides y la porción interna de la tiroides. La glotis, permite que el aire fluya por las cuerdas vocales y provoque sus oscilaciones, produciendo así las llamadas (Fenton et al., 2016).

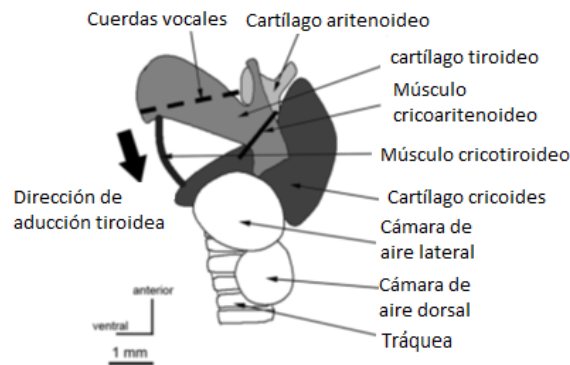


Figura 8. Vista lateral de una laringe de un Microquiróptero (Fenton et al., 2016).

Numerosos músculos de la laringe interna conectan los diferentes cartílagos. El músculo cricotiroideo, se extiende entre el cricoides y la tiroides. Los cartílagos aritenoides en los Microquirópteros son relativamente rígidos y el músculo cricotiroideo es prácticamente el único músculo laríngeo que afecta la tensión de las cuerdas vocales y controla las frecuencias de los pulsos. Otros músculos de la laringe interna, la mayoría de ellos unidos a los aritenoides, controlan la apertura y el cierre de la glotis (Fenton et al., 2016).

Otras adaptaciones importantes de los Microquirópteros son el gran tamaño relativo de la laringe con respecto a otros mamíferos, los cartílagos laríngeos calcificados u osificados, un músculo cricotiroideo súper rápido e hipertrofiado, la configuración de las membranas laríngeas y en algunas especies, la presencia de cavidades traqueales llenas de aire que pueden actuar de filtro (Fenton et al., 2016).

La producción de los ultrasonidos para la ecolocalización requiere que los labios vocales, así como la pared membranosa cricotiroidea, sean mucho más gruesos en comparación con los de otros mamíferos de tamaño corporal similar. Esto les permite resistir y mantener estas altas presiones subglóticas incluso durante la emisión de varias llamadas en un ciclo espiratorio. Durante el desarrollo temprano en muchos Microquirópteros se produce un grado relativamente alto de calcificación u osificación que refuerzan la laringe y permite que toleren la alta tensión de las cuerdas vocales necesarias para producir ultrasonidos (Carter & Adams, 2014).

Otra adaptación morfológica para generar los ultrasonidos es que el músculo cricotiroideo, que es un músculo de contracción muy rápida, se agranda en los Microquirópteros con

ecolocación laríngea. Esto les permite producir tasas de llamadas altas, entre 100 o 200 llamadas por segundo dependiendo de la especie (Suthers, 2004).

Otra especialización morfológica en los Microquirópteros es la existencia de membranas vocales, que son extensiones membranosas del pliegue vocal y se colocan a lo largo de sus bordes. Los labios vocales tienen solo unas pocas micras de grosor y no contienen músculos ni fibras. Se cree que estas membranas vocales permiten la generación de los ultrasonidos, ya que los Microquirópteros carecen del músculo vocal que permite el control de las frecuencias de sonido en muchos otros mamíferos. Este mecanismo les permite emitir llamadas de alta frecuencia a niveles de presión sonora de más de 100 dB con presiones subglóticas moderadamente altas, y algunas llamadas pueden alcanzar más de 140 dB de nivel de presión sonora (Surlykke & Kalko, 2008).

Una importante adaptación no laríngea que permite a los Microquirópteros producir pulsos de ecolocalización se encuentra en la disposición de los elementos musculares y tendinosos de la pared abdominal, serían análogos al diafragma. Dado que las contracciones de la pared abdominal de los Microquirópteros no se traspasan a la estructura esquelética, la acción del músculo del costado es análoga y antagónica del diafragma y proporciona la presión necesaria para potenciar las intensas vocalizaciones de la ecolocalización (Lancaster et al., 1995).

El sistema auditivo de los Microquirópteros que se muestra en la Figura 9, está adaptado para la orientación espacial, utilizando los ultrasonidos y analizando los ecos, y para percibir el entorno. Está formado por un sistema auditivo periférico y un sistema auditivo central. El sistema auditivo periférico está formado por la oreja, que tiene trago, que es una proyección cartilaginosa en la base de la oreja. El trago mejora la determinación de la elevación del objetivo. Los que no tienen trago tienen antitragos, que es un pliegue horizontal de la piel a lo largo de la abertura del canal auditivo. El sistema auditivo central está formado por el romboencéfalo, mesoencéfalo, diencéfalo y prosencéfalo (Gudra et al., 2011).

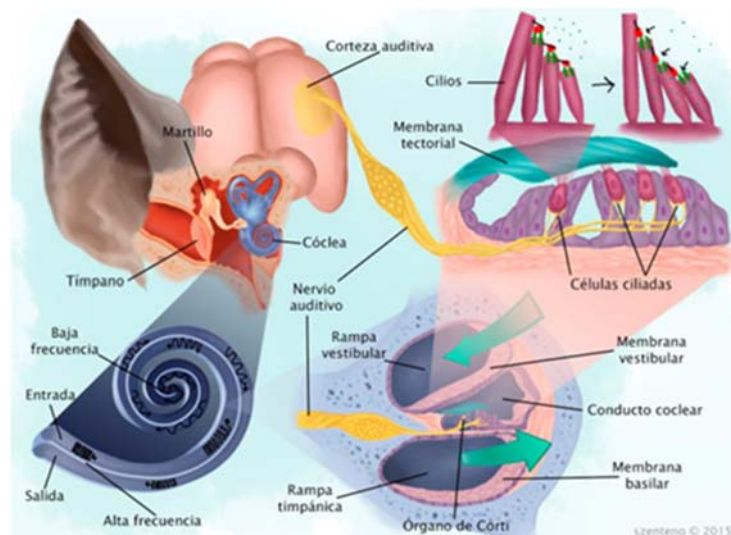


Figura 9. Estructura del oído interno de los Microquirópteros (Muro, 2019).

La forma y el tamaño de las orejas son muy variables en las diferentes familias de Quirópteros, esto afecta a sus propiedades acústicas. Las orejas en la mayoría de Microquirópteros son bastante pequeñas, porque está sintonizada a frecuencias de ultrasonido con longitudes de onda cortas, de entre 2 y 16 mm (Gudra et al., 2011).

La audición direccional y la selección del sonido por parte de la oreja dependen de su tamaño y de su geometría, así como de la longitud de onda del sonido. La oreja funciona como una antena direccional cuando la longitud de onda es menor de 4-5 veces el radio de apertura de la oreja. La oreja no puede ejercer su direccionalidad cuando la longitud de onda del sonido supera sus dimensiones. Cuanto mayor es la frecuencia, más pronunciada es la característica direccional de la oreja (Gudra et al., 2011).

El sonido percibido por la oreja pasa al oído medio y provoca la vibración del tímpano, que tiene un grosor de 2 a 11 μm en los Microquirópteros. Las vibraciones pasan a la ventana ovalada a lo largo de los 3 huesecillos de las orejas: martillo, yunque y estribo. Los tres huesecillos actúan como filtros, por su capacidad vibratoria. Los Microquirópteros perciben frecuencias más altas cuanto más delgado es el tímpano y cuando los huesecillos del oído medio son más pequeños y livianos, porque vibran más rápidamente. Las vibraciones de la ventana oval se transmiten a lo largo del canal espiral de la cóclea. La cóclea es un hueso con tres canales paralelos en espiral, con el órgano de Corti entre ellos. Es un receptor de sonido y clasifica el sonido según la frecuencia (Gudra et al., 2011).

El canal interno de la cóclea es el tubo coclear que está lleno de líquido, a su vez cubierto por un segundo tubo, cuya parte superior se llama rampa vestibular y la parte inferior conducto timpánico. Ambos tubos están separados del oído medio por membranas de las ventanas ovals. La base del tubo coclear está formada por la membrana basilar, que tiene células ciliadas sensoriales. Cada célula pilosa tiene un grupo de estereocilios. Las puntas de los estereocilios están cubiertas por la membrana tectorial. Cuando el estímulo es un ultrasonido, la onda se mueve solo una corta distancia a lo largo de la membrana basilar. Las frecuencias altas activan solo las células ciliadas más basales, y las frecuencias bajas activan las células ciliadas apicales con mayor fuerza. El mapa de frecuencia de la membrana basilar varía entre los Microquirópteros que usan una frecuencia constante y los que usan una frecuencia modulada. La fóvea auditiva de cada Microquiróptero se ajusta con precisión a su propia frecuencia emitida (Gudra et al., 2011).

El sistema auditivo central de los Microquirópteros consta de los mismos núcleos que en otros mamíferos, pero algunos de estos núcleos son relativamente más grandes. Los impulsos de las células ciliadas en el oído interno se transfieren a las fibras nerviosas auditivas, que transmiten el impulso al centro auditivo del mesencéfalo, llamado colículo inferior. En los Microquirópteros, el colículo inferior es grande, reúne todas las vías y transmite la información al cuerpo geniculado medial del tálamo. Desde el tálamo, la información pasa a la corteza auditiva en el prosencéfalo, donde se produce el procesamiento final del sonido que se traduce en imágenes del entorno (Gudra et al., 2011).

2 Objetivos

El primer objetivo de este TFG es analizar la ecolocalización en los Microquirópteros, los subobjetivos son:

- Explicar los tipos de pulsos de ecolocalización.
- Explicar el zumbido o “buzz” de caza.
- Explicar las funciones de la ecolocalización

El segundo objetivo es explicar cómo se produce la compensación del efecto Doppler, que tendría como subobjetivos:

- Explicar el desarrollo y la compensación del desplazamiento Doppler.
- Explicar las especializaciones auditivas de los Microquirópteros.
- Explicar la caza en los Microquirópteros.
- Explicar el procesamiento de la información de aleteo en la vía auditiva.

3 Material y métodos

Para la elaboración de la revisión bibliográfica de este trabajo, se realizaron diversas búsquedas de información a través de internet. Los motores de búsqueda usados fueron los siguientes: Google Chrome, el motor de búsqueda de la página del NCBI, Google Académico, el motor de búsqueda de PubMed y también se consultó el libro *Bat Bioacoustics* cuyos autores son M. Brock Fenton, Alan D Grinnell, Arthur N. Popper y Richard R. Fay (Springer Handbook of Auditory Research).

Las palabras clave que usé para empezar la búsqueda de información para la parte física fueron física del sonido y a través de los artículos encontrados completé este punto. Para la parte biológica busqué las palabras Quirópteros y ecolocalización. A partir de estas palabras encontré varios artículos y a partir de su bibliografía fui encontrando información que me ayudó a completar el trabajo.

La fecha de finalización de búsqueda de información fue el 16 de junio del 2020.

4 Resultados

4.1 La ecolocalización en los Microquirópteros.

Los Quirópteros se pueden subdividir por su morfología, como Microquirópteros y Megaquirópteros, o por la manera de generar los sonidos, en Yinpterochiroptera, generan los sonidos de manera lingual y Yangochiroptera generan los sonidos de forma laríngea (Cortés-Calva, 2013).

La ecolocalización ha evolucionado solo en los Quirópteros del suborden Microquiróptero o también llamados Yangochiroptera, que incluyen a la mayoría de las familias de Microquirópteros, excepto a Rhinopomatidae, Rhinolophidae y Megadermatidae. Los Microquirópteros emiten ultrasonidos y analizan los ecos que regresan para detectar, caracterizar y localizar los objetos reflejados. También determinan su posición con respecto al entorno productor del eco y los Microquirópteros que cazan insectos, usan la ecolocalización para detectar, identificar y localizar presas (Schnitzler & Kalko, 2001).

Los Microquirópteros usan una amplia variedad de tipos de señal, que son específicos de cada especie y difieren en la estructura de frecuencia, la duración y el nivel de presión sonora. Además, la estructura de la señal varía según la tarea de ecolocalización que realiza los Microquirópteros. Las señales que emiten los Microquirópteros que buscan presas difieren de las señales de aproximación que se emiten cuando se acercan a la presa, como veremos más adelante (Schnitzler & Kalko, 2001).

4.1.1 Tipos de pulsos de ecolocalización

Las restricciones ecológicas ejercen una fuerte presión sobre la estructura de la señal, esto hace que las señales de cada especie se adapten para realizar tareas específicas.

Las señales de ecolocalización de los Microquirópteros (Figura 10) son señales de banda estrecha o banda ancha, o combinaciones de ambas. Las señales de banda estrecha son de dos subtipos: señales de frecuencia cuasi-constante (QCF), que se caracterizan por cambios de frecuencia entre el inicio y el final de la señal (modulación superficial) y señales largas de frecuencia constante (CF) con cambios de frecuencia dentro de la señal. Los componentes de banda ancha normalmente consisten en una señal de frecuencia modulada descendente (FM) de gran ancho de banda. Las señales difieren en frecuencia absoluta, ancho de banda, estructura armónica, duración y nivel de presión sonora, creando la amplia variedad de tipos de señal que se encuentran en los Microquirópteros (Schnitzler & Kalko, 2001).

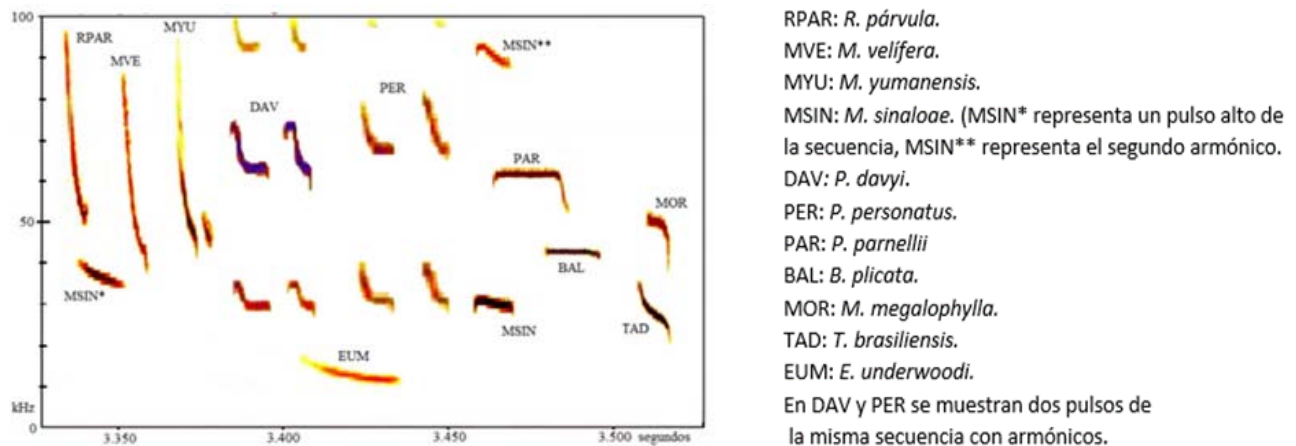


Figura 10. Pulsos de ecolocalización de once especies de murciélagos insectívoros. Las llamadas verticales se corresponden con pulsos puramente FM, las llamadas horizontales o con forma más o menos convexa corresponden con pulsos con predominancia CF, las llamadas con forma más o menos cóncava corresponden con pulsos FC-FM y FM-FC. (Orozco-Lugo et al., 2013)

La información que se puede extraer de la señal que forman los ecos depende de su estructura física y del rendimiento del sistema auditivo del Microquiróptero. La etapa de entrada del sistema auditivo de la mayoría de los Microquirópteros (con la excepción de los Microquirópteros con señales CF largas) se describe como un banco de filtros neuronales con valores de Q similares (Siendo Q la frecuencia con la que las respuestas neuronales tienen el umbral más bajo, dividido por el ancho de banda). Dependiendo de su frecuencia absoluta, de su ancho de banda y del nivel de presión sonora, un elemento de la señal evoca la actividad neuronal en uno o más de los filtros selectivos de frecuencia. Cuanto más tiempo permanezca una señal dentro del rango de respuesta de un filtro, mayor será la actividad neuronal (Schnitzler & Kalko, 2001).

Señales de banda estrecha

Las señales de ecolocalización CF o las señales QCF de modulación superficial son muy adecuadas para la detección de ecos, porque activan los filtros neuronales que están sintonizados en la banda de frecuencia correspondiente durante todo el eco. Las señales de banda estrecha y larga duración, también se pueden usar para la clasificación de objetivos. Los Microquirópteros evalúan las modulaciones de amplitud y frecuencia en los ecos que surgen de los movimientos característicos del objetivo. La onda del eco que recibe el Microquiróptero está formada por un pico de amplitud corto y muy prominente, que se denomina destello acústico, que revela al insecto revoloteando. Este destello, puede ser de 20-30 dB más fuerte que un eco producido por el cuerpo del insecto. La probabilidad de

recibir ese destello depende del ciclo de trabajo de los Microquirópteros, que es el porcentaje de tiempo en el que se emiten las señales y la frecuencia del aleteo del insecto (Schnitzler & Kalko, 2001).

Las señales de banda estrecha no son buenas para localizar con precisión un objetivo, ni para medir con precisión el alcance ni los ángulos horizontales y verticales. La posición se codifica según el retraso de tiempo entre la señal emitida y su eco de retorno. Para una determinación precisa de la posición, los Microquirópteros deben determinar el instante exacto de emisión del sonido y la recepción del eco. Las señales de banda estrecha son marcadores de tiempo bastante imprecisos porque persisten dentro del filtro neuronal correspondiente durante un período prolongado, lo que disminuye la precisión de la posición. El ángulo horizontal está codificado por señales binaurales del eco y el ángulo vertical por señales de eco monoaurales. Las señales de banda estrecha, con su pequeño rango de frecuencia, activan solo unos pocos canales que entregan tales señales, reduciendo así una determinación precisa del ángulo (Schnitzler & Kalko, 2001). Los Microquirópteros que usan estas señales forrajean en ambientes con poca o ninguna presencia de obstáculos (Schnitzler et al., 2003).

Señales de banda ancha

Las señales FM con modulación pronunciada son menos adecuadas para la detección de ecos débiles. Estas señales barren rápidamente las áreas de sintonización de los filtros neuronales correspondientes, de modo que cada detector se activa poco tiempo. Las señales de banda ancha moduladas en frecuencia son adecuadas para la localización exacta del objetivo, donde la posición y el ángulo deben medirse con precisión. Las señales FM de banda ancha con modulación pronunciada activan cada filtro por un instante muy breve, produciendo los marcadores de tiempo necesarios para una determinación exacta del retraso de tiempo que codifica la posición (Schnitzler & Kalko, 2001).

Las señales moduladas con un gran ancho de banda en frecuencia también proporcionan señales espectrales que se pueden usar para la clasificación del objetivo. Características del objetivo como la textura (que afecta a la absorción del sonido a diferentes frecuencias) y la estructura de profundidad (que causa un patrón de interferencia debido a la superposición de múltiples ondas de ecos frontales) se reflejan en el espectro de ecos, codificando así la información sobre la naturaleza de un objetivo. Las señales FM de banda ancha permiten la caracterización espectral de la presa. Sin embargo, esto es cierto solo si la firma espectral de los ecos es tan específica que, independientemente del ángulo de exposición, es posible que el eco de un insecto se distinga de los ecos de desorden (Schnitzler & Kalko, 2001). Los Microquirópteros que utilizan este tipo de llamadas viven en ambientes con una densa vegetación (Schnitzler et al., 2003).

Señales CF largas con compensación de desplazamiento Doppler

Las señales CF largas, como otras señales de banda estrecha, son adecuadas para la detección de ecos débiles y menos adecuadas para la localización exacta de objetivos. En combinación con la compensación Doppler y un sistema auditivo especializado, las señales CF largas facilitan la detección y clasificación de insectos que revolotean en un entorno desordenado. Cuando los insectos baten sus alas producen un patrón rítmico de modulaciones de amplitud y frecuencia, que codifican la velocidad del batido del ala, el tamaño de esta e información específica de la especie. Los destellos acústicos del aleteo

producen picos de amplitud muy cortos y fuertes, que se producen cuando las alas están perpendiculares a las ondas sonoras incidentes. Los transmisores y receptores de los sistemas de ecolocación de los Microquirópteros que emiten señales CF están especialmente adaptados para procesar este tipo de información. Al reducir la frecuencia de emisión, compensan los cambios Doppler causados por su propio movimiento de vuelo. La frecuencia del componente CF de los ecos de los insectos se mantiene dentro de una "ventana de expectativa". Se establece una "ventana de análisis" correspondiente en el sistema auditivo mediante una cóclea especializada, con una representación de frecuencia altamente expandida en el rango de los ecos de los insectos. La fovea acústica (es el resultado de especializaciones mecánicas de la membrana basilar, es una zona de mayor sensibilidad y mayor capacidad de respuesta a las distintas frecuencias) (Ruíz, 2015) conduce a una sobrerrepresentación de neuronas con características especiales de respuesta en toda el área auditiva. Con estas adaptaciones específicas, los Microquirópteros que usan señales CF pueden discriminar el eco modulado del insecto de la superposición de ecos de desorden no modulados y clasificar los insectos de acuerdo con su patrón de modulación específico (Schnitzler & Kalko, 2001).

Detección versus compensación de localización.

Las señales de banda estrecha son buenas para la detección de objetivos, pero menos adecuadas para la localización de objetivos. Sin embargo, las señales FM de banda ancha son buenas para la localización, pero menos adecuadas para la detección. Los Microquirópteros que tienen que realizar varias tareas combinan simultáneamente elementos de los distintos tipos de señales. Las combinaciones típicas de componentes de banda ancha y banda estrecha se encuentran en FM – QCF, QCF – FM y CF – FM, y también en señales FM con pendiente variable (Schnitzler & Kalko, 2001). Estas señales son ventajosas en vegetación densa, donde es necesario identificar si la presa se mueve o está estacionaria, y si lo que se detecta es o no una presa (Schnitzler et al., 2003).

4.1.2 Zumbido o “Buzz” de caza

Un zumbido de caza es un grupo de pulsos de ecolocalización cortos y de rápida emisión, producidos por los Microquirópteros antes de la captura del insecto. Cuando detecta la presa, se aproxima a ella y conforme se va acercando disminuye el intervalo de tiempo de la emisión de los pulsos para reducir el tiempo de retorno del eco. De esta manera recibe información más detallada de la trayectoria de la presa, para poder seguirla o interceptarla (García-Rojas & López-González, 2018).

Los Microquirópteros que usan señales FM-CF para localizar una presa pueden convertir gradualmente los pulsos a FM. Al principio, estos barridos son de amplio intervalo de frecuencia o ancho de banda, pero a medida en que se acerca a la presa, los barridos FM se hacen más cortos, ya que cada vez obtiene información más detallada de la presa. Es importante tener en cuenta que los últimos pulsos del zumbido de caza emiten más pulsos por unidad de tiempo con respecto a los pulsos iniciales (Figura 11), ya que el Microquiróptero está muy cerca de su presa (García-Rojas & López-González, 2018).

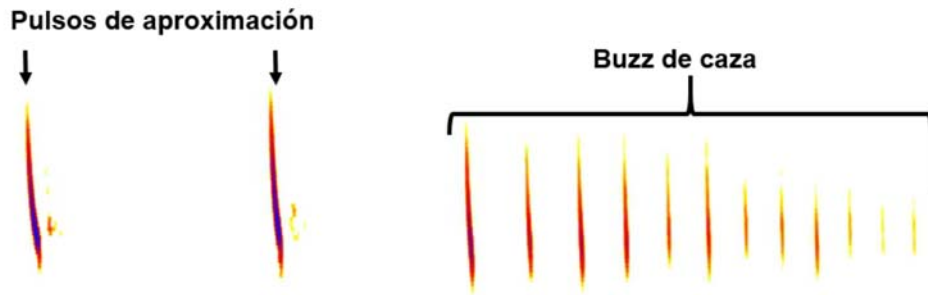


Figura 11. Representación gráfica de pulsos de aproximación, de un zumbido o “Buzz” de caza. Se logra apreciar que en la etapa de “Buzz de caza”, la frecuencia de los pulsos de ecolocalización disminuye conforme la etapa avanza (García-Rojas & López-González, 2018).

Se han catalogado tres fases principales en las llamadas de ecolocalización de los Microquirópteros insectívoros durante el proceso de persecución de presas: detección, aproximación y fase terminal. Cada fase tiene un ancho de la señal, un periodo de silencio entre pulsos (intervalo interpulso) una frecuencia característica y una duración, que cambian según la especie (Figura 12) (Palacios, 2017).

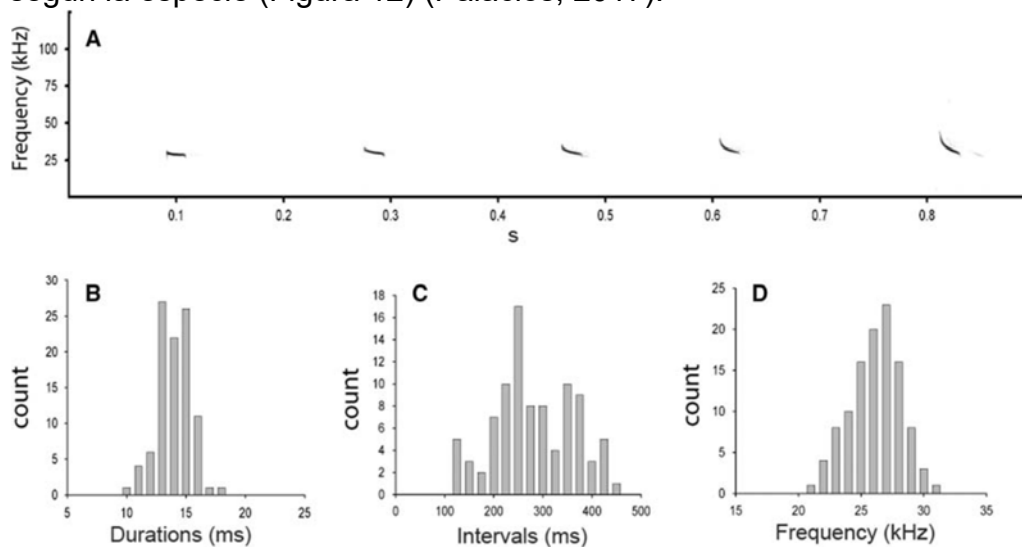


Figura 12. Llamadas de ecolocalización en la etapa de búsqueda. **A.** Muestra la duración de la llamada de ecolocalización en 900 ms. **B.** Muestra la duración de los pulsos, están en un rango de 10-18 ms. **C.** Muestra el intervalo de silencio interpulso, que está en un rango de 120-460 ms y **D.** Muestra las diferentes frecuencias en la etapa de búsqueda entre los distintos pulsos, las frecuencias están entre 21 a 33 kHz (Schwartz et al., 2007).

Fase de detección: las señales transmitidas son principalmente CF, con una frecuencia de repetición baja (cada 50-100 ms). Esto proporciona gran sensibilidad para la detección de las presas, y especialmente permite determinar con gran precisión cualquier desplazamiento Doppler producido por el batido de las alas de los insectos (Seco et al., 2006).

Fase de aproximación: El Microquiróptero reduce el componente CF y aumenta la FM, acortando temporalmente las señales, pero incrementando su frecuencia de repetición (cada 10-50 ms). En general el Microquiróptero ajusta la duración de la señal ultrasónica para que su longitud sea un poco menor que el doble de la distancia que lo separa de la presa, “llenando” todo el espacio entre ellos con sonido (Seco et al., 2006).

Fase terminal: Los pulsos FM tienen una duración corta y son muy verticales en el espectrograma, y la frecuencia de repetición es muy alta (4-7 ms), se conoce como “zumbido de alimentación”. El gran ancho de banda empleado da una alta precisión en el posicionamiento de la presa, hasta su captura con la boca o las alas del murciélago (Seco et al., 2006).

El siguiente audio contiene un “Buzz” de caza del Furipteridae *Amorphochilus schnablii*. Se puede escuchar como aumenta el número de pulsos y su velocidad para una mejor detección de la presa.

<https://bioweb.bio/faunaweb/mammaliaweb/Canto/Especie/Amorphochilus%20schnablii> consultada el 16/06/2020.

En el eco se codifica la información sobre la distancia a la que se encuentra una presa, gracias al retraso entre la emisión de la señal y la recepción del eco. Asimismo, el Microquiróptero puede calcular la velocidad de la presa por los cambios de frecuencia del eco recibido respecto a la frecuencia del sonido emitido. El eco también contiene información sobre tamaño, textura y ubicación de la presa; además el Microquiróptero puede distinguir que los ecos más intensos provienen de insectos de mayor tamaño y con mayor área alar, y determinar su ubicación gracias a la diferencia en la intensidad del eco al entrar por cada oído. El alcance de la detección depende de la frecuencia de la señal, la humedad, temperatura y el tamaño de la presa u objeto (García-Rojas & López-González, 2018).

Localización de objetivos en el espacio tridimensional a través de la ecolocalización

Los Microquirópteros pueden determinar el ángulo sobre el plano horizontal (azimut \emptyset), el ángulo de elevación (elevación Θ) y la distancia entre él y su objetivo (r), lo que les permite localizar presas en el espacio tridimensional (Figura 14 A) (Palacios, 2017).

El ángulo azimut lo calculan por la estimación de las diferencias entre las intensidades y/o tiempos de llegada de los ecos a los dos oídos. No obstante, el cálculo de la diferencia de tiempos interaural es determinante sólo a frecuencias inferiores a 1kHz, para frecuencias superiores a 1 kHz los Microquirópteros evolucionaron la capacidad de establecer la diferencia de intensidades interaural. La cabeza del Microquiróptero actúa como un obstáculo para las ondas sonoras reflejadas y produce algo similar a una sombra acústica, generando diferencias entre los niveles auditivos (Figura 14 B) (Palacios, 2017).

El ángulo de elevación. Las reflexiones de las ondas sonoras sobre la oreja crean patrones de interferencia que cambian de acuerdo con la dirección vertical del sonido. Esto permite a los murciélagos determinar cambios en el ángulo de elevación, este proceso se realiza de manera independiente en cada oído, es un proceso monoaural (Figura 14 C) (Palacios, 2017).

El cálculo de la distancia al objetivo. Las neuronas que detectan el tiempo entre la emisión del chillido y el eco se encuentran localizadas en el colículo inferior, el colículo superior y el núcleo geniculado medial. Estas neuronas tienden a responder más rápidamente a un

intervalo específico de retardo entre el chillido y el eco permitiendo al murciélago calcular de la distancia al objetivo (Figura 14 D) (Palacios, 2017).

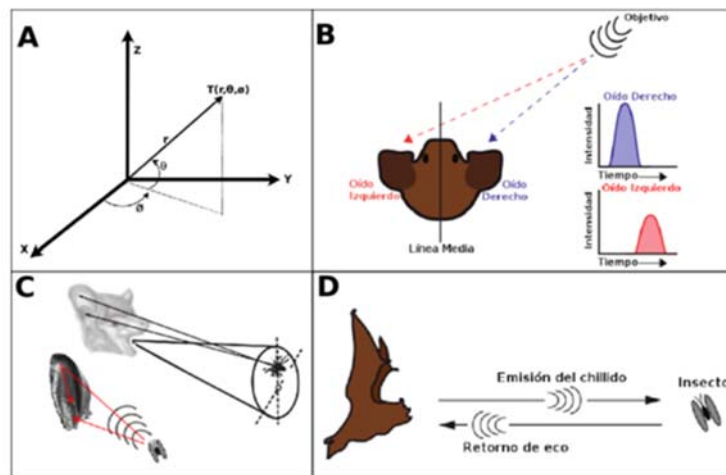


Figura 14. Esquema de localización de objetivos en el Microquiróptero. **A.** Coordenadas de un objetivo T (r , Θ , \emptyset) donde r es la distancia al objetivo, Θ es el ángulo de elevación y \emptyset es el azimut. **B.** Diferencia de intensidad interaural **C.** Reflexiones causadas por la oreja que determinan el cálculo del ángulo de elevación **D.** Esquema de la estimación de la distancia al objetivo (Palacios, 2017).

4.2 Compensación del efecto Doppler

El efecto Doppler es el fenómeno por el cual la frecuencia de ondas percibida por un observador varía respecto a la emitida cuando el foco emisor o el propio observador se desplazan uno respecto al otro.

Los Microquirópteros de las familias Rhinolophidae, Hipposideridae y algunas especies de Mormoopidae, realizan una ecolocalización denominada de “ciclo de trabajo alto” (high duty cycle), que se caracteriza por producir llamadas largas dominadas por una sola frecuencia (frecuencia constante, CF) y separadas por breves períodos de silencio, separan la frecuencia del pulso y el eco. La ecolocalización de ciclo de trabajo alto depende de la compensación del desplazamiento Doppler (Fenton et al., 2012). Por otro lado los Microquirópteros con un ciclo de trabajo bajo se caracterizan por separar el pulso y el eco en el tiempo (Davies et al., 2013).

4.2.1 Desarrollo y compensación del desplazamiento Doppler.

La compensación del desplazamiento Doppler (Figura 15) es el resultado de la suma de los comportamientos de los Microquirópteros, de sus funciones anatómicas y neurofisiológicas especializadas. Los Microquirópteros con ecolocalización de ciclo de trabajo alto usan la compensación del desplazamiento Doppler principalmente para detectar presas con aleteo (Fenton et al., 2016).

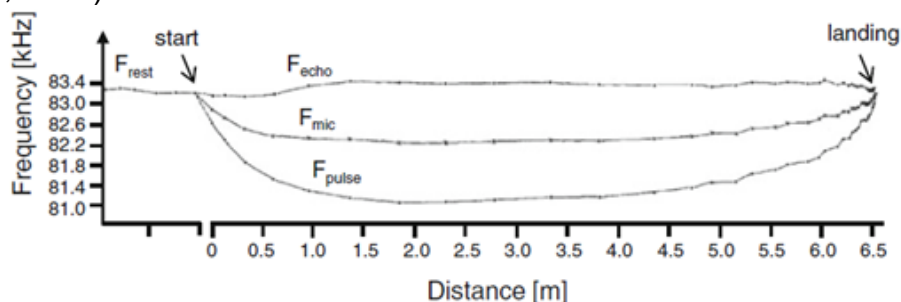


Figura 15. Compensación de desplazamiento Doppler de un Microquiróptero durante el vuelo en una cueva. Antes del vuelo, la frecuencia del pulso emitido se mantiene constante (F_{rest}). Durante el vuelo, el

Microquiróptero baja la frecuencia del pulso emitido (F_{pulse}) para que el eco de retorno (F_{echo}) permanezca constante a aproximadamente F_{rest} . F_{mic} es la frecuencia del pulso emitido detectado por el micrófono. F_{pulse} y F_{eco} se determinan en función de los valores de F_{mic} y la velocidad de vuelo del Microquiróptero medida por un detector fotoeléctrico (Fenton et al., 2016).

La caza de insectos voladores en hábitats desordenados fue una de las tareas primitivas que condujeron al desarrollo de la compensación del desplazamiento Doppler. La capacidad de extraer información de los ecos desplazados, generados por los insectos cuando están revoloteando, por el efecto Doppler puede haber permitido que los pre-murciélagos detecten y se acerquen a las presas en la vegetación densa. Esto les permitía forrajear en áreas con poca competencia de otras especies de Quirópteros sin compensación del desplazamiento Doppler (Lazure & Fenton, 2011).

Los Microquirópteros con ciclo de trabajo alto compensan los cambios Doppler que se producen en los ecos debido al vuelo, ajustando la CF en sus llamadas salientes. Esto hace que se establezca la CF en los ecos que regresan. Por la compensación del desplazamiento Doppler, la CF del eco puede mantenerse dentro del rango de la fóvea acústica, que permite un buen análisis de la frecuencia en el sistema auditivo de los Microquirópteros. También se produce una superposición del eco de retorno con el pulso emitido. Para evitar el enmascaramiento de los ecos con las llamadas salientes de larga duración, se produce la compensación del desplazamiento Doppler. Separan los componentes CF dominantes de la llamada y la frecuencia del eco (Fenton et al., 2016).

Los Microquirópteros no responden a los cambios Doppler negativos, es decir no responden a los ecos que se producen cuando una presa se aleja (Figura 16). Esta diferencia significativa en las respuestas de comportamiento entre los cambios Doppler positivos y negativos señala que la compensación del desplazamiento Doppler es más importante cuando los Microquirópteros se acercan a las presas que cuando aumenta la distancia entre el Microquiróptero y ella (Fenton et al., 2016).

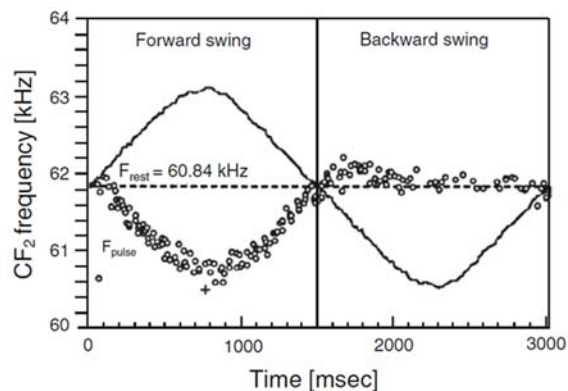


Figura 16. Cambios en el pulso CF₂ (F_{pulse}) durante los experimentos realizados en laboratorio con *Pteronotus parnellii*. La línea continua indica el desplazamiento Doppler estimado del eco CF₂ si los Microquirópteros no exhiben compensación del desplazamiento Doppler. Los Microquirópteros bajan el pulso CF₂ en el balanceo hacia adelante del péndulo, pero no compensan los ecos en el balanceo hacia atrás (Fenton et al., 2016).

4.2.2 Especializaciones auditivas de los Microquirópteros de ciclo de trabajo alto

La especialización del sistema auditivo es la característica fisiológica más notable de los Microquirópteros con un ciclo de trabajo alto. Esta especialización recibe el nombre de "fóvea auditiva" o fóvea acústica. Esta especialización es necesaria para un buen análisis de la frecuencia del componente CF, que domina los sonidos de ecolocación,

particularmente el CF_2 (La frecuencia del segundo componente de CF) utilizado en la compensación del desplazamiento Doppler (Schuller & Pollak, 1979).

La fóvea auditiva en la cóclea

Los Microquirópteros con un ciclo de trabajo alto tienen cócleas más grandes en relación con el tamaño del cráneo que las de los Microquirópteros con un ciclo de trabajo bajo (separan el pulso y el eco en el tiempo) (Davies et al., 2013).

La morfología de la membrana basilar presenta dos características: (1) está formada por cambios abruptos o discontinuidades en su grosor y ancho, para mejorar la sintonización en una banda de frecuencia estrecha (2) tiene áreas expandidas con muy pocos cambios en su morfología y con un gradiente de rigidez muy leve. Estas dos características de la membrana basilar filtran y representan el rango de frecuencias importantes para la detección del aleteo, del componente CF_2 en el eco estabilizado y de la frecuencia de referencia (Fenton et al., 2016).

La fóvea auditiva en los núcleos auditivos superiores

Las áreas foveales, cuentan con neuronas que están sintonizadas con frecuencias que están cerca de la frecuencia de referencia. Caracterizan todo el sistema auditivo de los Microquirópteros con un ciclo de trabajo alto. En el núcleo coclear, aproximadamente la mitad de todas las neuronas auditivas, están sintonizadas a frecuencias alrededor del componente CF_2 (Fenton et al., 2016).

La representación excesiva de una banda de frecuencia muy estrecha alrededor de CF_2 también caracteriza la corteza auditiva primaria, que está organizada tonotópicamente, que se refiera a la distribución de las frecuencias en la membrana basilar de la cóclea. (Fenton et al., 2016).

Los mapas de frecuencia coclear muestran que un rango de frecuencia reducida, que este alrededor de la frecuencia de referencia se expande a aproximadamente el 30% de la longitud de la membrana basilar. El área en la membrana basilar que representa la frecuencia de referencia tiene la inervación aferente más alta. El engrosamiento abrupto de la membrana basilar podría proporcionar una zona de reflexión para las ondas entrantes, permitiendo que se establezcan ondas estacionarias entre la discontinuidad de la membrana basilar y el estribo, y así se crearía un resonador pasivo y altamente sintonizado. El resonador aseguraría la alta sensibilidad y una buena afinación apical en la discontinuidad de membrana basilar y dentro de la región de frecuencia de referencia (Fenton et al., 2016).

El receptor auditivo de los Microquirópteros con un ciclo de trabajo alto es muy sensible a las frecuencias que están alrededor de la frecuencia de referencia (el eco CF_2 mantenido por compensación del desplazamiento Doppler). El receptor auditivo es sensible al eco compensado CF_2 , pero relativamente insensible al pulso CF_2 . Las neuronas que están sintonizadas con la mejor frecuencia de la fóvea auditiva facilitan la codificación de información sobre el aleteo de los insectos. Los Microquirópteros con ciclo de trabajo alto aumentan la duración del componente CF cuando detectan un objetivo que vuela, aumentando el ciclo de trabajo para obtener más información sobre aleteo en los ecos individuales o en varios ecos sucesivos. La compensación del desplazamiento Doppler es

una adaptación fisiológica y conductual única que permite la detección del aleteo como una estrategia de búsqueda de alimento (Fenton et al., 2016).

Compensación del desplazamiento Doppler por el movimiento de las orejas

Los movimientos activos de las orejas de los Microquirópteros, que se muestran en el video al que conduce el hipervínculo, son una fuente de cambios Doppler con todos los atributos necesarios para una relevancia funcional: (Yin & Müller, 2019)

<http://movie-usa.glencoesoftware.com/video/10.1073/pnas.1901120116/video-1>

Consultada el 16/06/2020.

- Los cambios producidos por el movimiento activo de las orejas sobre el efecto Doppler son mayores que el umbral de percepción informado.
- Los movimientos de las partes de la oreja que se mueven más rápido se orientan para maximizar los cambios en el efecto Doppler para los ecos que regresan de la dirección de emisión, esto indica una posible optimización evolutiva.
- Los movimientos de la oreja coincidieron con la recepción del eco.
- Las señales desplazadas por el efecto Doppler en la porción de la oreja con movimientos rápidos ingresaron al canal auditivo.
- Las firmas de desplazamiento Doppler de frecuencia de tiempo codifican la dirección del objetivo de una manera ordenada (Yin & Müller, 2019).

Los movimientos de las orejas forman parte del mecanismo de ecolocalización de los Microquirópteros de las familias Rhinolophidae e Hipposideridae. Estos movimientos mejoran el rendimiento de la detección y la navegación (Yin & Müller, 2019).

Los movimientos de las orejas provocan cambios Doppler funcionalmente relevantes en los Microquirópteros. Para que los cambios Doppler generados por las orejas tengan un papel funcional, se deben cumplir cinco condiciones necesarias: (Yin & Müller, 2019)

- Las velocidades de la superficie de la oreja deben ser lo suficientemente altas como para producir cambios Doppler que excedan el umbral de percepción del animal.
- Las direcciones de la velocidad de la superficie de la oreja y la propagación del eco deben alinearse lo suficientemente bien como para traducir las velocidades de la superficie en cambios Doppler lo suficientemente grandes.
- Deben producirse movimientos rápidos de la oreja durante la recepción del eco.
- Las ondas Doppler desplazadas desde las porciones de movimiento rápido de la superficie de la oreja deben ingresar al canal auditivo.
- Las firmas Doppler deben transmitir información sensorial útil (Yin & Müller, 2019).

Los cambios Doppler dependen de las velocidades de los movimientos de las orejas y de la orientación de los vectores de velocidad de estos movimientos con respecto a los vectores de propagación de los ecos entrantes (Figura 17.). Los cambios Doppler máximos para una determinada velocidad solo ocurren si los vectores de velocidad son paralelos a la dirección de propagación del sonido y los movimientos rápidos de la oreja deben ocurrir durante la recepción del eco (Yin & Müller, 2019).

La coincidencia espacial entre las altas velocidades de la superficie de la oreja y los pequeños ángulos entre los vectores de movimiento y de radiación del sonido son una

adaptación que maximiza los cambios Doppler resultantes de los movimientos de la oreja (Yin & Müller, 2019).

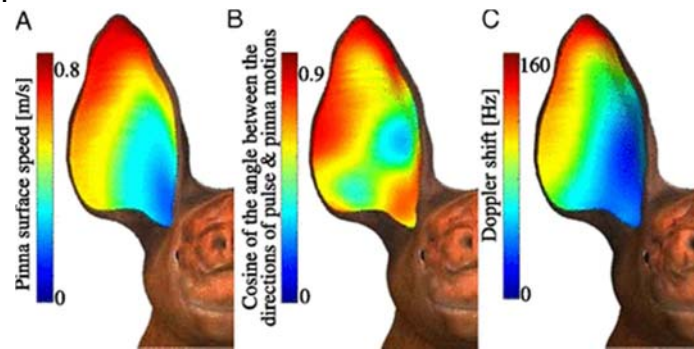


Figura 17. **A.** Distribución de las velocidades máximas que se producen en la superficie de la oreja durante su movimiento. **B.** Coseno direccional entre la velocidad de la superficie y la dirección de propagación del sonido asociada con la velocidad máxima. **C.** Estimaciones del desplazamiento Doppler basadas en A y B (Yin & Müller, 2019).

Solo la parte cercana al borde exterior de la oreja se mueve a velocidades suficientemente altas para la creación de cambios Doppler perceptibles, la velocidad de la punta de la oreja es un marcador útil del cambio Doppler máximo. El signo de los cambios Doppler depende de la dirección de los movimientos de la oreja. Los movimientos alternativos de las orejas, una oreja moviéndose hacia adelante mientras la otra se mueve hacia atrás, hace que la extensión espectral de una entrada binaural combinada podría ser aproximadamente el doble que la producida por una sola oreja en un momento dado (Yin & Müller, 2019).

Los cambios Doppler de frecuencia dependen de la dirección, estos cambios los usan para obtener información sobre la dirección de un objetivo. También son adecuadas para distinguir un gran número de direcciones de destino diferentes, incluso con relaciones señal/ruido bastante bajas, con una relación señal/ruido de 12 decibelios (dB), hasta aproximadamente 1 millón de direcciones diferentes podrían distinguirse (Yin & Müller, 2019).

Los cambios Doppler que ocurren durante la ecolocalización pueden clasificarse como generados por presas o autogenerados. Los cambios Doppler generados por las presas son útiles para identificarlas en un entorno desordenado. Los cambios Doppler generados por las presas dan lugar a adaptaciones en los Microquirópteros tanto en el diseño del pulso como en el comportamiento y desde el oído interno hasta la corteza auditiva (Yin & Müller, 2019).

Los movimientos de las orejas en los Microquirópteros podrían servir para la detección de los animales de tres maneras diferentes: por el componente rígido que reorienta el patrón del haz, por el componente lineal no rígido que cambia el patrón de haz de la oreja según su geometría o por un componente no lineal basado en el efecto Doppler (Yin & Müller, 2019).

4.2.3 La caza en los Microquirópteros con un ciclo de trabajo alto

Los Microquirópteros ecolocalizadores con un ciclo de trabajo alto cazan en un entorno desordenado. El componente CF largo les proporciona información sobre el aleteo del insecto, que será su presa. Las fluctuaciones periódicas de amplitud, frecuencia y los destellos acústicos (Figura 18), están codificadas en el componente CF del eco. Los destellos acústicos, producidos por el aleteo del insecto, los detectan fácilmente a partir de

los ecos de fondo en el entorno desordenado. Usan esta información acústica producida por los insectos voladores para detectarlos, rastrearlos y darles caza (Lazure & Fenton, 2011).

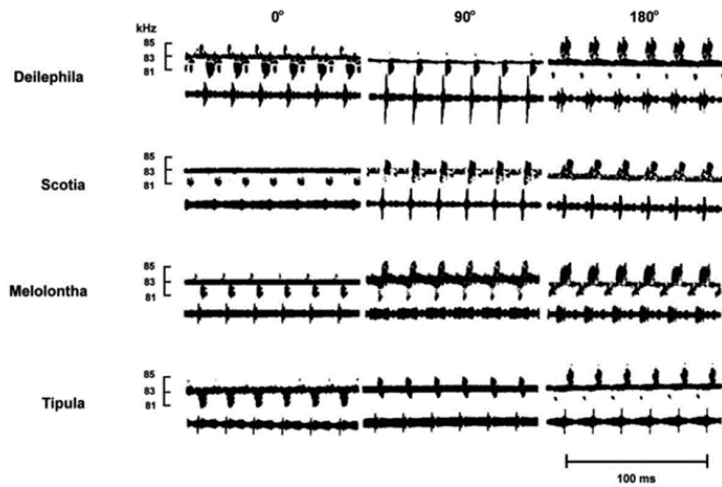


Figura 18. Espectrogramas (arriba) y oscilogramas (abajo) de destellos acústicos de frecuencia/amplitud generados por cuatro insectos con aleteo. Tiene un tono de frecuencia constante de 83 kHz, que representa el componente principal de la llamada de ecolocación de *Rhinolophus ferrumequinum*. Cada insecto se enfrenta en tres direcciones diferentes: 0 °, 90 ° y 180 °. Todos los insectos revolotean a 50 Hz, pero la estructura del destello y la estructura del eco entre los destellos son específicos de la especie y de la orientación (Fenton et al., 2016).

Al comienzo de la fase de aproximación aumentan la duración del componente CF del pulso emitido. En la secuencia de captura aumentan la duración del pulso para tener un mayor número de repeticiones temporales, para obtener información sobre insectos voladores (Fenton et al., 2016). También disminuyen la intensidad de los pulsos emitidos cuando se acercan a una presa o un obstáculo. Esto se considera una compensación de la intensidad del eco, en la que la intensidad del pulso se ajusta con respecto a la distancia a un objetivo, lo que resulta en el mantenimiento de la intensidad del eco dentro del rango de sensibilidad óptima (Hiryu et al., 2007).

Los Microquirópteros mantienen el eco CF₂ en el rango de su frecuencia de referencia dentro de la fóvea acústica. Realizan la compensación del desplazamiento Doppler para obtener información sobre el eco de sus presas. El eco de una presa en movimiento estará por encima o por debajo de la frecuencia de referencia. El Microquiróptero usa esas diferencias para percibir la dirección del vuelo de la presa, acercándose o alejándose (Fenton et al., 2016). Los cambios Doppler que se producen en los ecos de los insectos que están en movimiento, ocurren por el propio vuelo de los Microquirópteros y por los destellos acústicos causados por el aleteo de los insectos. Las telemetrías de los Microquirópteros que cazan insectos voladores han revelado destellos espectrales (Figura 19) periódicos de 1 a 1,5 kHz que se sincronizan con el aleteo. El cambio Doppler en los insectos voladores se estima como $\pm 2-3$ kHz como máximo desde la frecuencia de referencia. Esto indica que para que un análisis de la frecuencia aporte buena información sobre el aleteo es necesario que este se encuentre dentro del rango de $\pm 2-3$ kHz de la frecuencia de referencia, que cubre la fóvea acústica (Fenton et al., 2016).

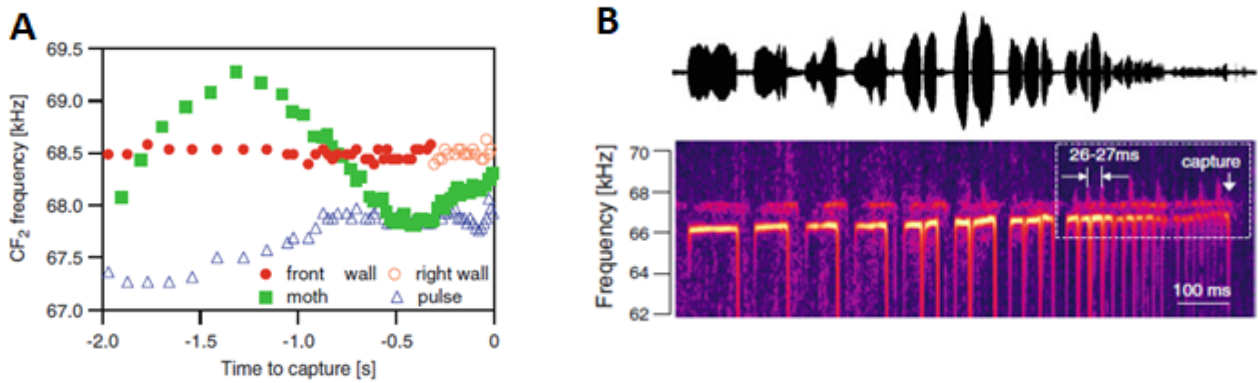


Figura 19. Comportamiento de ecolocalización del *Rhinolophus ferrumequinum nippon* buscando presas que revolotean. **A.** Cambios en los pulsos y ecos CF₂ según el tiempo para capturar polillas durante el vuelo de caza en una habitación de vuelo experimental. *Ferrumequinum nippon* compensa los ecos devueltos por la pared frontal y la pared derecha de la habitación durante el vuelo, pero no los ecos de las polillas. **B.** Secuencia de sonido grabada mientras el Microquiróptero se acerca a una polilla que revolotea para su captura; patrón de amplitud (arriba) y espectrograma (abajo). Los destellos espectrales causados por el aleteo de la polilla se pueden observar cada 26–27 ms (cuadro punteado) (Fenton et al., 2016).

4.2.4 El procesamiento de la información de aleteo en la vía auditiva

Tanto en el colículo inferior como en la corteza auditiva primaria las neuronas que procesan la información sobre el aleteo codifican con precisión los patrones de destello acústico, que son específicos de cada especie. Esto les permite identificar presas de diferentes especies con precisión. Las neuronas foveales muestran una respuesta selectiva a los parámetros específicos de la forma de la onda de modulación, de la frecuencia portadora, de la tasa de modulación y de la modulación en profundidad e intensidad (Fenton et al., 2016).

La tasa de modulación refleja las frecuencias de aleteo de los diferentes insectos. Las neuronas en la vía auditiva central responden preferentemente a un rango limitado de frecuencias de modulación. En las neuronas de la corteza auditiva primaria, se produce una sincronización de hasta 100–150 Hz, y su rango de actividad máxima está entre 40 y 70 Hz. Las neuronas en los centros auditivos superiores cubren las frecuencias de los aleteos de los insectos que los Microquirópteros prefieren como presas (Fenton et al., 2016).

En la corteza auditiva, el área de procesamiento de la señal CF, producida por la compensación del efecto Doppler y el área CF₂ están pobladas con neuronas que procesan las señales producidas por el aleteo y están aisladas según sus amplitudes de procesamiento. Esto apoya las tareas de discriminación de insectos de acuerdo con la intensidad del eco (Hiryu et al., 2008).

Las neuronas foveales a lo largo de la vía auditiva muestran preferencias por rangos de frecuencia e intensidad selectivos, así como por la profundidad y la tasa de modulación. Estas neuronas foveales pueden desempeñar un papel importante en la representación neural dinámica de los atributos de la presa, por los cambios en la posición, orientación y velocidad del Microquiróptero o su presa (Fenton et al., 2016).

5 Conclusiones

A lo largo del presente Trabajo de Fin de Grado se ha pretendido estudiar la ecolocalización en los Quirópteros, más concretamente en los Microquirópteros. Para lo cual se ha realizado una revisión bibliográfica de literatura ya existente.

En los Microquirópteros la ecolocalización es un mecanismo muy importante, ya que está involucrado en tareas de vital importancia como es planificar una trayectoria de vuelo para evitar colisiones durante el desplazamiento o para la búsqueda de alimento.

Para la ecolocalización los Microquirópteros han desarrollado adaptaciones tanto en el sistema auditivo como en la laringe. Las adaptaciones del sistema auditivo son necesarias para procesar los ecos que reciben después de haber emitido los ultrasonidos y hayan rebotado en objetos o presas. Las adaptaciones de la laringe son necesarias para la emisión de los ultrasonidos. Cabe destacar la importancia de la compensación del desplazamiento Doppler en Microquirópteros con un ciclo de trabajo alto ya que esta especialización se logra a través de especializaciones conductuales y neurofisiológicas. Los últimos estudios han avanzado considerablemente en la comprensión de este sistema particular de ecolocalización. La ecolocalización por compensación del desplazamiento Doppler se encuentra entre los temas más investigados dentro de los Microquirópteros.

Para la comprensión de la ecolocalización de los Microquirópteros es también importante tener conocimientos de física del sonido, para entender cómo actúan las ondas sonoras en las distintas situaciones.

Conclusións

O longo do presente Traballo de Fin de Grao pretendeuse estudar a ecolocalización nos Quirópteros e mais concretamente nos Microquirópteros. Para o cal se fixo unha revisión bibliográfica de literatura xa existente.

Nos Microquirópteros a ecolocalización é un mecanismo moi importante, xa que esta envolto en tarefas de vital importancia, como planificar unha traxectoria para voar evitando colisións durante o desprazamento ou para a búsqueda de alimento.

Para a ecolocalización os Microquirópteros desenrolaron adaptación tanto no sistema auditivo como na larinxe. As adaptacións do sistema auditivo son necesarias para procesar os ecos recibidos despois e haberen emitido os ultrasóns e estes rebotasen en obxectos ou presas. As adaptación da larinxe son necesarias para a emisión dos ultrasóns. Cabe destacar a importancia da compensación do efecto Doppler nos Microquirópteros con un ciclo de traballo alta da ecolocalización xa que esta especialización lograse por especializacións conductuais e neurofisiolóxicas. Os últimos estudos avanzaron considerablemente na comprensión deste sistema particular de ecolocalización. A ecolocalización por compensación do desprazamento Doppler encontrase entre os temas mais investigados dentro dos Microquirópteros.

Para a comprensión da ecolocalización nos Microquirópteros e tamén importante ter coñecementos de física do son, para entender como actúan as ondas nas diferentes situacións.

Conclusions

Throughout this Final Degree Project, the aim has been to study echolocation in Chiroptera, more specifically in Microchiroptera. For which a bibliographic review of existing literature has been carried out.

In Microchiroptera, echolocation is a very important mechanism, since it is involved in tasks of vital importance, such as planning a flight path to avoid collisions during movement or in search of food.

For echolocation, Microchiroptera have developed adaptations both in the audition system and in the larynx. Adaptations of the audition system are necessary to process the echoes they receive after the ultrasounds have been emitted and have bounced over objects or preys. Laryngeal adaptations are necessary for ultrasound emission. It is worth highlighting the importance of Doppler effect shift compensation in Microchiroptera with a high duty cycle since this specialization is achieved through behavioural and neurophysiological specializations. Recent studies have made considerable progress in understanding this particular echolocation system, being Doppler offset echolocation among the most investigated topics within Microchiroptera.

In order to understand the echolocation of Microchiroptera, it is also important to have knowledge of acoustic physics, to understand how sound waves work in different situations.

6 Bibliografía

Carter, R. T., & Adams, R. A. (2014). Ontogeny of the larynx and flight ability in Jamaican fruit bats (phyllostomidae) with considerations for the evolution of echolocation. *Anatomical Record*, 297(7), 1270–1277. <https://doi.org/10.1002/ar.22934>

Cortés-Calva, P. (2013). Editorial. *Therya*, 4(1), 9–14. <https://doi.org/10.12933/therya-13-121>

Davies, K. T. J., Maryanto, I., & Rossiter, S. J. (2013). Evolutionary origins of ultrasonic hearing and laryngeal echolocation in bats inferred from morphological analyses of the inner ear. *Frontiers in Zoology*, 10(1). <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-2>

Fenton, M. B., Faure, P. A., & Ratcliffe, J. M. (2012). Evolution of high duty cycle echolocation in bats. *Journal of Experimental Biology*, 215(17), 2935–2944. <https://doi.org/10.1242/jeb.073171>

Fenton, M. B., Grinnell, A. D., Popper, A. N., & Editors, R. R. F. (2016). *Bat Bioacoustics* (U. Richard R. Fay, Woods Hole, MA & U. Arthur N. Popper, College Park, MD (Eds.); Volumen 54). Library of Congress Control Number: 2016936785.

García-Rojas, Á., & López-González, C. (2018). Principios de acústica para la comprensión y análisis de llamados de ecolocalización en murciélagos. “Vidsupra, visión científica” Revista Vol. 10, No. 2. www.ciirdurango.ipn.mx

Gudra, T., Furmankiewicz, J., & Herm, K. (2011). Bats Sonar Calls and its Application in Sonar Systems. *Sonar Systems*. <https://doi.org/10.5772/23199>

Guixé, D., & Camprodon, J. (2018). *Manual de conservación y seguimiento de los quirópteros forestales*. <http://secemu.org/wp-content/uploads/2016/02/manual-quirópteros-WEB.pdf>

Gunnell, G. F., & Simmons, N. B. (2005). Fossil evidence and the origin of bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 12(1-2 SPEC. ISS.), 209–246. <https://doi.org/10.1007/s10914-005-6945-2>

Hiryu, S., Hagino, T., Riquimaroux, H., & Watanabe, Y. (2007). Echo-intensity compensation in echolocating bats (*Pipistrellus abramus*) during flight measured by a telemetry microphone . *The Journal of the Acoustical Society of America*, 121(3), 1749–1757. <https://doi.org/10.1121/1.2431337>

Hiryu, S., Shiori, Y., Hosokawa, T., Riquimaroux, H., & Watanabe, Y. (2008). On-board telemetry of emitted sounds from free-flying bats: Compensation for velocity and

- distance stabilizes echo frequency and amplitude. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 194(9), 841–851. <https://doi.org/10.1007/s00359-008-0355-x>
- Kadilar, C. (2017). Preface of the “advanced Statistical Methods and Applications.” *AIP Conference Proceedings*, 1863. <https://doi.org/10.1063/1.4992403>
- Lancaster, W. C., Henson, O. W., & Keating, A. W. (1995). Respiratory muscle activity in relation to vocalization in flying bats. *The Journal of Experimental Biology*, 198(Pt 1), 175–191.
- Lazure, L., & Fenton, M. B. (2011). High duty cycle echolocation and prey detection by bats. *Journal of Experimental Biology*, 214(7), 1131–1137. <https://doi.org/10.1242/jeb.048967>
- Muro, G. (2019). *Ondas ultrasónicas en el murciélago (Chiroptera)*. BIOZ Revista de Divulgación UACB. Vol. 4, Núm. 2, 16-19.
- Orozco-Lugo, L., Guillén-Servent, A., Valenzuela-Galván, D., & Arita, H. T. (2013). Descripción de los pulsos de ecolocalización de once especies de murciélagos insectívoros aéreos de una selva baja caducifolia en Morelos, México. *Therya*, 4(1), 33–46. <https://doi.org/10.12933/therya-13-103>
- Palacios, R. (2017). *Modelo computacional sensorio-motor basado en el biosonar del Murciélago Tadarida Brasiliensis*.
- Popper, A. N. (2018). *Hans Slabbekoorn Effects of Anthropogenic Noise on Animals* (Issue October). <https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8574-6>
- Ruíz, A. A. B. (2015). *Ecolocación en murciélagos en el Neotrópico*. 3(2), 54–67. <http://repositorio.unan.edu.ni/2986/1/5624.pdf>
- Schnitzle, H.-U., & Kalko, E. K. V. (2001). Echolocation by Insect-Eating Bats. *BioScience*, 51(7), 557. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0557:ebieb\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0557:ebieb]2.0.co;2)
- Schnitzler, H. U., Moss, C. F., & Denzinger, A. (2003). From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(8), 386–394. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00185-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00185-X)
- Schuller, G., & Pollak, G. (1979). Disproportionate frequency representation in the inferior colliculus of doppler-compensating Greater Horseshoe bats: Evidence for an acoustic fovea. *Journal of Comparative Physiology A*, 132(1), 47–54. <https://doi.org/10.1007/BF00617731>
- Schwartz, C., Tressler, J., Keller, H., Vanzant, M., Ezell, S., & Smotherman, M. (2007). The tiny difference between foraging and communication buzzes uttered by the Mexican free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 193(8), 853–863. <https://doi.org/10.1007/s00359-007-0237-7>
- Seco, F., Ram, A., Campo, C. De, Poveda, L., & Rey, A. (2006). *Visión ultrasónica de los murciélagos*.
- Sevilla, P. (1988). Estudio paleontológico de los Quirópteros del Cuaternario español. *Paleontología i Evolució*, 22, 113–233.

- Sevilla, P. (2006). Murcielagos Fosiles De España. *Ministerio de Medio Ambiente*, 1–10.
- Simmons, Nancy B. and Tenley Conway. 1997. Chiroptera. Bats. Version 01 January 1997. <http://tolweb.org/Chiroptera/15966/1997.01.01> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>
- Surlykke A, Kalko EKV (2008) Echolocating Bats Cry Out Loud to Detect Their Prey. *PLoS ONE* 3(4): e2036. doi:10.1371/journal.pone.0002036
- Suthers, R. A. (2004). Vocal mechanisms in birds and bats: A comparative view. *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias*, 76(2), 247–252. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652004000200009>
- Vargas, A., Amescua, L., Bernal, A., & Pineda, C. (2008). Principios Físicos Básicos del Ultrasonido, Sonoanatomía del Sistema Musculoesquelético y Artefactos Ecográficos. *Acta Ortopédica Mexicana*, 22(6), 361–373.
- Yin, X., & Müller, R. (2019). Fast-moving bat ears create informative Doppler shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116(25), 12270–12274. <https://doi.org/10.1073/pnas.1901120116>

ANEXO

Tabla 1 A. Clasificación del Suborden Megaquirópteros. Tabla de elaboración propia, con datos obtenidos de la siguiente página web: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi> (visitada el 11/06/2020)





Orden Chiroptera	
Suborden Megachiroptera	
Familia Pteropodidae	
Subfamilia Macroglossinae	Subfamilia Pteropodinae
	
<i>Macroglossus minimus.</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)	<i>Styloctenium wallacei.</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)

Tabla 2 A. Clasificación del Suborden Microquirópteros. Tabla de elaboración propia, con datos obtenidos de la siguiente página web: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi> (visitada el 11/06/2020)

Orden Quiróptera					
Suborden Microchiroptera					
Familia Emballonuridae		Familia Vespertilionidae		Familia Rhinolophidae	
Subfamilia Emballonurinae  <i>Balantiopteryx io</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)	Subfamilia Taphozous  <i>Taphozouinae nudiventris</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)	Subfamilia Miniopterinae  <i>Miniopterus maghrebensis</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)	Subfamilia Rhinolophinae  <i>Rhinolophus clyosus</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)		
Familia Phyllostomidae					
Subfamilia Brachyphyllinae  <i>Brachyphylla nana</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)	Subfamilia Glossophaginae  <i>Anoura geoffroyi</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)	Subfamilia Lonchophyllinae  <i>Platalina genovensium</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)	Subfamilia Stenodermatinae  <i>Artibeus jamaicensis</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)		
Subfamilia Carolliinae  <i>Carollia sowelli</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)	Subfamilia Desmodontinae  <i>Diphylla ecaudata</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)	Subfamilia Phyllonycterinae  <i>Phyllonycteris poeyi</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)	Subfamilia Phyllostominae  <i>Gardnercycteris crenulatum</i> (NaturaLista, Visitada el 15/04/2020)		
Familia Molossidae	Familia Mystacinidae	Familia Myzopodidae	Familia Natalidae	Familia Noctilionidae	Familia Nycteridae
Familia Mormoopidae	Familia Craseonycteridae	Familia Hipposideridae	Familia Megadermatidae	Familia Thyropteridae	Familia Furipteridae
Familia Rhinopomatidae	Familia Rhinonycteridae				

