



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA EL DESARROLLO INTEGRAL  
REGIONAL, UNIDAD OAXACA**

**Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales**

**"Respuesta conductual de murciélagos frugívoros e  
insectívoros a la iluminación artificial y estímulos  
simulados de depredación"**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:**

**MAESTRA EN CIENCIAS**

**P R E S E N T A**

**YOALLI ZÚÑIGA SOLIS**

**DIRECTORES DE TESIS**

**DRA. EDNA LETICIA GONZÁLEZ BERNAL**

**DR. JOSÉ ROBERTO SOSA LÓPEZ**

**SANTA CRUZ XOXOCOTLÁN, OAXACA, MÉXICO, NOVIEMBRE 2022**



SIP-13  
REP 2017

# INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

## ACTA DE REGISTRO DE TEMA DE TESIS Y DESIGNACIÓN DE DIRECTOR DE TESIS

Ciudad de México, 04 de noviembre 2022

El Colegio de Profesores de Posgrado de **CIIDIR UNIDAD OAXACA** en su Sesión

(Unidad Académica)

ordinaria No. 09 celebrada el día 05 del mes septiembre de 2022, conoció la solicitud presentada por la alumna:

Apellido Paterno:	Zuñiga	Apellido Materno:	Solis	Nombre (s):	Yoalli
-------------------	--------	-------------------	-------	-------------	--------

Número de registro: B 2 0 0 8 9 7

del Programa Académico de Posgrado: Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Referente al registro de su tema de tesis; acordando lo siguiente:

1.- Se designa al aspirante el tema de tesis titulado:

"Respuesta conductual de murciélagos frugívoros e insectívoros a la iluminación artificial y estímulos simulados de depredación"

Objetivo general del trabajo de tesis:

Evaluar experimentalmente el efecto de la luz artificial, la presencia de depredadores y la combinación de estos dos estímulos en la respuesta conductual (pases, vocalizaciones, actividad relativa y actividad de forrajeo) de dos gremios tróficos de murciélagos: frugívoros e insectívoros aéreos.

2.- Se designa como Directores de Tesis a los profesores:

Directora: Dra. Edna Leticia González Bernal 2° Director: Dr. José Roberto Sosa López

No aplica:

3.- El Trabajo de investigación base para el desarrollo de la tesis será elaborado por la alumna en:

En los Valles centrales de Oaxaca y en el Laboratorio de Bioacústica en el Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca.

que cuenta con los recursos e infraestructura necesarios.

4.- La interesada deberá asistir a los seminarios desarrollados en el área de adscripción del trabajo desde la fecha en que se suscribe la presente, hasta la aprobación de la versión completa de la tesis por parte de la Comisión Revisora correspondiente.

Directora de Tesis

**Dra. Edna Leticia González Bernal**  
Aspirante

**Zuñiga Solis Yoalli**

2° Director de Tesis

**Dr. José Roberto Sosa López**  
Presidente del Colegio

  
**Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez**  
INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL  
CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
UNIDAD OAXACA



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL  
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

SIP-14  
REP 2017

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Santa Cruz Xoxocotlán, Oax., siendo las 16:00 horas del día 15 del mes de 11 del 2022 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Posgrado Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR UNIDAD OAXACA) para examinar la tesis titulada:

"Respuesta conductual de murciélagos frugívoros e insectívoros a la iluminación artificial y estímulos simulados de depredación"

de la alumna:

Apellido Paterno:	Zúñiga	Apellido Materno:	Solis	Nombre (s):	Yoalli
-------------------	--------	-------------------	-------	-------------	--------

Número de registro: B 2 0 0 8 9 7

Aspirante del Programa Académico de Posgrado: Maestría en Ciencias en Conservación y

Aprovechamiento de Recursos Naturales.

Una vez que se realizó un análisis de similitud de texto, utilizando el software antiplagio, se encontró que el trabajo de tesis tiene 5% de similitud. **Se adjunta reporte de software utilizado.**

Después que esta Comisión revisó exhaustivamente el contenido, estructura, intención y ubicación de los textos de la tesis identificados como coincidentes con otros documentos, concluyó que en el presente trabajo **SI**  **NO**  **SE CONSTITUYE UN POSIBLE PLAGIO.**

**JUSTIFICACIÓN DE LA CONCLUSIÓN:** el 5% de similitud se localiza en diferentes secciones debido a frases de uso común y citas

**\*\*Es responsabilidad del alumno como autor de la tesis la verificación antiplagio, y del Director o Directores de tesis el análisis del % de similitud para establecer el riesgo o la existencia de un posible plagio.**

Finalmente, y posterior a la lectura, revisión individual, así como el análisis e intercambio de opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR**  **SUSPENDER**  **NO APROBAR**  la tesis por **UNANIMIDAD**  o **MAYORÍA**  en virtud de los motivos siguientes:  
Representa un trabajo original de de importancia para entender los efectos de la luz sobre la fauna silvestre.

COMISIÓN REVISORA DE TESIS

Dra. Edna Leticia Gonzalez Bernal  
Directora de Tesis  
Nombre completo y firma

Dr. Miguel Angel Briones Salas  
Nombre completo y firma

Dr. Marcelo Ulises Garcia Guzman  
Nombre completo y firma

Dr. José Roberto Sosa López  
2° Director de Tesis  
Nombre completo y firma

Dr. Emilio Martínez Ramírez  
Nombre completo y firma

Dr. Salvador Isidro Beltrán Jiménez  
Nombre completo y firma  
**PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES DE POSGRADO UNIDAD OAXACA**

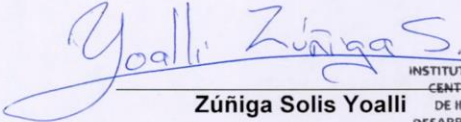



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL  
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA DE AUTORIZACIÓN DE USO DE OBRA PARA DIFUSIÓN

En la Ciudad de México el día 17 del mes de noviembre del año 2022, la que suscribe **Zúñiga Solis Yoalli** alumna del programa de **Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales** con número de registro **B200897**, adscrita al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca manifiesta que es autora intelectual del presente trabajo de tesis bajo la dirección del **Dra. Edna Leticia González Bernal y Dr. José Roberto Sosa López** y cede los derechos del trabajo intitulado **“Respuesta conductual de murciélagos frugívoros e insectívoros a la iluminación artificial y estímulos simulados de depredación”**, al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expresado de la autora y/o directores. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección de correo [yoalli28@hotmail.com](mailto:yoalli28@hotmail.com). Si el permiso se otorga, al usuario deberá dar agradecimiento correspondiente y citar la fuente de este.

  
**Zúñiga Solis Yoalli**

  
INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL  
CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACIÓN PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
UNIDAD OAXACA

## Agradecimientos

El proceso de elaboración de esta tesis ha supuesto desafíos que no hubieran sido posibles de superar si no fuera por el apoyo de numerosas personas e instituciones a quienes me gustaría dedicarles unas líneas.

A las personas que asumieron la dirección de esta tesis y sin las que no hubiera sido posible finalizarla, la Dra. Edna González y el Dr. Roberto Sosa. Gracias por su tiempo y dedicación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACyT, por otorgarme la beca número 1089183, la cual fue fundamental para la realización de este estudio y de mi formación académica.

A la M.C. Graciela González, el Dr. Miguel Briones, el Dr. Marcelo García, y el Dr. Emilio Martínez por integrar mi Comité de revisión, por su asesoría, consejo y disposición.

A mi amigo Roberto Flores, porque sin él la fase de campo habría sido imposible de cumplir. Por su compañía y soporte emocional durante todo el posgrado. Gracias, amigo.

A Irasema, Carlos Masés, Kenia y Alejo, por el apoyo y asesoría en la resolución de obstáculos de la fase de campo o gabinete.

A Miriam e Ivette, por la compañía durante esta etapa, por las risas y la amistad.

A Wil, Lupita y Chris, por su compañía en el Laboratorio, por su apoyo y soporte ante las dificultades, por su amistad.

A la Dra Cynthia por su respaldo académico, por ayudarme a crecer profesionalmente y por su calidez humana. Al Dr. Juan Carlos, que, aunque ya no está con nosotros, fue parte importante de mi formación y un ejemplo a seguir. A ambos, muchísimas gracias, son uno de los pilares por los que esta tesis y el posgrado dejaron de ser sólo un sueño.

Al Dr. Cristian Kraker, por introducirme en el mundo de los murciélagos a través de los sonidos, por su amistad y apoyo.

Al Laboratorio de Bioacústica y Ecología del Comportamiento del CIIDIR-Oaxaca por permitirme integrarme y formarme.

Al CIIDIR Unidad Oaxaca por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado.

Al Instituto Politécnico Nacional por ser mi *alma mater* y mi hogar académico por muchos años y en distintas etapas de mi vida.

A “The Macaulay Library at the Cornell Lab of Ornithology” por proporcionarme amablemente las grabaciones de las aves utilizadas para los experimentos de playback.

A los municipios y sus autoridades, donde realicé la fase de campo: Santo Tomás Jalieza, Santa Cruz Xoxocotlán, Santo Domingo Tomaltepec y Teotitlán del Valle. Por permitirme realizar el estudio en su territorio, y sobre todo a su gente amable, especialmente a Don Rafa, que fue guía y buen amigo.

Al ITVO por permitirme realizar parte del trabajo de campo, especialmente a la Dra. Ugalde por respaldarnos y acompañarnos.

A Saúl, Chimby, Daniel y Eli, por su apoyo en la distancia, por siempre brindarme momentos gratos, risas y consejo personal y profesional. Gracias por su amistad. Sigo aprendiendo mucho de ustedes.

A mi “compi” Jessica, por su amistad incondicional, por siempre apoyarme y regañarme cuando es debido. Mi admiración a ti, amiga mía.

A mi familia: Yoyis, Reily, Cristy, Mony, Pao, Montse, Lety y Edson. Porque siempre han sido mi fuerza, mi motivación, mi apoyo incondicional y mi refugio.

A Alba, mi compañía, mi cómplice, mi confidente y el motor de esta etapa, gracias por tanto cariño, paciencia y alegría.

A los murciélagos, porque al estudiarlos encontré mi motivación fundamental, mi fuente inagotable de curiosidad y amor.

*A mi familia*

## Índice general

<b>Resumen .....</b>	<b>2</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>3</b>
<b>Introducción .....</b>	<b>4</b>
<b>Objetivos.....</b>	<b>6</b>
Objetivo General.....	6
Objetivos particulares .....	6
<b>Hipótesis .....</b>	<b>6</b>
<b>Métodos.....</b>	<b>7</b>
<b>Área de estudio .....</b>	<b>7</b>
<b>Creación de estímulos acústicos .....</b>	<b>9</b>
<b>Diseño y procedimiento del experimento .....</b>	<b>9</b>
<b>Experimento en campo.....</b>	<b>11</b>
<b>Análisis acústico .....</b>	<b>11</b>
<b>Análisis de video .....</b>	<b>12</b>
<b>Análisis estadístico .....</b>	<b>13</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>14</b>
<b>Murciélagos insectívoros aéreos.....</b>	<b>14</b>
Análisis 1: Efecto de la iluminación artificial en la conducta de murciélagos .....	14
Análisis 2: Discriminación acústica de especies depredadoras vs. no depredadoras en ausencia de iluminación .....	14
Análisis 3: Efecto potenciador de la iluminación sobre la conducta de los murciélagos ante un depredador .....	15
<b>Murciélagos frugívoros.....</b>	<b>15</b>
Análisis 1: Efecto de la iluminación artificial en la conducta de murciélagos .....	15
Análisis 2: Discriminación acústica de especies depredadoras vs. no depredadoras .....	16
Análisis 3: Efecto potenciador de la iluminación sobre la conducta de los murciélagos ante un depredador .....	17
<b>Tiempo de respuesta para los murciélagos insectívoros.....</b>	<b>17</b>
<b>Tiempo de respuesta para los murciélagos frugívoros .....</b>	<b>18</b>
<b>Discusión .....</b>	<b>19</b>
<b>Conclusión .....</b>	<b>23</b>
<b>Literatura citada .....</b>	<b>23</b>
<b>Anexo.....</b>	<b>31</b>



## Índice de figuras

- Figura 1.** Localidades muestreadas en este estudio ubicadas en los Valles Centrales del estado de Oaxaca, México. Para ambos gremios de alimentación se seleccionaron localidades donde la disponibilidad de alimento incrementara las probabilidades de presencia de murciélagos. Para murciélagos del gremio insectívoro aéreo (representados con círculos negros) se seleccionaron localidades con cuerpos de agua en los Municipios de Santo Tomás Jalieza, Teotitlán del Valle y Santo Domingo Tomaltepec. Para los murciélagos del gremio frugívoro (representados con asteriscos negros) se eligieron árboles con frutos maduros de higo blanco (*Ficus insipida*) en los Municipios de Santo Tomás Jalieza y Santa Cruz Xoxocotlán.....8
- Figura 2.** Diseño experimental el cual consta de tres ensayos aplicados en tres noches consecutivas. Cada ensayo con dos tratamientos. El orden de presentación de los ensayos fue determinado usando el método de cuadrado latino.....11
- Figura 3.** Fases de ecolocalización para los murciélagos insectívoros aéreos: (a) búsqueda (pulsos de ecolocalización de patrón regular), (b) aproximación (el tiempo entre un pulso a el siguiente se acorta), (c) tren de alimentación (la frecuencia de los pulsos disminuye y la emisión de cada pulso se acelera).....12
- Figura 4.** Respuesta de los murciélagos insectívoros ante un estímulo de iluminación para (a) actividad relativa y (b) actividad de forrajeo. Barras en color gris oscuro representan los tratamientos control y en color gris claro el tratamiento de iluminación. El asterisco denota diferencias significativas (<0.05).....14
- Figura 5.** Respuesta de los murciélagos insectívoros ante un estímulo acústico de depredador para (a) actividad relativa y (b) actividad de forrajeo. Barras en color gris oscuro representan los tratamientos con controles y en color gris claro el tratamiento depredador. El asterisco denota diferencias significativas (<0.05) .....15
- Figura 6.** Respuesta de murciélagos insectívoros ante un estímulo acústico de depredador en combinación con la luz artificial para (a) actividad relativa y (b) actividad de forrajeo. Barras en color gris oscuro se representan los tratamientos control y en color gris claro el tratamiento depredador + luz. El asterisco denota diferencias significativas <0.05).....15
- Figura 7.** Respuesta de los murciélagos frugívoros ante un estímulo de iluminación para (a) número de pases y (b) número de vocalizaciones. Barras en color gris oscuro representan los tratamientos control y en color gris claro el tratamiento de iluminación. El asterisco denota diferencias significativas (<0.05).....16
- Figura 8.** Respuesta de los murciélagos frugívoros ante un estímulo de depredador para el (a) número de pases y (b) número de vocalizaciones. Barras en color gris oscuro representan los tratamientos control y en color gris claro tratamiento de depredador. El asterisco denota diferencias significativas (<0.05).....16
- Figura 9.** Respuesta de los murciélagos frugívoros ante un estímulo acústico de depredador en combinación con luz artificial para (a) número de pases y (b) número de vocalizaciones. Barras en color gris oscuro representan los tratamientos controles y en color gris claro el tratamiento depredador + iluminación. El asterisco denota diferencias significativas (<0.05).....17
- Figura 10.** Gráficas que describen la actividad vocal relativa y de forrajeo durante el periodo de experimentación. Se describe la actividad vocal relativa como respuesta a la luz artificial (a); como respuesta al estímulo acústico de depredador (b); y la interacción entre los estímulos luz artificial y depredador (c); y la actividad de forrajeo

como respuesta a la luz artificial (d); como respuesta al estímulo acústico de depredador (e); y la interacción entre los estímulos luz artificial y depredador (f). Las líneas en color naranja representan los tratamientos control y en color gris los tratamientos luz, depredador y depredador + luz.....18

**Figura 11.** Gráficas que describen el número de pases y número de vocalizaciones durante el periodo de experimentación. Se describe el número de pases como respuesta a la luz artificial (a); como respuesta al estímulo acústico de depredador (b); y la interacción entre los estímulos luz artificial y depredador (c); y el número de vocalizaciones como respuesta a la luz artificial (d); como respuesta al estímulo acústico de depredador (e); y la interacción entre los estímulos luz artificial y depredador (f). Las líneas en color azul representan los tratamientos control y en color ver-de los tratamientos luz, depredador y depredador + luz.....20

## Índice de cuadros

<b>Cuadro 1.</b> Relación de puntos de muestreo, municipio, coordenadas y fechas de muestreo en cada localidad para los dos gremios tróficos de murciélagos insectívoros aéreos y frugívoros.....	7
---	---

**"Respuesta conductual de murciélagos frugívoros e insectívoros a la iluminación artificial y estímulos simulados de depredación"**

## **Resumen**

La iluminación artificial nocturna transforma los paisajes, modificando patrones de distribución y conducta de diversos grupos de animales, afectando principalmente a grupos con hábitos nocturnos. La mayoría de las especies de murciélagos son de hábitos nocturnos, por lo que conocer el impacto que tiene la iluminación sobre este grupo animal resulta importante para su conservación. A pesar de los múltiples estudios realizados a la fecha en torno al efecto de la iluminación artificial sobre los murciélagos, no hay una única explicación aceptada sobre por qué algunas especies explotan la iluminación artificial, mientras que otras parecen evadirla. Existen por lo menos cuatro hipótesis que explican los efectos de la luz artificial en la conducta de murciélagos. Una de ellas, la hipótesis de riesgo de depredación sugiere que la iluminación artificial genera condiciones que benefician a los depredadores visuales, haciendo a los murciélagos más vulnerables a la depredación real o percibida (Rydell y Speakman, 1995). Esta hipótesis es comúnmente usada por varios autores para explicar por qué los murciélagos evaden las zonas iluminadas. Sin embargo, hasta donde se conoce, no existe ningún estudio que demuestre de manera directa un aumento de depredación de murciélagos en presencia de iluminación artificial. Incluso existe evidencia indirecta que sugiere que la presencia de depredadores, en ausencia de iluminación artificial, no aumenta las conductas anti-depredadoras de murciélagos insectívoros. La evidencia existente sugiere que las respuestas de los murciélagos a depredadores podrían depender del gremio trófico al que pertenecen. En este estudio evaluó experimentalmente las respuestas conductuales a la iluminación artificial, depredadores simulados y la combinación de estos dos estímulos en dos gremios tróficos de murciélagos: insectívoros y frugívoros. Primero se exploró experimentalmente si los murciélagos modifican su conducta (actividad vocal relativa, actividad vocal de forrajeo, número de pases y número de vocalizaciones) en presencia de iluminación artificial y si pueden discriminar entre estímulos acústicos de especies depredadoras y no depredadoras. Posteriormente se evaluó si la iluminación artificial interactúa con los estímulos vocales de depredadores. Los resultados muestran que las conductas vocales y de vuelo de los murciélagos insectívoros no fueron afectados por el estímulo acústico del depredador ni por la iluminación artificial. Por el contrario, los murciélagos frugívoros modificaron su conducta, aumentando sus emisiones vocales con la iluminación artificial y en respuesta al estímulo acústico de depredador, mientras que con la interacción de ambos estímulos hubo un aumento en el número de pases. Estos resultados apoyan la hipótesis de riesgo de depredación en los murciélagos frugívoros, pero no en los insectívoros aéreos. Este estudio ayuda a mejorar nuestros conocimientos sobre el efecto de la iluminación artificial en respuesta a estímulos de depredación en diferentes gremios tróficos de murciélagos.

**Palabras clave:** Riesgo de depredación, conducta, conducta vocal, conducta de vuelo, contaminación lumínica, estrategias antipredatorias

## **Abstract**

Artificial light transforms landscapes, modifying the distribution and behavioral patterns of various animals, affecting mainly groups with nocturnal habits. Most bat species are nocturnal, thus understanding the impact of artificial light on this group is important for its conservation. Despite the increasing number of studies conducted to date on the effect of artificial light on bats, there is not a single accepted explanation that justify why some species exploit artificial light, while others seem to avoid it. There are at least four hypotheses that explain the effects of artificial light on behavioral traits of bats. One of them, the predation risk hypothesis, suggests that artificial lighting generates conditions that benefit visual predators, making bats more vulnerable to real or perceived predation (Rydell and Speakman, 1995). This hypothesis is frequently used by various authors to explain why bats avoid illuminated areas. This hypothesis is commonly used by several authors to explain why bats avoid illuminated areas. However, as far as is known, there is no study that directly demonstrates link between an increase in bat predation in the presence of artificial light. In fact, there is indirect evidence that suggest that the presence of predators, in the absence of artificial light, does not increase the anti-predatory behaviors of insectivorous bats. Thus, the existing evidence suggest that bat responses to predators may depend on the trophic guild to which they belong. Here, experimentally evaluate the behavioral responses to artificial lighting, simulated predators, and the combination of these two stimuli in two bat trophic guilds: insectivorous and frugivorous. First, I test whether bats modify their behavior (relative vocal activity, foraging vocal activity, number of passes and number of vocalizations) in the presence of artificial light, and whether they discriminate between acoustic stimuli of predatory and non-predatory species. Then, I evaluate whether artificial light interacts with the vocal stimuli of predators. The results demonstrate that vocal and flight behaviors of insectivorous bats were not affected by the predator acoustic stimulus nor by artificial light. Conversely, frugivorous bats changed their behavior, increasing their vocal emissions with artificial light and with the predator stimulus, while the interaction of both stimuli fostered an increase in the number of passes. These results support the hypothesis of predation risk in frugivorous, but not in insectivorous bats. This study is the first to investigate the effect of artificial light at night in conjunction with a simulated predator on the behavior of fruit bats and insectivorous bats. This study shed light into the effect of artificial lighting in response to predation stimuli in different trophic guilds of bats.

**Keywords:** Predation risk, behavior, vocal behavior, flight behavior, light pollution, anti-predatory strategies

## Introducción

El ciclo natural de luz y oscuridad incide en el ritmo circadiano de una gran diversidad de grupos de animales y plantas, afectando la sobrevivencia de las especies (Fontana *et al.*, 2021; Foster y Provencio, 1999; Rich y Longcore, 2013). La modificación de los ciclos naturales de luz por la presencia de iluminación artificial altera procesos que involucran cambios en la fisiología, variación hormonal y la orientación espacial, entre otros (Foster y Provencio, 1999; Rich y Longcore, 2013). Por ejemplo, los insectos son atraídos por fuentes de luz artificial, exponiéndose a depredadores o alterando sus conductas de alimentación o apareamiento (Owens y Lewis, 2018). Al mismo tiempo, depredadores como anfibios, murciélagos y aves son atraídos a fuentes de iluminación artificial en busca de alimento (Rich y Longcore, 2013). Otro ejemplo son las crías de tortuga marina que recién eclosionan, las cuales pueden cambiar su ruta de desplazamiento dirigiéndose a las fuentes de luz artificial en lugar del mar (Thums *et al.*, 2016). Por lo tanto, entender como la iluminación artificial puede alterar comportamientos fundamentales relacionados a la supervivencia de las especies, como el forrajeo, interacciones intra e interespecíficas y de apareamiento, es importante para conocer los impactos antropogénicos en la conservación de las especies y ecosistemas.

La evidencia sugiere que la iluminación artificial afecta principalmente a especies con hábitos nocturnos (Hölker *et al.*, 2010). Un grupo especialmente vulnerable a los efectos de la iluminación artificial son los murciélagos, debido a que gran parte del ciclo de vida de varias especies ocurre en la noche (Speakman, 1995). La luz artificial afecta de manera diferente a las especies de murciélagos. En el gremio trófico de los murciélagos insectívoros aéreos, algunas especies aprovechan la acumulación de insectos atraídos por la luz artificial para alimentarse (Rydell, 1991). Por el contrario, se ha señalado que los murciélagos frugívoros no se benefician de la iluminación ya que la presencia y abundancia de su alimento no depende de este factor (Fleming, 1988; Lewanzik y Voigt, 2014). Sin embargo, algunos autores sugieren que las especies frugívoras podrían presentar alta sensibilidad a la iluminación artificial debido a que poseen ojos grandes, mayor poder de resolución y estructuras cerebrales asociadas a la visión más desarrolladas que en el gremio insectívoro (Barton *et al.*, 1995; Eklöf, 2003; Gutiérrez *et al.*, 2014). Actualmente se sabe que la respuesta de los murciélagos ante la iluminación artificial es especie-específica, la cual varía con las características de las especies y el ambiente que habitan (Ancillotto *et al.*, 2019; Haddock, 2019; Straka *et al.*, 2019).

Existen varios estudios enfocados a entender el efecto de la iluminación artificial sobre la conducta de los murciélagos. En general, se sabe que la iluminación artificial puede modificar las rutas de desplazamiento o rutas migratorias (Jones *et al.*, 1995; Rydell, 1992; Stone *et al.*, 2009) y retrasar en el tiempo de emergencia de los refugios (Boldogh *et al.*, 2007; Decoursey y Decoursey, 1964; Downs *et al.*, 2003; Duvergé *et al.*, 2000; McAney y Fairley, 1988). Específicamente, los estudios con murciélagos insectívoros e iluminación artificial sugieren que ésta genera cambios en la preferencia de presas (Cravens *et al.*, 2018), modifica la ingesta de presas (Kerbiriou

*et al.*, 2020), genera una menor tasa de crecimiento de los juveniles e incentiva el abandono definitivo de refugios (Boldogh *et al.*, 2007). En murciélagos frugívoros, se ha reportado una reducción en la búsqueda de alimento y en el éxito de alimentación ante la incidencia de luz artificial (Gutiérrez *et al.*, 2014; Lewanzik y Voigt, 2014).

A pesar de los múltiples estudios realizados a la fecha en torno al efecto de la iluminación artificial sobre los murciélagos, no hay una única explicación aceptada sobre por qué algunas especies explotan la iluminación artificial, mientras que otras parecen evadirla. Existen cuatro hipótesis, no mutuamente excluyentes, que podrían explicar estos comportamientos. La primera hipótesis sugiere que la competencia interespecífica por presas (e.g. aves u otras especies de murciélagos) incentiva el uso de nuevos nichos de alimentación promoviendo el uso de sitios con iluminación artificial para forrajear (Arlettaz *et al.* 2000; Rich y Longcore, 2013). La segunda hipótesis sugiere que los sitios con luz blanca alteran la distribución de los insectos voladores en el espacio, modificando la actividad de forrajeo de los murciélagos (Perkin *et al.*, 2014). La tercera hipótesis sugiere que existen especies de murciélagos sensibles a la luz azul, debido a que este tipo de luz posee una mayor cantidad de luz ultravioleta, la cual es potencialmente dañina para la retina de algunos murciélagos (Müller *et al.*, 2009). La última es conocida como la hipótesis de riesgo de depredación y sugiere que la luz artificial genera condiciones que benefician a los depredadores visuales (e.g. aves de presa diurnas y nocturnas), haciendo a los murciélagos más vulnerables a la depredación (Speakman, 1991). Las primeras dos aplican a murciélagos insectívoros, mientras que las últimas dos aplican para murciélagos frugívoros e insectívoros.

La hipótesis de riesgo de depredación generalmente es usada en varios estudios para explicar los efectos de la luz artificial en la conducta de murciélagos insectívoros aéreos (Barré *et al.*, 2021; Luo *et al.*, 2021; Stone *et al.*, 2009). Sin embargo, hasta donde se sabe, no existe ningún estudio que demuestre de manera directa un aumento de depredación de murciélagos en presencia de iluminación artificial. Incluso existe evidencia indirecta que sugiere que, en oscuridad, la presencia de depredadores no aumenta las conductas anti-depredadoras de murciélagos insectívoros en sitios de forrajeo y refugios (Baxter *et al.*, 2006; Elková y Zukal 2001; Kalcounis y Brigham, 1994). Por el contrario, un estudio con murciélagos frugívoros que usó una taxidermia y estímulos acústicos de un depredador (lechuza de campanario, *Tyto alba*), encontró que la tasa de dispersión de semillas se redujo significativamente en presencia de una taxidermia, pero los estímulos acústicos no fueron reconocidos como una señal que indicara riesgo (Breviglieri *et al.*, 2013). En conjunto, estos estudios sugieren que las respuestas de los murciélagos a depredadores podrían depender de la combinación del gremio trófico al que pertenecen y del riesgo de depredación.

En este estudio se evaluó experimentalmente el efecto de la iluminación artificial sobre la conducta de murciélagos, la respuesta conductual de murciélagos a la vocalización de depredadores y la combinación de estos dos estímulos en dos gremios tróficos de murciélagos: frugívoros e insectívoros. En la primera parte del estudio se exploró si los murciélagos modifican su conducta (actividad vocal relativa, actividad vocal de forrajeo, número



de pases y número de vocalizaciones) en presencia de iluminación artificial, y si pueden discriminar entre estímulos acústicos de especies depredadoras y no depredadoras. En la segunda parte del estudio se evaluó si la iluminación artificial en combinación con los estímulos vocales de depredadores (i.e., lechuza de campanario) acentúa cambios conductuales. Se espera que los murciélagos insectívoros aéreos no modifiquen su conducta en presencia de la iluminación artificial debido a que sus depredadores aéreos potenciales no cazan al vuelo; en murciélagos frugívoros se espera que modifiquen su conducta en presencia de la iluminación artificial y un depredador simulado acústicamente debido a que los depredadores potenciales cazan presas perchadas. Este estudio es el primero que busca conocer el efecto en la conducta de los murciélagos insectívoros y frugívoros que genera la iluminación artificial en conjunto con un depredador simulado. También aporta información del gremio frugívoro, del que se conoce poco en relación con la iluminación y la depredación.

## **Objetivos**

### *Objetivo General*

- Evaluar experimentalmente el efecto de la luz artificial, la presencia de depredadores y la combinación de estos dos estímulos en la respuesta conductual (pases, vocalizaciones, actividad relativa y actividad de forrajeo) de dos gremios tróficos de murciélagos: frugívoros e insectívoros aéreos.

### *Objetivos particulares*

- Evaluar el efecto de la iluminación artificial en la conducta de murciélagos.
- Evaluar si los murciélagos pueden discriminar acústicamente especies depredadoras y no depredadoras en ausencia de iluminación.
- Evaluar la respuesta de los murciélagos a la interacción entre estímulos de depredadores e iluminación artificial.

## **Hipótesis**

La iluminación artificial genera condiciones que benefician a los depredadores visuales (e.g. aves de presa diurnas y nocturnas), haciendo a los murciélagos más vulnerables a la depredación real o percibida (Rydell y Speakman, 1995).

## Métodos

### Área de estudio

El estudio se realizó en cuatro municipios localizados dentro de los Valles Centrales de Oaxaca, México, entre el 28 de abril al 31 agosto de 2022. Se eligieron 19 localidades de estudio en función al gremio trófico (Fig. 1; Tabla 1). Para los experimentos con el gremio insectívoro se eligieron 11 localidades con presencia de cuerpos de agua permanente (i.e., presas), debido a que son zonas de alimentación para este gremio. Para los murciélagos frugívoros se eligieron ocho localidades con árboles de higo blanco (*Ficus insipida*), los cuales fueron monitoreados constantemente para detectar árboles con frutos maduros, debido a que son zonas de alimentación para este gremio. Sólo se consideraron árboles que en la parte basal de la copa tuvieran una longitud de al menos 13 metros. Todas las localidades muestreadas se encontraron en bajos valores de iluminación (radiancia): insectívoros  $\bar{X} = 0.55 \pm 1.2$ , rango: 0–3.9 (mcd/m<sup>2</sup>); frugívoros  $\bar{X} = 6.83 \pm 4.1$ , rango: 1.4–11.7 (mcd/m<sup>2</sup>); tomado de la plataforma Light Pollution Map; Falchi *et al.*, 2016); y con condiciones ambientales similares: temperatura media anual  $\bar{X} = 19.8 \pm 0.86$ , rango: 17.8 - 20.7 °C; precipitación media anual  $\bar{X} = 660.9 \pm 43.1$ , rango: 539.5 - 693.1 mm (Anexo Tabla S1).

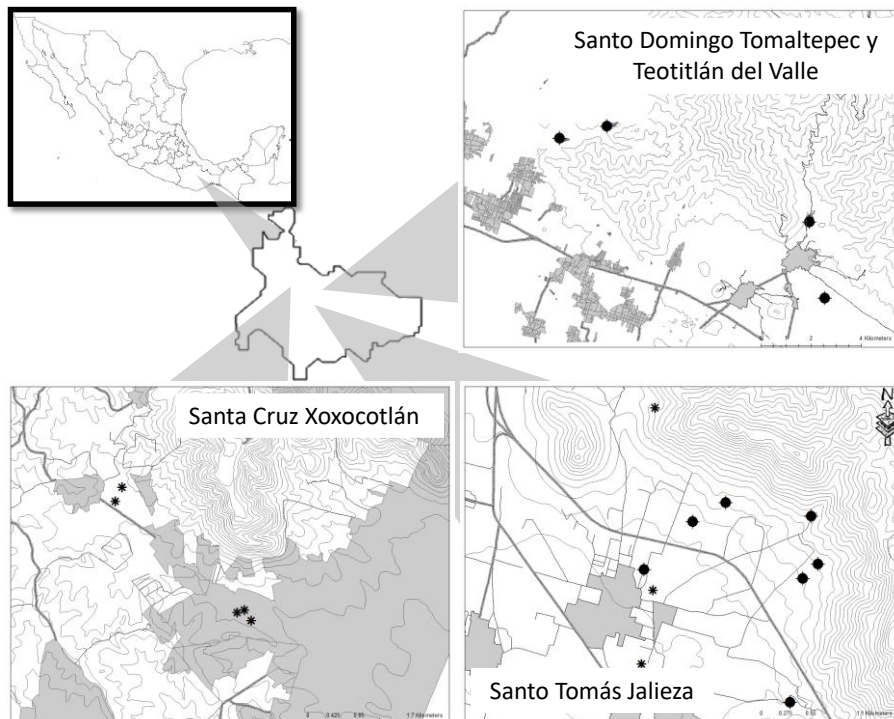
**Cuadro 1.** Relación de puntos de muestreo, municipio, coordenadas y fechas de muestreo en cada localidad para los gremios tróficos de murciélagos insectívoros aéreos y frugívoros.

Id Localidad	Gremio Trófico	Coordenadas	Localidad	Fecha de muestreo	Tipo de vegetación <sup>a</sup>
1	Insectívoro	16°51'13.5"N 96°38'59.9"W	Santo Tomás Jalieza	25-27 mayo	Vegetación secundaria arbustiva de bosque de encino
2	Insectívoro	16°50'56.2"N 96°38'57.7"W	Santo Tomás Jalieza	2-4 junio	Pastizal inducido
3	Insectívoro	16°50'51.0"N 96°39'03.5"W	Santo Tomás Jalieza	23, 24 y 27 junio	Pastizal inducido
4	Insectívoro	16°50'54.9"N 96°40'03.3"W	Santo Tomás Jalieza	23, 24 y 27 junio	Agricultura de temporal anual
5	Insectívoro	16°51'12.1"N 96°39'44.6"W	Santo Tomás Jalieza	28-30 junio	Pastizal inducido
6	Insectívoro	16°51'18.8"N 96°39'32.2"W	Santo Tomás Jalieza	28-30 junio	Pastizal inducido
7	Insectívoro	16°50'06.2"N 96°39'08.7"W	Santo Tomás Jalieza	28-30 junio	Pastizal inducido
8	Insectívoro	17°02'31.8"N 96°30'54.0"W	Teotitlán del Valle	2-4 julio	Pastizal inducido
9	Insectívoro	17°00'53.0"N 96°30'35.1"W	Teotitlán del Valle	2-4 julio	Agricultura de temporal anual

–Efecto de la iluminación artificial y depredación en la conducta de murciélagos–

10	Insectívoro	17°04'24.5"N 96°36'30.1"W	Santo Domingo Tomaltepec	27-29 julio	Vegetación secundaria arbórea de bosque de encino
11	Insectívoro	17°04'39.5"N 96°35'25.8"W	Santo Domingo Tomaltepec	27-29 julio	Agricultura de riego anual y semiperene
1	Frugívoro	16°50'47.4"N 96°39'60.0"W	Santo Tomás Jalieza	28-30 abril	Asentamiento humano
2	Frugívoro	17°01'10.5" N 96°45'52.9"W	Santa Cruz Xoxocotlán	4- 6 mayo	Agricultura de riego anual y semipermanente
3	Frugívoro	16°50'20.6"N 96°40'04.6"W	Santo Tomás Jalieza	25-27 mayo	Agricultura de temporal anual
4	Frugívoro	16°50'32.7"N 96°39'58.4"W	Santo Tomás Jalieza	2- 4 junio	Asentamiento humano
5	Frugívoro	17°01'16.2"N 96°45'56.8"W	Santa Cruz Xoxocotlán	1- 3 agosto	Agricultura de riego anual y semipermanente
6	Frugívoro	17°01'14.9"N 96°46'00.9"W	Santa Cruz Xoxocotlán	1- 3 agosto	Agricultura de riego anual y semipermanente
7	Frugívoro	17°02'23.1"N 96°47'04.8"W	Santa. Cruz Xoxocotlán	22, 27, 31 agosto	Asentamiento humano
8	Frugívoro	17°02'15.6"N 96°47'08.8"W	Santa Cruz Xoxocotlán	22, 27, 31 agosto	Agricultura de riego anual y semipermanente

<sup>a</sup> Los tipos de vegetación fueron obtenidos de INEGI, 2014



**Figura 1.** Localidades muestreadas en este estudio ubicadas en los Valles Centrales del estado de Oaxaca, México. Para ambos gremios de alimentación se seleccionaron localidades donde la disponibilidad de alimento incrementara las probabilidades de presencia de murciélagos. Para murciélagos del gremio insectívoro aéreo (representados con círculos negros) se seleccionaron localidades con cuerpos de agua en los Municipios de Santo Tomás Jalieza, Teotitlán del Valle y Santo Domingo Tomaltepec. Para los murciélagos del gremio frugívoro (representados con asteriscos negros) se eligieron árboles con frutos maduros de higo blanco (*Ficus insipida*) en los Municipios de Santo Tomás Jalieza y Santa Cruz Xoxocotlán.

## **Creación de estímulos acústicos**

Para los experimentos se generaron dos tipos de estímulos acústicos: vocalizaciones de especie depredadora y vocalizaciones de especie no depredadora como control. Para los estímulos de especie depredadora se eligieron vocalizaciones de la lechuza de campanario (*Tyto alba*). La evidencia disponible sugiere que el 65.9% de la dieta de esta ave rapaz nocturna está compuesta por distintas especies de murciélagos neotropicales y que el consumo de murciélagos es mayor en las zonas urbanas que rurales (Hernández-Muñoz y Mancina, 2011; Romano *et al.*, 2002). Además, el género *Tyto* es cosmopolita con alta adaptabilidad a ecosistemas perturbados (Marcos-Pérez, 2015). Para los estímulos de especie no depredadora se usaron vocalizaciones del chotacabras tucuchillo (*Antrostomus ridgwayi*). Esta especie es nocturna y se alimenta exclusivamente de insectos con distribución en los Valles Centrales de Oaxaca. Además, es una especie común en sitios perturbados por el hombre, como ciudades o zonas suburbanas (Pineda-López y Malagamba- Rubio, 2009). Las grabaciones con las que se generaron los estímulos fueron provistas por Macaulay de Cornell Lab of Ornithology (Anexo Tabla S2).

Para generar los estímulos acústicos, se extrajeron vocalizaciones de 17 grabaciones de lechuza de campanario y 17 grabaciones de chotacabras tucuchillo (Anexo Tabla S2). Se seleccionaron grabaciones de vocalizaciones con una alta relación señal-ruido y en las que no se superpusieran vocalizaciones de otros individuos o especies, preferentemente realizadas en México. Como resultado se obtuvieron 11 vocalizaciones de lechuza de campanario y 11 de chotacabras tucuchillo. Para los llamados de la lechuza de campanario se usaron filtros de paso alto y bajo a 1.5kHz y a 14kHz, respectivamente; mientras que para las vocalizaciones de chotacabras tucuchillo se usaron filtros de paso alto y bajo de 11kHz y 3.7kHz, respectivamente. Todas las grabaciones fueron normalizadas a -1dB. Se generó un estímulo por vocalización. En cada estímulo se repitió la vocalización a una tasa de ocho vocalizaciones por minuto, simulando la tasa de vocalización natural de la lechuza de campanario (YZS observaciones personales). Todos los estímulos fueron guardados en formato WAV y editados en el software Audacity (v3.1.1).

## **Diseño y procedimiento del experimento**

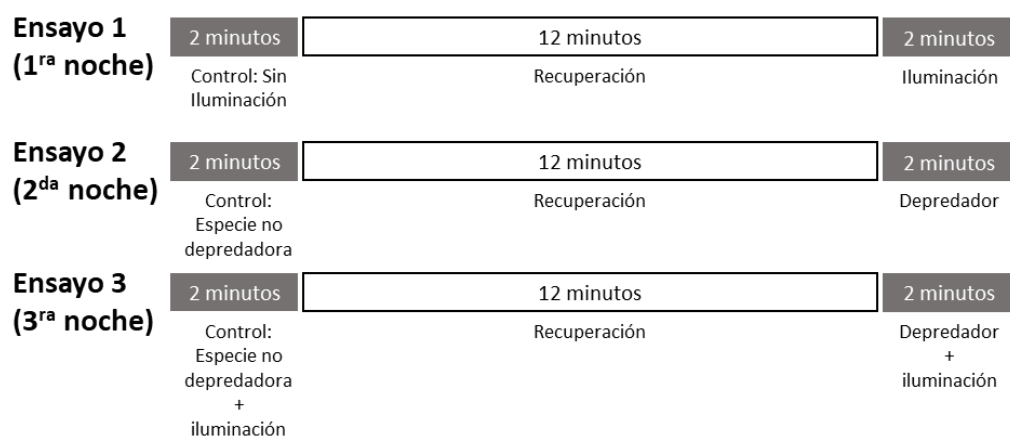
Para estudiar las respuestas conductuales de los murciélagos a estímulos acústicos de depredador e iluminación se generaron tres ensayos, cada ensayo compuesto por dos tratamientos (estímulo experimental y control). En el primer ensayo se compararon las respuestas conductuales a la iluminación artificial usando el tratamiento de presencia de iluminación vs. ausencia de iluminación como control. En el segundo ensayo se evaluó si los murciélagos discriminan entre vocalizaciones de especie depredadora y no depredadores. Se usaron estímulos acústicos de depredador vs. estímulos acústicos de especie no depredadora como control. Ambos tratamientos se aplicaron en ausencia de iluminación artificial. En el tercer ensayo se analizó si la luz potencia la respuesta de

los murciélagos ante la presencia acústica de un depredador. Se usaron estímulos de especie depredadora vs. estímulos de especies no depredadora como control, ambos en presencia de iluminación artificial.

En todos los experimentos se realizaron grabaciones de audio y video para evaluar la respuesta del comportamiento vocal y físico (vuelo). Las variables vocales fueron: número de vocalizaciones, actividad relativa y actividad de forrajeo; mientras que la variable física fue el número de pases. Para las grabaciones acústicas se utilizó una unidad de grabación autónoma (UGA; marca Wildlife Acoustics, modelo Song Meter SM3 Bat), con dos micrófonos con el fin de grabar un mayor rango de frecuencias acústicas (micrófono ultrasónico modelo SMM-U1, rango de frecuencia: 8 kHz a 192 kHz; y micrófono modelo SMM-A, rango de frecuencia: 150 Hz a 20 kHz, ambos marca Wildlife Acoustics). Para reproducir los estímulos acústicos se usó una bocina inalámbrica (marca FoxPro; modelo Crossfire). El estímulo de iluminación artificial se generó usando un reflector LED solar (modelo RIN-05, marca Megaluz; 100 W, 8000 lúmenes y 6500K, luz fría). Todos los experimentos fueron video grabados usando una videocámara infrarroja (modelo Cybershot DSC-V3; marca Sony) y una lámpara infrarroja externa (modelo BI18; marca Tendelux).

Para los experimentos con los murciélagos frugívoros la UGA se instaló en la base del tronco de cada árbol con ambos micrófonos apuntando a la copa del árbol. La bocina se colocó a un costado del tronco del árbol sobre un estadal a 3 metros de altura, mientras que el reflector LED se colocó sobre un estadal a 1.5 metros de altura y a una distancia de trece metros de la base del tronco. La videocámara se colocó a 13 metros de distancia de la base del tronco del árbol, mientras que la lámpara infrarroja externa se instaló a diez metros de distancia, ambos fueron instalados sobre tripies a 1.5 metros de altura, con lo que se obtuvo aproximadamente el mismo encuadre y la misma distancia focal en todos los experimentos. Para los experimentos con los murciélagos insectívoros la UGA se instaló a cinco metros de la orilla del cuerpo de agua apuntando en un ángulo de 45° para evitar que la vegetación u otros objetos a su paso bloqueen las vocalizaciones de los murciélagos. La bocina se colocó sobre un estadal a dos metros de altura, mientras que el reflector LED se colocó sobre un estadal a tres metros de altura y a una distancia de siete metros de distancia del cuerpo de agua. La videocámara se colocó a siete metros de distancia de la orilla del cuerpo de agua, mientras que la lámpara infrarroja externa se instaló a cinco metros de distancia, ambos fueron instalados sobre tripies a 1.5 metros de altura, con lo que se obtuvo aproximadamente el mismo encuadre y la misma distancia focal en todos los experimentos.

Los experimentos consistieron en tres ensayos, que fueron aplicados en distintos días, pero consecutivos, procurando realizarlos a la misma hora del día. El orden de presentación de los ensayos se hizo siguiendo el diseño de cuadrado latino, el cual consiste en una matriz que combina y da un orden definido a la presentación de los ensayos por día, permitiendo que todos los ensayos ocurran con una frecuencia similar entre los tres días del experimento (Grant, 1948; Fig. 2).



**Figura 2.** Diseño experimental el cual consta de tres ensayos aplicados en tres noches consecutivas. Cada ensayo con dos tratamientos. El orden de presentación de los ensayos fue determinado usando el método de cuadrado latino.

### Experimento en campo

El trabajo de campo en cada localidad se realizó mensualmente durante los 15 días de menor iluminación lunar, debido a que una alta iluminación lunar está relacionado a una disminución en la actividad de los murciélagos (Lang *et al.*, 2006). Para elegir las noches en las que se llevaron a cabo los experimentos se tomó en cuenta la fecha de luna nueva como fecha central y se consideraron los siete días anteriores y posteriores. No se realizaron experimentos en caso de precipitación (Kusch *et al.* 2004). Los experimentos se realizaron desde el atardecer astronómico y hasta tres horas después, aproximadamente entre las 20:30 h y las 23:30 h (siguiendo a Estrada-Villegas *et al.*, 2010; Neuweiler, 2000).

El equipo se montó media hora antes del atardecer. Cada ensayo se inició aproximadamente a la misma hora las tres noches de duración de la prueba. Un minuto antes de comenzar con el estímulo control de cada ensayo, se inició la grabación con la videocámara infrarroja con la unidad de grabación autónoma. Cada ensayo tuvo una duración total de 18 minutos, la cual constó de dos minutos de estímulos (control) seguidos por 12 minutos de recuperación, en donde no se presentaron estímulos ni se tomaron mediciones conductuales, seguido de dos minutos de estímulos (tratamiento), en donde se pusieron a prueba los supuestos (Fig. 4). Durante todo el desarrollo de las pruebas, dos observadores permanecieron a una distancia de 10 metros de la videogradora para supervisar y cronometrar el desarrollo sin intervención.

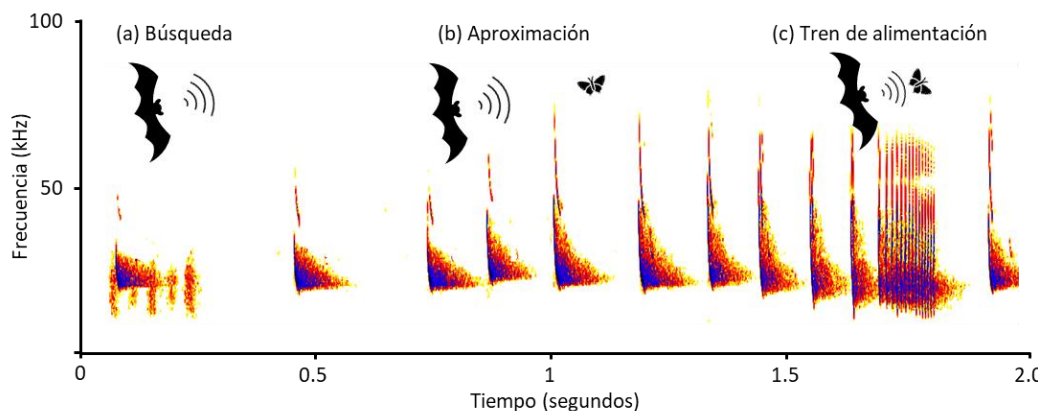
### Análisis acústico

A partir de las grabaciones de audio obtenidas para el gremio de murciélagos insectívoros, se calculó la actividad vocal tomando como base el índice de actividad (IA), la cual es una medida para datos acústicos de actividad de murciélagos que se basa en la ausencia/presencia de la ocurrencia de los pulsos o señales acústicas emitidas por los murciélagos durante un intervalo de tiempo (Miller, 2009; Fig 3a). La actividad relativa es la medida del

porcentaje de actividad vocal de los murciélagos en el tiempo de muestreo, se calcula con  $(AI \cdot 100) / \text{total de intervalos de tiempo en el muestreo}$ . Para fines de este estudio, se consideró como actividad relativa a la suma total de los bloques o intervalos de diez segundos que contuvieran pulsos de especies (grabaciones con al menos dos pulsos sucesivos de ecolocalización).

La tasa de forrajeo (TF) se refiere a la medida del tiempo de actividad total que fue invertido por los murciélagos en la búsqueda y alimentación efectiva. Para calcularlo, se identifican los bloques o intervalos de tiempo en la grabación que contengan trenes de alimentación (Fig. 3c). La actividad de forrajeo se refiere a la medida del porcentaje de tiempo total que invirtieron los murciélagos en su alimentación con respecto al tiempo total de actividad, se calcula como  $(TF \cdot 100) / AI$ . Para fines de este estudio se consideró como actividad de forrajeo a la suma total de los bloques o intervalos de diez segundos que contuvieran trenes de alimentación.

Para los murciélagos frugívoros la variable número de vocalizaciones se estimó haciendo el conteo del número de pulsos en las grabaciones obtenidas con la unidad de grabación autónoma, estos pulsos se caracterizan por ser cortos, de baja frecuencia, de banda ancha con múltiples armónicos y de frecuencia modulada. Para identificar los pulsos en las grabaciones, se comparó con la literatura de referencias (Jennings *et al.* 2004; Simmons, 2004; Yoh *et al.*, 2020). Para fines de este estudio se consideró como número de vocalizaciones a la suma total de los pulsos de murciélagos del gremio frugívoro durante los dos minutos de cada tratamiento y control. Todos los análisis acústicos fueron realizados en el software Batsound (ver. 3.31, Batsound standard Sound analysis de Pettersson Elektronik AB).



**Figura 3.** Fases de ecolocalización para los murciélagos insectívoros aéreos: (a) búsqueda (pulsos de ecolocalización de patrón regular), (b) aproximación (el tiempo entre un pulso a el siguiente se acorta), (c) tren de alimentación (la frecuencia de los pulsos disminuye y la emisión de cada pulso se acelera).

### Análisis de video

Para calcular el número de pases se usaron las videograbaciones de los experimentos. Se consideró un pase como el movimiento del murciélago en el encuadre, desde que se percibe el movimiento de vuelo y hasta que el

individuo se percha, o bien, hasta que sale del área de encuadre. La variable número de pases se calculó como la suma total de pases de murciélagos durante el tiempo de control o tratamiento. El análisis de video se realizó en el software DaVinci Resolve (ver. 18, de Blackmagic Design), donde se modificaron los valores de iluminación y brillo, y se realizó el conteo cuadro por cuadro.

### **Análisis estadístico**

Para determinar si existe un efecto de la luz, estímulo de depredador y la interacción entre ambos factores sobre el comportamiento de los murciélagos frugívoros (pases y vocalizaciones) y de los murciélagos insectívoros aéreos (actividad relativa y actividad de forrajeo) se utilizaron pruebas de T pareada. Esta prueba estadística cuenta con dos supuestos: que no existan datos atípicos y que la distribución de los datos sea aproximada a la normalidad (Jennings *et al.*, 2002). Las variables dependientes fueron número de pases y número de vocalizaciones para murciélagos frugívoros, y actividad relativa y de forrajeo para murciélagos insectívoros. En el primer análisis se compararon las respuestas de los murciélagos durante ausencia de iluminación artificial vs. presencia de iluminación artificial. En el segundo análisis se compararon las respuestas de los murciélagos durante estímulos vocales de especies no depredadoras vs. especies depredadoras en ausencia de iluminación artificial. En el tercer análisis se compararon las respuestas de los murciélagos durante estímulos vocales de especies no depredadoras vs. especies depredadoras en presencia de iluminación artificial.

Para el gremio insectívoro, todas las variables cumplieron con los supuestos (i.e., ausencia de datos atípicos y distribución aproximada a la normalidad), excepto para la variable actividad relativa en el segundo y tercer análisis, donde no cumplieron con el supuesto de ausencia de datos atípicos. En el caso del segundo análisis, se modificaron los valores atípicos por valores menos extremos. Para el caso del tercer análisis, se realizaron las pruebas con y sin los casos que contenían los valores atípicos, en ambos casos los resultados fueron no significativos y se optó por mantener los valores atípicos en los análisis finales (Benhadi-Marín, 2018; Sullivan, 2021). En el caso de murciélagos frugívoros, todas las variables cumplieron con los supuestos (i.e., ausencia de datos atípicos y distribución aproximada a la normalidad), a excepción del número de vocalizaciones del primer análisis, el cual no cumplió con el supuesto de ausencia de datos atípicos. Se modificó el valor atípico por valores menos extremos (Benhadi-Marín, 2018; Sullivan, 2021).

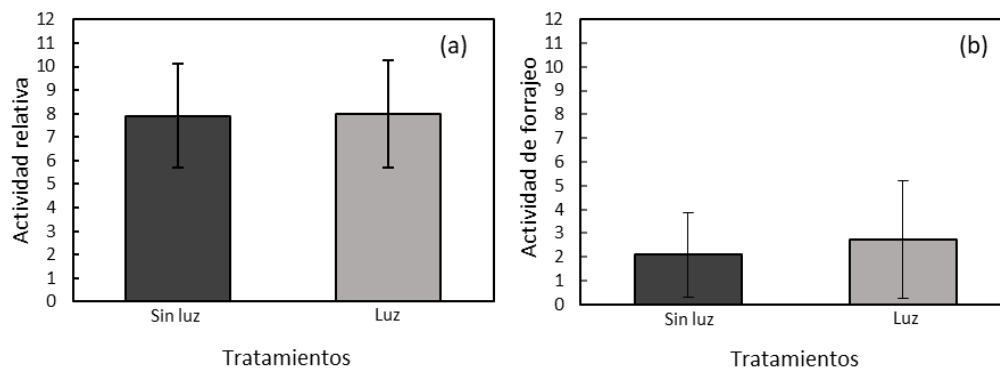


## Resultados

### Murciélagos insectívoros aéreos

#### Análisis 1: Efecto de la iluminación artificial en la conducta de murciélagos

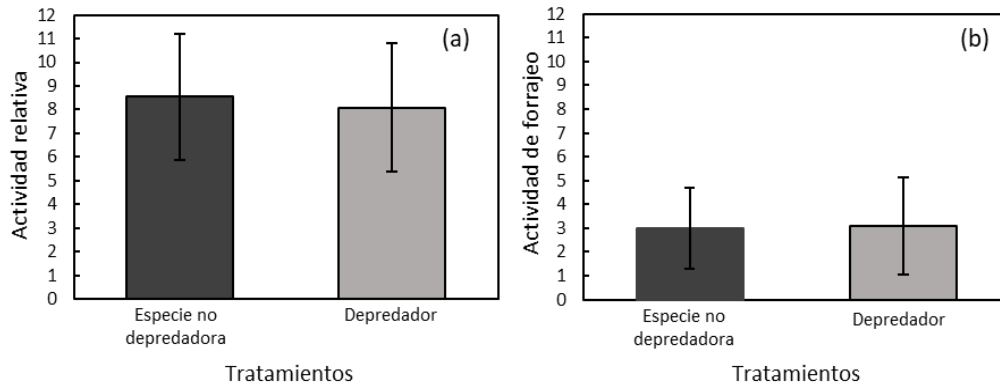
Los murciélagos insectívoros no presentaron una mayor actividad relativa cuando fueron expuestos al estímulo de iluminación artificial en comparación a un control (con iluminación:  $\bar{X} = 8 \pm 3.79$ ; sin iluminación:  $\bar{X} = 7.91 \pm 3.64$ ; IC del 95 %: -2.55 a 2.73;  $t_{10} = 0.07$ ,  $p = 0.94$ ; Fig. 4a). De la misma forma, la actividad de forrajeo que llevaron a cabo los murciélagos no cambió ante la iluminación artificial (con iluminación:  $\bar{X} = 2.73 \pm 4.13$ ; sin iluminación:  $\bar{X} = 2.1 \pm 2.95$ ; IC del 95 %: -0.84 a 2.11;  $t_{10} = 0.96$ ,  $p = 0.36$ ; Fig. 4b).



**Figura 4.** Respuesta de los murciélagos insectívoros ante un estímulo de iluminación para (a) actividad relativa y (b) actividad de forrajeo. Barras en color gris oscuro representan los tratamientos control y en color gris claro el tratamiento de iluminación. El asterisco denota diferencias significativas ( $<0.05$ ).

#### Análisis 2: Discriminación acústica de especies depredadoras vs. no depredadoras en ausencia de iluminación

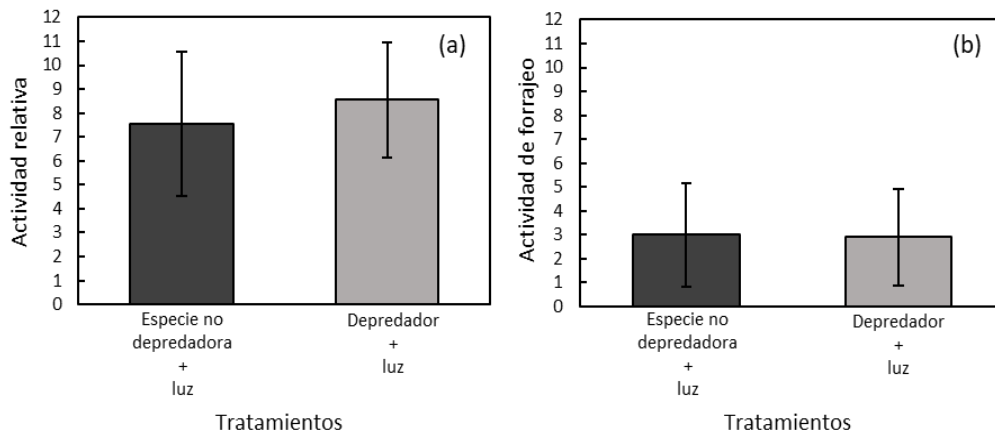
Los murciélagos insectívoros no presentaron una mayor actividad relativa cuando fueron expuestos a un estímulo acústico de depredador en comparación a un control (estímulo de especie no depredadora) (depredador:  $\bar{X} = 8.1 \pm 4.49$ ; especie no depredadora:  $\bar{X} = 8.55 \pm 4.4$ ; IC del 95 %: -4.07 a 3.17;  $t_{10} = -0.28$ ,  $p = 0.785$ ; 5a), ni cambió la actividad de forrajeo ante los mismos estímulos (depredador:  $\bar{X} = 3.1 \pm 3.39$ ; especie no depredadora:  $\bar{X} = 3 \pm 2.8$ ; IC del 95 %: -0.097 a 1.15;  $t_{10} = 0.19$ ,  $p = 0.85$ ; Fig. 5b).



**Figura 5.** Respuesta de los murciélagos insectívoros ante un estímulo acústico de depredador para (a) actividad re-latva y (b) actividad de forrajeo. Barras en color gris oscuro representan los tratamientos con controles y en color gris claro el tratamiento depredador. El asterisco denota diferencias significativas ( $<0.05$ ).

### Análisis 3: Efecto potenciador de la iluminación sobre la conducta de los murciélagos ante un depredador

Los murciélagos insectívoros no presentaron una mayor actividad relativa cuando fueron expuestos a un estímulo de depredador en conjunto con la iluminación en comparación a un control (estímulo de una especie no depredadora en conjunto con iluminación) (depredador + luz:  $\bar{X} = 8.55 \pm 3.98$ ; especie no depredadora + luz:  $\bar{X} = 7.55 \pm 4.97$ ; IC del 95 %: -0.85 a 2.85;  $t_{10} = 1.2$ ,  $p = 0.26$ ; Fig. 6a), ni un cambio en la actividad de forrajeo ante los mismos estímulos (depredador + luz:  $\bar{X} = 2.91 \pm 3.33$ ; especie no depredadora + luz:  $\bar{X} = 3 \pm 3.58$ ; IC del 95 %: -1.72 a 1.54;  $t_{10} = -0.124$ ,  $p = 0.9$ ; Fig. 6b).



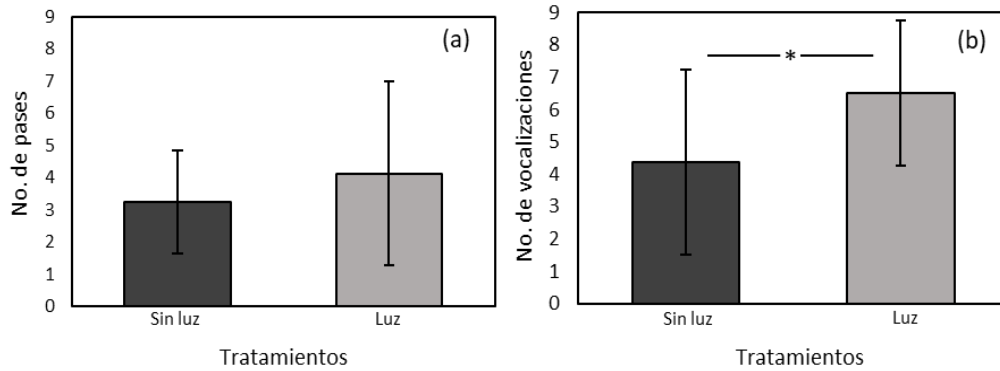
**Figura 6.** Respuesta de murciélagos insectívoros ante un estímulo acústico de depredador en combinación con la luz artificial para (a) actividad relativa y (b) actividad de forrajeo. Barras en color gris oscuro se representan los tratamientos control y en color gris claro el tratamiento depredador + luz. El asterisco denota diferencias significativas ( $<0.05$ ).

## Murciélagos frugívoros

### Análisis 1: Efecto de la iluminación artificial en la conducta de murciélagos

Los murciélagos frugívoros no presentaron un mayor número de pases cuando fueron expuestos al estímulo de la iluminación artificial en comparación al control (con iluminación:  $\bar{X} = 4.13 \pm 4.1$ ; sin iluminación:  $\bar{X} = 3.25 \pm$

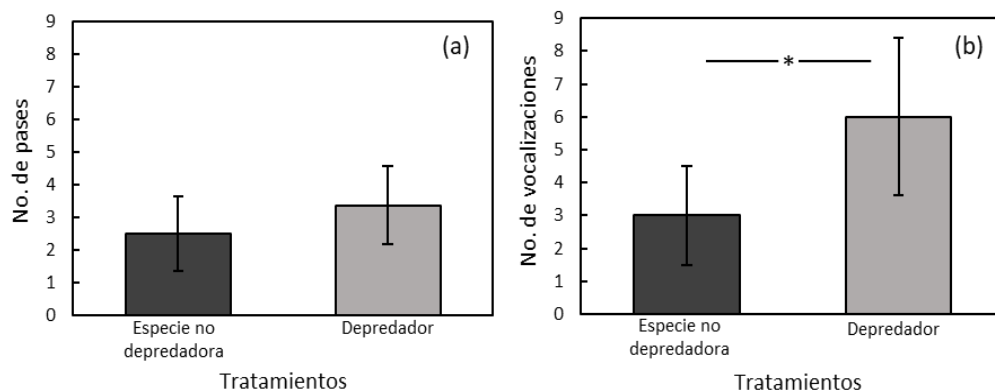
2.25; IC del 95 %: -1.1 a 2.81;  $t_7 = 1.05$ ,  $p = 0.33$ ; Fig. 7a). Sin embargo, el número de vocalizaciones que emitieron aumentó ante el estímulo de iluminación en comparación al control (con iluminación:  $\bar{X} = 6.5 \pm 3.16$ ; sin iluminación:  $\bar{X} = 4.4 \pm 4.03$ ; IC del 95 %: 0.75 a 3.5;  $t_7 = 3.67$ ,  $p = 0.008$ ; Fig. 7b).



**Figura 7.** Respuesta de los murciélagos frugívoros ante un estímulo de iluminación para (a) número de pases y (b) número de vocalizaciones. Barras en color gris oscuro representan los tratamientos control y en color gris claro el tratamiento de iluminación. El asterisco denota diferencias significativas (<0.05).

#### Análisis 2: Discriminación acústica de especies depredadoras vs. no depredadoras

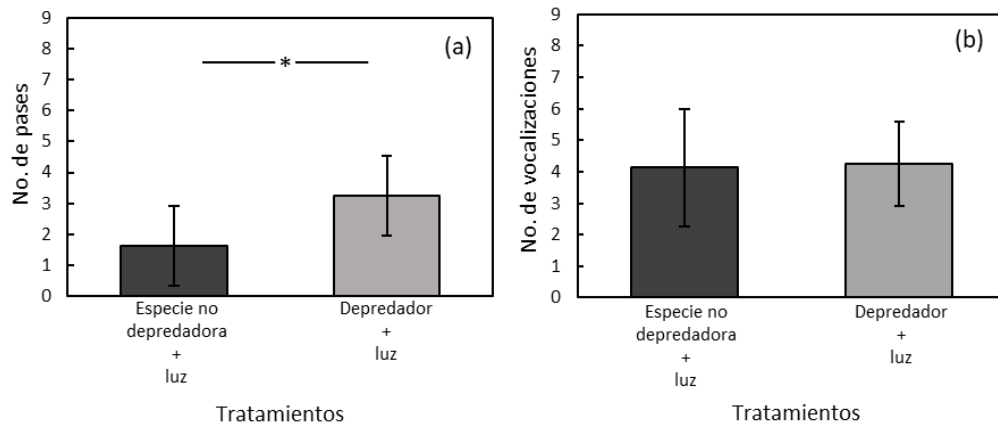
Los murciélagos frugívoros no presentaron aumento en el número de pases cuando fueron expuestos a un estímulo acústico de depredador en comparación al control (estímulo de especie no depredadora) (depredador:  $\bar{X} = 3.4 \pm 1.68$ ; especie no depredadora:  $\bar{X} = 2.5 \pm 1.6$ ; IC del 95 %: -0.06 a 1.81;  $t_7 = 2.2$ ,  $p = 0.06$ ; 8a). Sin embargo, presentaron mayor actividad vocal cuando fueron expuestos a un estímulo acústico de depredador en comparación al control (depredador:  $\bar{X} = 6 \pm 3.38$ ; especie no depredadora:  $\bar{X} = 3 \pm 2.14$ ; IC del 95 %: -0.031 a 6.03;  $t_7 = 2.34$ ,  $p = 0.05$ ; Fig. 8b).



**Figura 8.** Respuesta de los murciélagos frugívoros ante un estímulo de depredador para el (a) número de pases y (b) número de vocalizaciones. Barras en color gris oscuro representan los tratamientos control y en color gris claro tratamiento de depredador. El asterisco denota diferencias significativas (<0.05).

### Análisis 3: Efecto potenciador de la iluminación sobre la conducta de los murciélagos ante un depredador

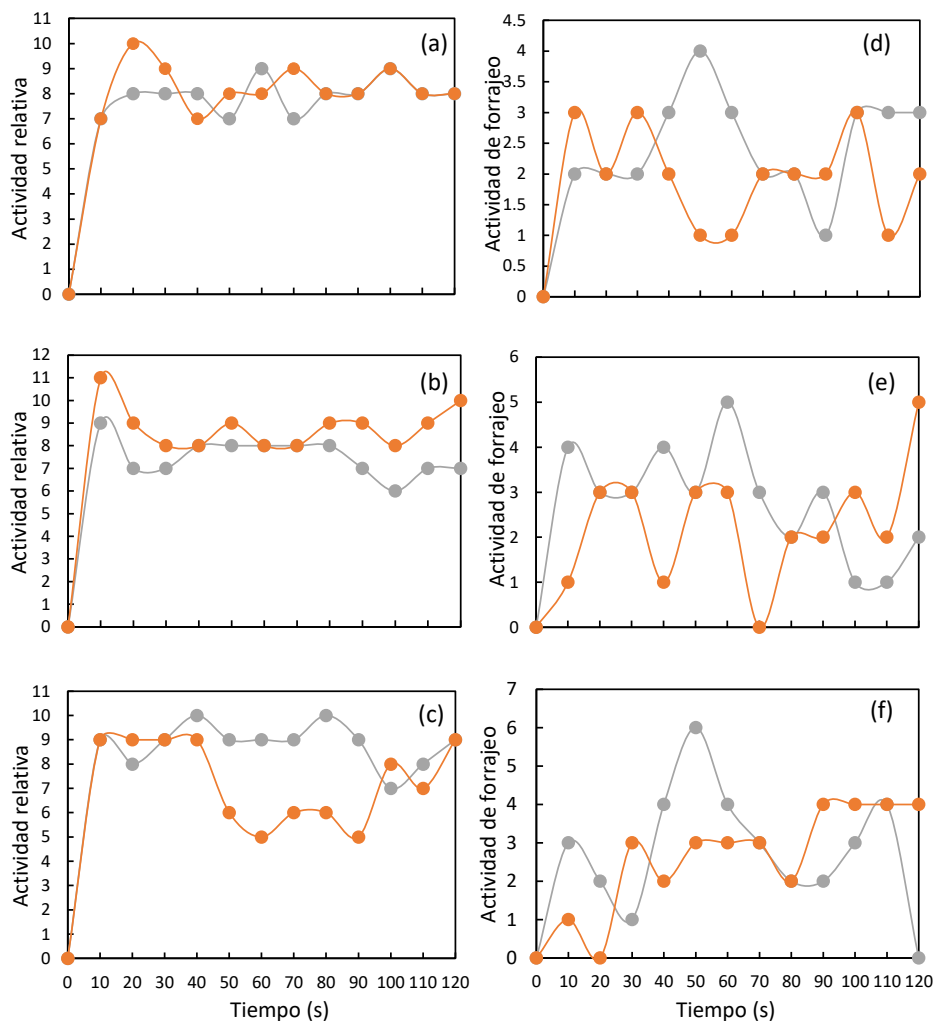
Los murciélagos frugívoros presentaron un aumento en el número de pases cuando se les expuso a un estímulo de depredador en conjunto con la iluminación en comparación con el control (especie no depredadora en conjunto con iluminación) (depredador + luz:  $\bar{X} = 3.25 \pm 1.83$ ; especie no depredadora + luz:  $\bar{X} = 1.63 \pm 1.84$ ; IC del 95 %: 0.37 a 2.88;  $t_7 = 3.1$ ,  $p = 0.019$ ; Fig. 9a). Sin embargo, no cambió su actividad vocal cuando fueron expuestos a los mismos estímulos (depredador + luz:  $\bar{X} = 4.25 \pm 1.91$ ; especie no depredadora + luz:  $\bar{X} = 4.13 \pm 2.64$ ; IC del 95 %: -2.53 a 2.79;  $t_7 = 0.11$ ,  $p = 0.92$ ; Fig. 9b).



**Figura 9.** Respuesta de los murciélagos frugívoros ante un estímulo acústico de depredador en combinación con luz artificial para (a) número de pases y (b) número de vocalizaciones. Barras en color gris oscuro representan los tratamientos controles y en color gris claro el tratamiento depredador + iluminación. El asterisco denota diferencias significativas (<0.05).

### Tiempo de respuesta para los murciélagos insectívoros

Para conocer la respuesta de los murciélagos frugívoros a los estímulos control y tratamiento durante los dos minutos que se hicieron incidir, se graficó el tiempo en el que respondieron variando su número de pases y/o número de vocalizaciones en cada análisis (Fig.10). En general para la actividad relativa observamos que el tiempo de respuesta en las gráficas fue muy similar para el control y el tratamiento en los dos primeros análisis, manteniéndose cercano a los mismos niveles durante los dos minutos; para el análisis 3 en el segundo 50 observamos una caída en la actividad relativa para el control, a partir de donde ésta baja se mantiene hasta el segundo 100. Para la actividad de forrajeo encontramos una fluctuación mayor y encontrando picos de respuesta marcados para los tratamientos: en el segundo 50 para el análisis 1, en el segundo 60 para el análisis 2 y en el segundo 50 para el análisis 3.



**Figura 10.** Gráficas que describen la actividad vocal relativa y de forrajeo durante el periodo de experimentación. Se describe la actividad vocal relativa como respuesta a la luz artificial (a); como respuesta al estímulo acústico de depredador (b); y la interacción entre los estímulos luz artificial y depredador (c); y la actividad de forrajeo como respuesta a la luz artificial (d); como respuesta al estímulo acústico de depredador (e); y la interacción entre los estímulos luz artificial y depredador (f). Las líneas en color naranja representan los tratamientos control y en color gris los tratamientos luz, depredador y depredador + luz.

### Tiempo de respuesta para los murciélagos frugívoros

Para conocer la respuesta de los murciélagos frugívoros a los estímulos control y tratamiento durante los dos minutos que se hicieron incidir, se graficó el tiempo en el que respondieron variando su número de pases y/o número de vocalizaciones en cada análisis (Fig.11). En general para el número de pases observamos que el tratamiento control para los tres análisis tuvo una respuesta fluctuante durante los dos minutos y presentó picos de actividad: en el segundo 100 para el análisis 1, en el segundo 20 y 110 para el análisis 2 y en el segundo 20 de forma muy prominente para el análisis 3. Para los controles también la actividad fue fluctuante, pero los valores fueron más bajos para el análisis 1 y 3 en comparación a los tratamientos. Para el número de vocalizaciones existieron patrones diferentes en la magnitud y tiempo de respuesta para los tres análisis. En el primero, observamos que para el control y tratamiento variaron durante los dos minutos, pero los valores más altos los encontramos para el control. En el análisis 2 observamos que el tratamiento presenta más elevaciones en la magnitud de respuesta en varias ocasiones y el control se mantiene bajo. En el análisis 3 es el control quien

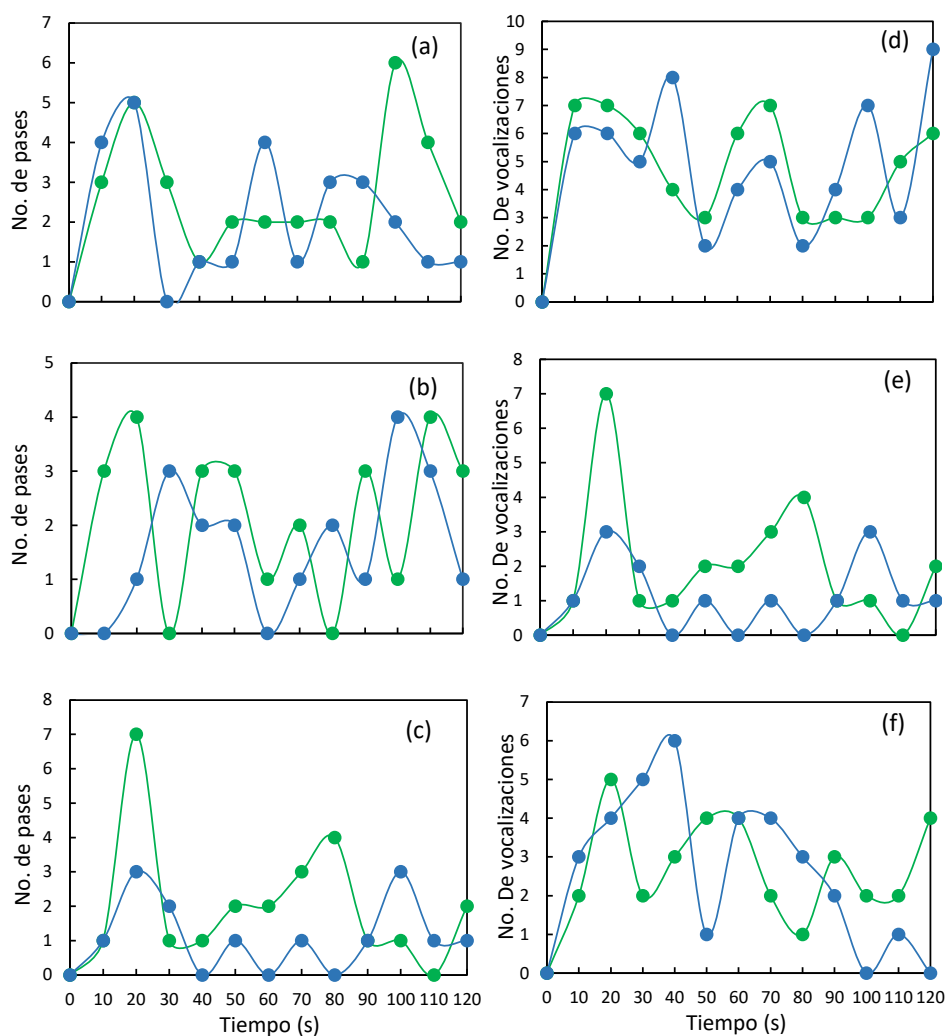
sobresale en magnitud en el segundo 40, mientras que el resto del tiempo tanto el control como el tratamiento fluctúan en la respuesta en el tiempo.

## Discusión

En este estudio se investigó el efecto de la iluminación artificial y la vocalización de un depredador en la conducta de murciélagos insectívoros aéreos y murciélagos frugívoros. Los resultados mostraron diferencias de respuesta entre ambos gremios tróficos. Los murciélagos insectívoros aéreos no mostraron cambios en su conducta en ninguno de los experimentos. Mientras que los murciélagos frugívoros modificaron su conducta, aumentando el número de vocalizaciones tanto con la iluminación artificial como con el estímulo vocalización de depredador, cuando se evaluaron por separado, mientras que para el tratamiento con combinación de estímulos solo el número de pases aumentó.

Similar a otros estudios, los resultados indicaron que los murciélagos insectívoros no modificaron su conducta de vuelo y alimentación en presencia de luz artificial. Algunos estudios han sugerido que la falta de respuesta de murciélagos a la luz artificial se debe a que es un efecto especie-específica (Russo *et al.*, 2017; Russo *et al.*, 2019). Algunas de las características de especies que podrían no ser afectadas son la baja sensibilidad retinal, que su estrategia de búsqueda de alimento sea forrajear en espacios abiertos o que sean de vuelo rápido (es decir que la morfología alar [envergadura<sup>2</sup>/área alar] y la carga alar [masa/área del ala] sean altas) (Haddock, 2019). Durante los experimentos se detectaron especies como *Tadarida brasiliensis*, *Eptesicus sp.*, *Molossus rufus*, *Lasiurus sp.*, *Eumops sp.* (obs. per. YZS), las cuales forrajean en espacios abiertos y son de vuelo rápido (Birch, 1997; Hickey *et al.*, 1996; Iriarte-Díaz *et al.*, 2002; Vaughan, 1966), por lo que es probable que la composición de los ensambles explique la falta de efecto.

Otros estudios, sin embargo, han encontrado un efecto de la luz artificial en la conducta de murciélagos insectívoros. Algunos de estos estudios sugieren que la variación en las respuestas a luz artificial está asociada a las características de la fuente de luz (tipo de lámpara, potencia, longitud de onda, color, ángulo, presencia de luz UV; Kerbiriou *et al.*, 2020; Lewanzik y Voigt, 2017; Voigt *et al.*, 2017). Algunos de los efectos reportados son la disminución en la frecuencia de bebida de agua (Barré *et al.*, 2021), disminución en la diversidad de especies de murciélagos en sitios con luces LED (Haddock, 2019), variación en la riqueza de especies de acuerdo con la distancia de la fuente de iluminación artificial (Azam *et al.*, 2018), y menor impacto en la actividad con luz roja en relación con luces blancas y verdes (Spoelstra *et al.*, 2017). Este efecto ha sido reportado también en ratones pericote austral (*Phyllotis xanthopygus*) donde se observó que, a mayor intensidad de la luz, la actividad y tasa de recolección de alimentos disminuyen (Kramer y Birney, 2001). Generalmente, estos estudios sugieren que el riesgo de depredación podría explicar estos cambios en comportamiento. Otros factores potenciales son la



**Figura 11.** Gráficas que describen el número de pases y número de vocalizaciones durante el periodo de experimentación. Se describe el número de pases como respuesta a la luz artificial (a); como respuesta al estímulo acústico de depredador (b); y la interacción entre los estímulos luz artificial y depredador (c); y el número de vocalizaciones como respuesta a la luz artificial (d); como respuesta al estímulo acústico de depredador (e); y la interacción entre los estímulos luz artificial y depredador (f). Las líneas en color azul representan los tratamientos control y en color verde los tratamientos luz, depredador y depredador + luz.

disponibilidad de insectos atraídos por la fuente de iluminación y que fungen como de alimento y la cercanía de la luz artificial a la vegetación (Mena *et al.*, 2022; Svensson y Rydell, 1998) y/o la presencia de cuerpos de agua que favorecen la abundancia de insectos (Barré *et al.*, 2021; Rydell, 1992). Es posible también que la falta de efecto se deba al reducido tamaño de muestra del experimento, por lo que estos resultados deben de ser tomados con cautela.

En contraste a la falta de efecto de la luz artificial en murciélagos insectívoros, el experimento promovió un aumento en la conducta vocal de los murciélagos frugívoros. La poca evidencia que existe sobre la relación entre la luz artificial y los murciélagos frugívoros es indirecta y proviene de dos estudios (e.g., Gutiérrez *et al.*, 2014; Lewanzik y Voigt, 2014). De acuerdo con Gutiérrez *et al.* (2014), en condiciones de baja intensidad lumínica –similar a la generada por la luna llena– los murciélagos frugívoros se ven beneficiados en la búsqueda y discriminación de objetos en su entorno, debido a que es en espacios de densa vegetación donde deben encontrar los frutos de los que se alimentarán. Por otro lado, Lewanzik y Voigt (2014) encontraron que la emisión

de vocalizaciones o llamados sociales también tiene una función en la defensa contra depredadores (Fenton *et al.* 1976). Por lo tanto, la modificación de la conducta ante luz artificial durante el experimento podría deberse a por lo menos dos razones: (1) es probable que la luz artificial mejore la visibilidad de los murciélagos provocando una mayor actividad de forrajeo durante los experimentos; alternatively, los murciélagos al estar perchados pudieran ser más susceptibles al ataque de depredadores provocando un aumento en la tasa de llamados sociales para promover la cohesión del grupo o alertar sobre posibles depredadores (Breviglieri *et al.*, 2013; Howe, 1979). Futuros estudios deben de analizar el efecto de diferentes condiciones de iluminación en la comunicación social en los murciélagos frugívoros.

Análogo a mis resultados, la poca evidencia disponible muestra que los murciélagos insectívoros no modifican conductas vocales ni de vuelo ante la presencia de un depredador simulado (Baxter *et al.* 2006; Elková y Zukal 2001; Kalcounis y Brigham 1994). Estos estudios sugieren que los murciélagos podrían no tener la capacidad de discriminar entre potenciales depredadores y no depredadores (Elková y Zukal, 2003). Sin embargo, es posible que la falta de un efecto no se deba necesariamente a la incapacidad de discriminación, sino a que el riesgo de depredación en murciélagos insectívoros al vuelo sea mínimo (Lima y O'Keefe, 2013). Hasta donde se conoce, en el área de estudio no se sabe de depredadores de murciélagos que cacen al vuelo durante la noche. De hecho, solo se conocen dos especies nocturnas depredadoras de murciélagos al vuelo en México, *Vampyrum spectrum* y *Chrotopterus auritus*, los cuales se distribuyen desde Veracruz, en México, hasta Bolivia y Brasil (Silveira *et al.*, 2011; Pacheco-Figueroa *et al.*, 2022), y desde el sureste de Oaxaca y Veracruz hasta el norte de Argentina (Medellin, 1989), respectivamente. Es más, existe evidencia indirecta que sugiere que la presencia de depredadores no aumenta las conductas anti-depredadoras en los murciélagos insectívoros en sitios de forrajeo y refugios (Baxter *et al.* 2006; Elková y Zukal 2001; Kalcounis y Brigham 1994). Por lo tanto, es posible que los murciélagos insectívoros aéreos no estén bajo presión de selección por depredadores aéreos nocturnos y como consecuencia no exista un mecanismo de selección para que los murciélagos discriminen o respondan las señales de depredadores (e.g., aprendizaje; Baxter *et al.*, 2006). Estudios futuros podrían usar taxidermias para comprobar que la conducta no se modifica en este gremio ante la depredación, incluso conjuntando estímulos visuales y acústicos. Alternativamente, la falta de un efecto podría deberse a problemas metodológicos como el enmascaramiento de los estímulos por ruidos en el ambiente (Baxter *et al.*, 2006), o a no poder reproducir con fidelidad las señales de los depredadores (Kalcounis y Brigham, 1994). Durante el experimento no se presentaron enmascaramientos y los estímulos acústicos si tuvieron un efecto en murciélagos frugívoros, por lo que considero que los resultados no son consecuencia de fallas metodológicas. Es posible también que la falta de efecto se deba al reducido tamaño de muestra del experimento, por lo que estos resultados deben de ser tomados con cautela.



Los resultados indican que los murciélagos insectívoros no respondieron a la combinación de iluminación artificial y el estímulo de depredador, por lo que no respalda la hipótesis del riesgo de depredación (Rydell y Speakman, 1995). Sin embargo, según mi conocimiento, no existen estudios que analicen las respuestas conductuales a la combinación de estímulos de iluminación artificial y depredadores en murciélagos. Existe solo un estudio que demuestra que la intensidad de luz de luna se asocia aumento de depredación de roedores por búhos (Longlan y Price, 1991). Aun así, esta hipótesis ha sido usada por varios autores para explicar la ausencia de algunas especies de murciélagos insectívoros en sitios con iluminación artificial (Barré *et al.* 2021; Cravens *et al.*, 2018; Mathews *et al.*, 2015; Pauwels *et al.*, 2019; Stone *et al.*, 2009; Stone *et al.*, 2015; Voigt *et al.*, 2021; Zeale *et al.*, 2018). Los resultados de este estudio contrastan con esa explicación, por lo que se sugiere mayor discreción al realizar dicha aseveración. En una revisión de 33 estudios sobre la relación entre la depredación y la luz de la luna llena realizada por Lima y O’Keefe (2013) encontraron que los murciélagos insectívoros no modifican su conducta durante noches con luz de luna. Mientras que algunos estudios que asocian los cambios de comportamiento de los murciélagos han encontrado también una disminución de insectos durante luna llena (Jung y Kalko, 2010). Además, la revisión concluye que no existe ningún registro de murciélagos depredados durante el vuelo (Lima y O’Keefe 2013). Por lo tanto, es posible que la falta de un efecto se deba precisamente a la baja interacción de los murciélagos insectívoros con sus depredadores al vuelo y a un riesgo bajo o nulo de depredación generado por los depredadores en áreas que utilizan para el forrajeo. Sin embargo, los resultados no significativos reportados aquí podrían ser causa del reducido tamaño de muestra del experimento, por lo que estos resultados deben de ser tomados con cautela.

Contrario a las respuestas emitidas por los murciélagos insectívoros, los murciélagos frugívoros aumentaron el número de pases en presencia de iluminación artificial y vocalización de un depredador simulado. Al igual que en los murciélagos insectívoros, no existen estudios que relacionen estas dos variables: iluminación artificial y estímulo vocal de un depredador. Sin embargo, Lima y O’Keefe (2013) realizaron una revisión de 21 estudios del gremio frugívoro relacionados con la depredación y la luz de la luna llena. Estos autores encontraron evidencia de evitación o alejamiento que demuestra que los murciélagos frugívoros reducen su actividad en las noches de luna llena para evitar se depredados, debido al aumento de luz natural que podría beneficiar a los depredadores visuales. Por lo tanto, si el aumento de luz natural, como la de la luna, genera la disminución de la actividad de los murciélagos frugívoros, entonces se espera que las luces artificiales tengan un mayor impacto sobre la conducta de los murciélagos, al ver reducidos sus sitios seguros para alimentarse y aumentado el riesgo a ser depredados. Con el aumento del riesgo de depredación, el desarrollo de estrategias anti-predatorias, como la reducción de tiempo que permanecen perchados, sería importante para mejorar sus probabilidades de supervivencia. Sabemos que los murciélagos que se alimentan de frutos requieren, para satisfacer su demanda energética, mayor tiempo de percha cercana o en la fuente de alimento, lo que prolonga su riesgo a ser depredados (Breviglieri *et al.*, 2013; Howe, 1979). Se ha sugerido que el aumento de vuelos constantes en

murciélagos frugívoros podría ayudar a reducir el riesgo de depredación (Breviglieri *et al.*, 2013; Howe,1979). Por lo tanto, el aumento en el número de pases observado durante el experimento ante la interacción luz y depredador podría deberse a una estrategia para reducir el riesgo de depredación.

## Conclusión

En este estudio se encontró que la iluminación artificial, la presencia simulada de un depredador y la interacción de estos dos estímulos no generaron un cambio en la conducta de los murciélagos insectívoros en sus sitios de forrajeo. Es posible que el efecto de la luz artificial sea especie-específico y que la composición de especies de los ensambles de murciélagos determine los tipos de respuestas (Ancillotto *et al.*, 2019; Haddock *et al.*, 2019; Straka *et al.*, 2019). Sin embargo, se han reportado efectos en varias especies de murciélagos insectívoros (Azam *et al.*, 2018; Barré *et al.*, 2021; Haddock, 2019; Spoelstra *et al.*, 2017) e incluso en roedores (Kramer y Birney, 2001), por lo que es necesario más estudios. Estos resultados se basan en un tamaño de muestra reducido, por lo que la interpretación debe de ser cautelosa. Por el contrario, los murciélagos frugívoros modificaron su conducta, aumentando sus emisiones vocales con la iluminación artificial y también con el estímulo acústico de depredador, y con la interacción de ambos estímulos aumentaron su conducta de vuelo en el número de pases. Estos resultados sugieren que la luz afecta la conducta, y que pueden discriminar acústicamente entre especies depredadoras y no depredadoras. Finalmente, sugiero que la modificación de la conducta ante la combinación de estímulos de luz y depredador se debe a una estrategia para disminuir el riesgo de depredación (Breviglieri *et al.*, 2013; Howe,1979). La contaminación lumínica o brillo del cielo nocturno aumenta 6% cada año a nivel mundial (Hölker *et al.*, 2010), por lo que estudios futuros deberían enfocarse en entender si existe una relación directa entre la intensidad de la luz y el nivel de depredación con el fin de dilucidar los efectos de la contaminación lumínica en la conservación de murciélagos frugívoros.

## Literatura citada

- Ancillotto, L., Bosso, L., Salinas-Ramos, V. B., y Russo, D. (2019). The importance of ponds for the conservation of bats in urban landscapes. *Landscape and Urban Planning*, 190, 103607. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.103607>
- Arlettaz, R., Godat, S., y Meyer, H. (2000). Competition for food by expanding pipistrelle bat populations (*Pipistrellus pipistrellus*) might contribute to the decline of lesser horseshoe bats (*Rhinolophus hipposideros*). *Biological Conservation*, 93(1), 55-60. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00112-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00112-3)

- Azam, C., Le Viol, I., Bas, Y., Zissis, G., Vernet, A., Julien, J.-F., y Kerbiriou, C. (2018). Evidence for distance and illuminance thresholds in the effects of artificial lighting on bat activity. *Landscape and Urban Planning*, 175, 123-135. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.02.011>
- Barré, K., Spoelstra, K., Bas, Y., Challéat, S., Kiri Ing, R., Azam, C., Zissis, G., Lapostolle, D., Kerbiriou, C., y Le Viol, I. (2021). Artificial light may change flight patterns of bats near bridges along urban waterways. *Animal Conservation*, 24(2), 259-267. <https://doi.org/10.1111/acv.12635>
- Barton, R. A., Purvis, A., y Harvey, P. H. (1995). Evolutionary radiation of visual and olfactory brain systems in primates, bats and insectivores. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 348(1326), 381-392. <https://doi.org/10.1098/rstb.1995.0076>
- Baxter, D. J. M., Psyllakis, J. M., Gillingham, M. P., y O'Brien, E. L. (2006). Behavioural response of bats to perceived predation risk while foraging. *Ethology*, 112(10), 977-983. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01249.x>
- Benhadi-Marín, J. (2018). A conceptual framework to deal with outliers in ecology. *Biodiversity and Conservation*, 27(12), 3295-3300. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1602-2>
- Birch, J. M. (1997). Comparing wing shape of bats: the merits of principal-components analysis and relative-warp analysis. *Journal of Mammalogy*, 78(4), 1187-1198.
- Boldogh, S., Dobrosi, D., y Samu, P. (2007). The effects of the illumination of buildings on house-dwelling bats and its conservation consequences. *Acta Chiropterologica*, 9(2), 527-534. <https://doi.org/10.3161/150811007783528158>
- Breviglieri, C. P. B., Piccoli, G. C. O., Uieda, W., y Romero, G. Q. (2013). Predation-risk effects of predator identity on the foraging behaviors of frugivorous bats. *Oecologia*, 173(3), 905-912. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2677-9>
- Cravens, Z. M., Brown, V. A., Divoll, T. J., y Boyles, J. G. (2018). Illuminating prey selection in an insectivorous bat community exposed to artificial light at night. *Journal of Applied Ecology*, 55(2), 705-713. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13036>
- Decoursey, G., y Decoursey, P. J. (1964). Adaptive aspects of activity rhythms in bats. *The Biological Bulletin*, 126(1), 14-27. <https://doi.org/10.2307/1539413>
- Downs, N. C., Beaton, V., Guest, J., Polanski, J., Robinson, S. L., y Racey, P. A. (2003). The effects of illuminating the roost entrance on the emergence behaviour of *Pipistrellus pygmaeus*. *Biological Conservation*, 111(2), 247-252. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00298-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00298-7)

- Duvergé, P. L., Jones, G., Rydell, J., y Ransome, R. D. (2000). Functional significance of emergence timing in bats. *Ecography*, 23(1), 32-40. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00258.x>
- Eklöf, J. (2003) Vision in echolocating bats. Dissertation, Göteborg University, Sweden.
- Elková, K. P. y J., Zukal. (2001). Emergence behaviour of the serotine bat (*Eptesicus serotinus*) under predation risk. *Netherlands Journal of Zoology*, 51(4), 395-414. <https://doi.org/10.1163/156854201X00170>.
- Estrada-Villegas, S., Meyer, C. F. J., y Kalko, E. K. V. (2010). Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biological Conservation*, 143(3), 597-608. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.11.009>
- Fenton, M. B., Belwood, J. J., Fullard, J. H., y Kunz, T. H. (1976). Responses of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae) to calls of conspecifics and to other sounds. *Canadian Journal of Zoology*, 54(9), 1443-1448. <https://doi.org/10.1139/z76-167>
- Fleming, T. H. (1988). The short-tailed fruit bat: A study in plant-animal interactions. University of Chicago Press.
- Fontana, J. L., Scozzina, E. F., Marder, V., Ramírez, J. L., y Lin, A. de J. (2021). Contaminación lumínica: La iluminación Led. Un análisis del conocimiento actual de sus efectos sobre plantas y animales. *Extensionismo, Innovación y Transferencia Tecnológica*, 7(0), 60-77. <https://doi.org/10.30972/eitt.704765>
- Foster, R. G., y Provencio, I. (1999). The regulation of vertebrate biological clocks by light. En S. N. Archer, M. B. A. Djamgoz, E. R. Loew, J. C. Partridge, & S. Vallerga (Eds.), *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision* (pp. 223-243). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-0619-3\\_8](https://doi.org/10.1007/978-94-017-0619-3_8)
- Grant, D. A. (1948). The latin square principle in the design and analysis of psychological experiments. *Psychological bulletin*, 45(5), 427.
- Gutiérrez, E. de A., Pessoa, V. F., Aguiar, 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*, 109, 64-69. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.08.003>
- Haddock, J. K. (2019). Effects of artificial lighting on insectivorous bat communities in urban ecosystems [Thesis]. <https://ses.library.usyd.edu.au/handle/2123/20803>
- Hernández-Muñoz, A., y Mancina, C. A. (2011). La dieta de la lechuza (*Tyto alba*)(Aves: Strigiformes) en hábitats naturales y antropogénicos de la región central de Cuba. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(1), 217-226.

- Hickey, M. B. C., Acharya, L., y Pennington, S. (1996). Resource partitioning by two species of vespertilionid bats (*Lasiurus cinereus* and *Lasiurus borealis*) feeding around street lights. *Journal of Mammalogy*, 77(2), 325-334.
- Hölker, F., Wolter, C., Perkin, E. K., y Tockner, K. (2010). Light pollution as a biodiversity threat. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(12), 681-682. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.09.007>
- Howe, H.F. (1979). Fear and frugivory. *Am Nat* 114:925–931
- INEGI. (2014). Mapa digital de México V6.1. URL: <http://gaia.inegi.org.mx/>
- Iriarte-Díaz, J., Novoa, F. F., y Canals, M. (2002). Biomechanic consequences of differences in wing morphology between *Tadarida brasiliensis* and *Myotis chiloensis*. *Acta Theriologica*, 47(2), 193-200. <https://doi.org/10.1007/BF03192459>
- Jennings, M. J., Zumbo, B. D., y Joula, J. F. (2002) The robustness of validity and efficiency of the related samples t-test in the presence of outliers. (Seccion metodologica). *Psicología*, 23(2), 415-451. <https://go.gale.com/ps/i.do?p=IFME&sw=w&issn=02112159&v=2.1&it=r&id=GALE%7CA105619040&sid=googleScholar&linkaccess=abs>
- Jennings, N. V., Parsons, S., Barlow, K. E., y Gannon, M. R. (2004). Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica*, 6(1), 75-90. <https://doi.org/10.3161/1508110042176644>
- Jones, G., Duverge, P.L., Ransome, R.D. (1995). Conservation biology of an endangered species: field studies of greater horseshoe bats. *Symp Zool Soc Lond* 67, 309-324. Jones, G., Jacobs, D.S., Kunz, T.H., Willig, M.R., Racey, P.A., 2009. Carpe noctem: the importance of bats as bioindicators. *Endang Species Res* 8, 93-115. <https://cir.nii.ac.jp/crid/1573668924977306240>
- Jung, K. y Kalko, E. K. (2010). "Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment." *Journal of Mammalogy* 91(1): 144-153.
- Kalcounis, M. C., y Brigham, R. M. (2010). Impact of predation risk on emergence by little brown bats, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae), from a maternity colony. *Ethology*, 98(3-4), 201-209. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1994.tb01071.x>
- Kerbiriou, C., Barré, K., Mariton, L., Pauwels, J., Zissis, G., Robert, A., y Le Viol, I. (2020). Switching lps to led streetlight may dramatically reduce activity and foraging of bats. *Diversity*, 12(4), 165. <https://doi.org/10.3390/d12040165>
- Kramer, K. M., y Birney, E. C. (2001). Effect of light intensity on activity patterns of Patagonian leaf-eared mice, *Phyllotis xanthopygus*. *Journal of Mammalogy*, 82(2), 535-544.

- Kusch, J., C. Weber, S. Idelberger y T. Koob. (2004). Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. *Folia Zoology*, 53: 113-128.
- Lang, A. B., Kalko, E. K. V., Römer, H., Bockholdt, C., y Dechmann, D. K. N. (2006). Activity levels of bats and katydids in relation to the lunar cycle. *Oecologia*, 146(4), 659-666. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0131-3>
- Lewanzik, D., y Voigt, C. C. (2014). Artificial light puts ecosystem services of frugivorous bats at risk. *Journal of Applied Ecology*, 51(2), 388-394. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12206>
- Lewanzik, D., y Voigt, C. C. (2017). Transition from conventional to light-emitting diode street lighting changes activity of urban bats. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 264-271. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12758>
- Lima, S. L., y O'Keefe, J. M. (2013). Do predators influence the behaviour of bats?: Bats and predators. *Biological Reviews*, 88(3), 626-644. <https://doi.org/10.1111/brv.12021>
- Longland, W. S., y Price, M. V. (1991). Direct observations of owls and heteromyid rodents: Can predation risk explain microhabitat use? *Ecology*, 72(6), 2261-2273. <https://doi.org/10.2307/1941576>
- Luo, B., Xu, R., Li, Y., Zhou, W., Wang, W., Gao, H., Wang, Z., Deng, Y., Liu, Y., y Feng, J. (2021). Artificial light reduces foraging opportunities in wild least horseshoe bats. *Environmental Pollution*, 288, 117765. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117765>
- Marcos Pérez, A. (2015). Alimentación de la lechuza común (*Tyto alba*) en dos localidades del noroeste ibérico. <https://ruc.udc.es/dspace/handle/2183/15478>
- Mathews, F., Roche, N., Aughney, T., Jones, N., Day, J., Baker, J., y Langton, S. (2015). Barriers and benefits: Implications of artificial night-lighting for the distribution of common bats in Britain and Ireland. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1667), 20140124. <https://doi.org/10.1098/rstb.2014.0124>
- McAney, C. M., y Fairley, J. S. (1988). Activity patterns of the lesser horseshoe bat *Rhinolophus hipposideros* at summer roosts. *Journal of Zoology*, 216(2), 325-338. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1988.tb02433.x>
- Medellín, R. A. (1989). *Chrotopterus auritus*. *Mammalian species*, (343), 1-5.
- Mena, J. L., Rivero, J., Bonifaz, E., Pastor, P., Pacheco, J., y Aide, T. M. (2022). The effect of artificial light on bat richness and nocturnal soundscapes along an urbanization gradient in an arid landscape of central Peru. *Urban Ecosystems*, 25(2), 563-574. <https://doi.org/10.1007/s11252-021-01163-x>

- Miller, B. W. (2009). A method for determining relative activity of free flying bats using a new activity index for acoustic monitoring. <https://library.wcs.org/doi/ctl/view/mid/33065/pubid/PUB11441.aspx>
- Müller, B., Glösmann, M., Peichl, L., Knop, G. C., Hagemann, C., y Ammermüller, J. (2009). Bat eyes have ultraviolet-sensitive cone photoreceptors. PLOS ONE, 4(7), e6390. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006390>
- Neuweiler, G. (2000). The Biology of Bats. Oxford University Press, 310 pp.
- Owens, A. C. S., y Lewis, S. M. (2018). The impact of artificial light at night on nocturnal insects: A review and synthesis: XXXX. Ecology and Evolution, 8(22), 11337-11358. <https://doi.org/10.1002/ece3.4557>
- Pacheco-Figueroa, C. J., Valdez-Leal, J. de D., Cervantes, F. A., Luna-Ruíz, R. del C., Mata-Zayas, E. E., y Saenz, J. C. (2022). Documentation of a road-killed spectral bat (*Vampyrum spectrum*) and first report of the species in Tabasco, México. Therya Notes, 3, 98-103. [https://doi.org/10.12933/therya\\_notes-22-78](https://doi.org/10.12933/therya_notes-22-78)
- Pauwels, J., Le Viol, I., Azam, C., Valet, N., Julien, J.-F., Bas, Y., Lemarchand, C., Sanchez de Miguel, A., y Kerbiriou, C. (2019). Accounting for artificial light impact on bat activity for a biodiversity-friendly urban planning. Landscape and Urban Planning, 183, 12-25. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2018.08.030>
- Perkin, E. K., Hölker, F., y Tockner, K. (2014). The effects of artificial lighting on adult aquatic and terrestrial insects. Freshwater Biology, 59(2), 368-377. <https://doi.org/10.1111/fwb.12270>
- Pineda-López, R., y Malagamba Rubio, A. (2009). Primeros registros de presencia y reproducción del mirlo dorso rufo (*Turdus rufopalliatu*s) en la ciudad de Querétaro, Querétaro, México. Huitzil, 10(2), 66-70. [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_abstract&pid=S1870-74592009000200007&lng=es&nrm=iso&tlng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S1870-74592009000200007&lng=es&nrm=iso&tlng=es)
- Rich, C., y Longcore, T. (2013). Ecological consequences of artificial night lighting. Island Press.
- Romano, M., Biasatti, R., y De Santis, L. (2002). Diet of *Tyto alba* in a urban and a rural locality in the pampean region of Argentina. El Hornero, 017(01), 025-029. [https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/collection/hornero/document/hornero\\_v017\\_n01\\_p025](https://bibliotecadigital.exactas.uba.ar/collection/hornero/document/hornero_v017_n01_p025)
- Russo, D., Cistrone, L., Libralato, N., Korine, C., Jones, G., y Ancillotto, L. (2017). Adverse effects of artificial illumination on bat drinking activity. Animal Conservation, 20(6), 492-501. <https://doi.org/10.1111/acv.12340>
- Russo, D., Cosentino, F., Festa, F., De Benedetta, F., Pejic, B., Cerretti, P., y Ancillotto, L. (2019). Artificial illumination near rivers may alter bat-insect trophic interactions. Environmental Pollution, 252, 1671-1677. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.06.105>

- Rydell, J. (1991). Seasonal use of illuminated areas by foraging northern bats *Eptesicus nilssoni*. *Ecography*, 14(3), 203-207. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1991.tb00653.x>
- Rydell, J. (1992). Exploitation of insects around streetlamps by bats in Sweden. *Funct Ecol* 6, 744-750.
- Rydell J, Speakman JR. (1995). Evolution of nocturnality in bats: Potential competitors and predators during their early history. *Biological Journal of the Linnean Society* 54: 183–191.
- Silveira, M., Munin, R. L., Tomás, W. M., Fischer, E., Bordignon, M. O., y Silveira, G. de A. (2011). The distribution of the spectral bat, *Vampyrum spectrum*, reaches the Southern Pantanal. *Biota Neotropica*, 11, 173-175. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000100017>
- Simmons, J., Fenton, M. B., Ferguson, W. R., y Jutting, M. (2004). Neotropical leaf-nosed bats (Phyllostomidae): ‘whispering’ bats as candidates for acoustic surveys?. *Bat Echolocation Research: tools, techniques and analysis*, 203, 63.
- Speakman, J. R. (1991). The impact of predation by birds on bat populations in the British Isles. *Mammal Review*, 21(3), 123-142. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1991.tb00114.x>
- Speakman, J. R. (1995). Chiropteran nocturnality. In *Symposia of the zoological society of London* (Vol. 67, pp. 187-201). London: The Society, 1960-1999.
- Spoelstra, K., van Grunsven, R. H. A., Ramakers, J. J. C., Ferguson, K. B., Raap, T., Donners, M., Veenendaal, E. M., y Visser, M. E. (2017). Response of bats to light with different spectra: Light-shy and agile bat presence is affected by white and green, but not red light. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1855), 20170075. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0075>
- Stone, E. L., Jones, G., y Harris, S. (2009). Street lighting disturbs commuting bats. *Current Biology*, 19(13), 1123-1127. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.05.058>
- Stone, E. L., Harris, S., y Jones, G. (2015). Impacts of artificial lighting on bats: A review of challenges and solutions. *Mammalian Biology*, 80(3), 213-219. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.02.004>
- Straka, T. M., Wolf, M., Gras, P., Buchholz, S., y Voigt, C. C. (2019). Tree cover mediates the effect of artificial light on urban bats. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2019>
- Sullivan, J. H., Warkentin, M., y Wallace, L. (2021). So many ways for assessing outliers: What really works and does it matter? *Journal of Business Research*, 132, 530-543. <https://doi.org/10.1016/j.jbusres.2021.03.066>



- Svensson, A. M., y Rydell, J. (1998). Mercury vapour lamps interfere with the bat defence of tympanate moths (Operophter spp. ; Geometridae). *Animal Behaviour*, 55(1), 223-226.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0590>
- Thums, M., Whiting, S. D., Reisser, J., Pendoley, K. L., Pattiaratchi, C. B., Proietti, M., Hetzel, Y., Fisher, R., y Meekan, M. G. (s. f.). Artificial light on water attracts turtle hatchlings during their near shore transit. *Royal Society Open Science*, 3(5), 160142. <https://doi.org/10.1098/rsos.160142>
- Vaughan, T. A. (1966). Morphology and flight characteristics of molossid bats. *Journal of Mammalogy*, 47(2), 249-260.
- Voigt, C. C., Roeleke, M., Marggraf, L., Pētersons, G., y Voigt-Heucke, S. L. (2017). Migratory bats respond to artificial green light with positive phototaxis. *PLOS ONE*, 12(5), e0177748.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177748>
- Voigt, C. C., Dekker, J., Fritze, M., Gazaryan, S., Hölker, F., Jones, G., ... y Zgmaajster, M. (2021). The impact of light pollution on bats varies according to foraging guild and habitat context. *BioScience*, 71(10), 1103-1109.
- Yoh, N., Syme, P., Rocha, R., Meyer, C. F. J., y López-Baucells, A. (2020). Echolocation of Central Amazonian ‘whispering’ phyllostomid bats: Call design and interspecific variation. *Mammal Research*, 65(3), 583-597. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00503-0>
- Zeale, M. R. K., Stone, E. L., Zeale, E., Browne, W. J., Harris, S., y Jones, G. (2018). Experimentally manipulating light spectra reveals the importance of dark corridors for commuting bats. *Global Change Biology*, 24(12), 5909-5918. <https://doi.org/10.1111/gcb.14462>.

## Anexo

**Tabla S1.** Valores de temperatura media anual, precipitación anual acumulada y tipo de vegetación para las 19 localidades muestreadas en este estudio.

ID Localidad	Gremio	Coordenadas	Temperatura media anual (°C)	Precipitación anual acumulada (mm)	Tipo de vegetación	LPM [mcd/m <sup>2</sup> ]
1	Insectívoro	16°51'13.5"N 96°38'59.9"W	19.6	661.9	Vegetación secundaria arbustiva de bosque de encino	0
2	Insectívoro	16°50'56.2"N 96°38'57.7"W	18.7	674	Pastizal inducido	0
3	Insectívoro	16°50'51.0"N 96°39'03.5"W	20	674	Pastizal inducido	0
4	Insectívoro	16°50'54.9"N 96°40'03.3"W	20.4	677	Agricultura de temporal anual	3.9
5	Insectívoro	16°51'12.1"N 96°39'44.6"W	20.1	675.3	Pastizal inducido	0
6	Insectívoro	16°51'18.8"N 96°39'32.2"W	20.1	675.3	Pastizal inducido	0
7	Insectívoro	16°50'06.2"N 96°39'08.7"W	20.2	693.1	Pastizal inducido	0
8	Insectívoro	17°02'31.8"N 96°30'54.0"W	17.8	571.6	Pastizal inducido	0
9	Insectívoro	17°00'53.0"N 96°30'35.1"W	18.3	539.5	Agricultura de temporal anual	1.4
10	Insectívoro	17°04'24.5"N 96°36'30.1"W	19.3	595.5	vegetación secundaria arbórea de bosque de encino	0.8
11	Insectívoro	17°04'39.5"N 96°35'25.8"W	18.7	652.5	Agricultura de riego anual y semiperene	0
1	Frugívoro	16°50'47.4"N 96°39'60.0"W	20.3	677	Asentamiento humano	3.9
2	Frugívoro	17°01'10.5" N 96°45'52.9"W	20.7	682.7	Agricultura de riego anual y semipermanente	10
3	Frugívoro	16°50'20.6"N 96°40'04.6"W	20.4	684	Agricultura de temporal anual	1.7
4	Frugívoro	16°50'32.7"N 96°39'58.4"W	20.3	684	Asentamiento humano	1.4
5	Frugívoro	17°01'16.2"N 96°45'56.8"W	20.7	677.8	Agricultura de riego anual y semipermanente	11.1
6	Frugívoro	17°01'14.9" N 96°46'00.9"W	20.6	677.8	Agricultura de riego anual y semipermanente	11.7
7	Frugívoro	17°02'23.1" N 96°47'04.8"W	20.3	692.4	Asentamiento humano	7.4
8	Frugívoro	17°02'15.6"N 96°47'08.8"W	20.3	692.4	Agricultura de riego anual y semipermanente	7.4

**Tabla S2.** Lista de grabaciones proporcionadas por “The Macaulay Library at the Cornell Lab of Ornithology” utilizadas para generar los playbacks para los tratamientos acústicos.

Especie	ID
<i>Tyto alba</i>	ML437052181
<i>Tyto alba</i>	ML324131431
<i>Tyto alba</i>	ML320974541
<i>Tyto alba</i>	ML320818631
<i>Tyto alba</i>	ML320742791
<i>Tyto alba</i>	ML318906391
<i>Tyto alba</i>	ML263491391
<i>Tyto alba</i>	ML22812
<i>Tyto alba</i>	ML8322
<i>Tyto alba</i>	ML189301
<i>Tyto alba</i>	ML56821
<i>Tyto alba</i>	ML189366
<i>Tyto alba</i>	ML50147
<i>Tyto alba</i>	ML425012341
<i>Tyto alba</i>	ML337059801
<i>Tyto alba</i>	ML361227781
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML28157791
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML29731051
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML233087571
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML236904911
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML415032641
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML362504921
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML353510061
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML352312291
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML349119231
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML342705581
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML338466851
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML325360371
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML320138721
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML289923
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML289922
<i>Anrostomus ridgwayi</i>	ML246609731