

AVANCES EN EL CONOCIMIENTO DE LA BIOLOGÍA Y ORGANIZACIÓN SOCIAL DEL MURCIÉLAGO RABUDO (*Tadarida teniotis*)

A. BALMORI

C/ Navarra, 1. 5ºB. 47007 Valladolid. (abalmori@delfin.retecal.es)

RESUMEN

Entre 1998 y 2002 se ha estudiado la biología y organización social de una colonia de murciélagos rabudos *Tadarida teniotis* en Valladolid (Castilla y León, España), mediante observación nocturna y anillamiento. Se ha observado que forman harenes constituidos por un macho dominante y un número variable de hembras. Los machos compiten intentando atraer a las hembras, emitiendo características vocalizaciones desde sus posaderos. Además reaccionan agresivamente a la presencia de competidores en su territorio, realizando ruidosas y veloces persecuciones aéreas y desprenden un fuerte olor, que posiblemente utilicen para marcar el territorio. Se han obtenido evidencias de una organización social compleja. El comportamiento reproductor se ajusta a "Poliginia de defensa de recurso". Los partos tienen lugar preferentemente entre finales de junio y principios de julio. Las hembras abandonan los harenes cuando se encuentran en avanzado estado de gestación, desapareciendo durante el mes de julio y permaneciendo el macho dominante solitario. Con el regreso de las hembras, se vuelven a formar harenes entre agosto y octubre. Los jóvenes, durante el mes de octubre, forman agrupaciones muy ruidosas en refugios concretos. En invierno, desaparece la mayoría de la colonia. La formación de harenes en primavera marca una diferencia importante respecto a los demás murciélagos europeos, e implica la inexistencia de mecanismos de reproducción diferida. Los harenes que se forman a partir de agosto parecen estar relacionados con partos tardíos. En ocasiones se les ha observado alimentándose a gran altura (200-300 metros sobre el suelo) en un comportamiento que no había sido descrito en esta especie.

Palabras clave: comportamiento, harenes, organización social, reproducción, *Tadarida teniotis*, territorialidad, vuelos en altura.

ABSTRACT

Contribution to the knowledge of the biology and social behavior of the free-tailed bat (Tadarida teniotis)

From 1998 to 2002 the biology and social behaviour of a colony of free-tailed bats (*Tadarida teniotis*) was studied in Valladolid (Castilla y León, Spain) using ringing and nocturnal direct observations. The bats were organized in 'harems' made up by a dominant male together with a variable number of females. Males compete in attracting passing-by females with characteristic mating calls emitted from their shelters. The presence of possible competitors triggers aggressive behaviors characterized by noisy and fast chasing-flights and the releasing of a strong scent, probably used to mark their territory. The social organization seems quite complex and the mating system would fit a resource defense 'Polygyny' model. Deliveries take place mainly from the end of June to the beginning of July, during this period the males stay solitary. When the females return, the harems are formed again from August to October. Young form noisy groups during October in some particular shelters. In winter the colonies almost completely disappear. The set-up of harems in spring makes an outstanding distinction between the free-tailed and other European bats and indicates the absence of interrupted reproduction. Some harems that are still

grouped in August seems related to late deliveries. Occasionally, free-tailed bats were observed feeding at high altitude (200-300 m above ground level) with a hunting behaviour that it was still not described in this species.

Key-words: Behaviour, Free-tailed bat, Harems, high altitude flights, reproduction, social organization, *Tadarida teniotis*, territoriality.

INTRODUCCIÓN

El murciélago rabudo *Tadarida teniotis* (Rafinesque, 1814) es la única especie europea de la familia de los Molósidos, distribuidos principalmente por la región tropical. Se trata de uno de los mamíferos europeos más desconocidos ya que suele ocupar refugios inaccesibles y este hecho dificulta mucho su investigación.

Buena parte de los conocimientos de la especie se han obtenido en Suiza y Francia (Allen 1966, Desmet y Noblet 1976, Legendre 1984, Mille 1988), complementados con estudios más recientes sobre eco-etología (Arlettaz 1990 y 1993), ecolocación y alimentación (Zbinden y Zingg 1986, Rydell y Arlettaz 1994, Whitaker et al. 1994) y ecofisiología (Arlettaz et al. 2000).

En España se han estudiado algunas colonias (Ibáñez y Pérez Jordá 1998, Ibáñez et al. in press), se ha trazado su distribución general (Benzal et al. 1991) y se ha realizado el análisis citogenético de la especie (Arroyo et al. 1986).

Teniendo en cuenta su alto grado de desconocimiento algunos autores han apuntado recientemente la urgente necesidad de investigación (Mitchell-Jones et al. 1999). Este estudio se realizó con el objetivo de ampliar el conocimiento sobre algunos aspectos de la biología, organización social, utilización de refugios, comportamiento aéreo, reproducción y ciclo anual del murciélago rabudo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Desde 1998 hasta marzo del 2002 se realizó el estudio de una colonia situada en la ciudad de Valladolid (España). La manzana donde se encuentra tiene 4 bloques de edificios similares en altura y características generales, con aproximadamente 50 años de antigüedad. Su altura es de cinco pisos, más un ático retranqueado. Los canalones o bajantes de las aguas de lluvia están encajados en las fachadas y patios interiores, y a través de estas cajas los murciélagos acceden al interior de las cámaras de aire, utilizándolas como refugio. Los refugios están a una distancia aproximada de 25 metros entre sí. Los murciélagos muestran preferencia por su parte alta, especialmente a la altura del 5º piso. Existe un total aproximado de 50 refugios independientes (Figura 1). En los bloques están presentes también *Eptesicus*

serotinus y *Pipistrellus pipistrellus*, pero *Tadarida teniotis* utiliza las cámaras de aire casi con exclusividad. Desde los puntos de observación se disponía de acceso visual a siete refugios (Figura 1).

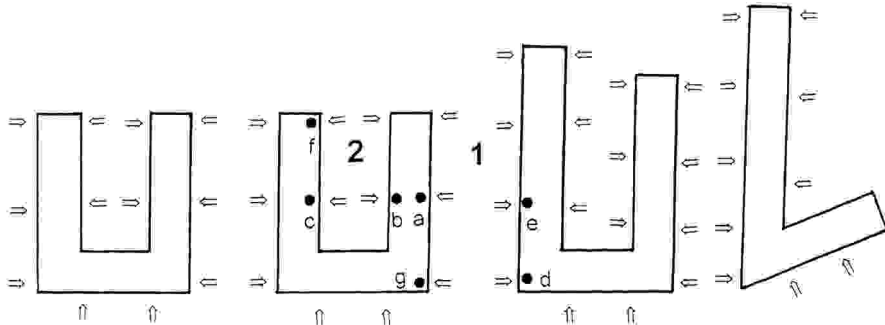


Figura 1. Croquis en planta de la manzana de edificios. Con flechas se indican los refugios existentes, con letras los estudiados y con números los patios en los que se realizó el estudio

Layout of the block of buildings used by the colony of free-tailed bats. Arrows indicate the location of shelters, letters those that were investigated and numbers the different yards where the present study took place

Captura y marcaje

La captura de ejemplares se realizó en dos refugios (a y b) y en sus patios correspondientes (1, 2) (Figura 1), y se aplicaron dos técnicas. La primera consistió en la utilización de una red en forma de saco, con un aro circular de aproximadamente 75 cm de diámetro en su parte superior y 130 cm de longitud, que se colocaba justo debajo del punto de salida. Este método aprovechaba el descenso que realizan los murciélagos al salir con el fin de tomar impulso para iniciar el vuelo. El horario se ajustó al mayor volumen de salidas, siempre al final del crepúsculo. Por observaciones propias se sabe que en ese periodo del crepúsculo emprenden el vuelo la mayor parte de los murciélagos que han pasado el día en el interior del refugio. La técnica se dosificó para reducir al mínimo las molestias y evitar el abandono de los refugios. Se emplearon más de 50 sesiones de media hora de duración.

El segundo método fue la captura al vuelo. Los murciélagos rabudos tienen costumbre de volar girando en círculos y de ceñirse a los edificios, aproximándose mucho a los puntos de salida de los refugios. Estos vuelos acrobáticos se aprovecharon para capturar los murciélagos con una gran red de 8,75 m² (250x350 cm) sujeta entre dos mástiles, que se colocaba en el patio en disposición vertical, per-

pendicular al edificio y al suelo, interceptando su trayectoria de vuelo a la altura del 5º piso. Con esta técnica se emplearon más de 30 sesiones de duración variable, dependiendo de la intensidad de vuelo en los patios. El horario fue también variable, predominando las capturas durante las primeras horas de la noche, cuando *Tadarida* muestra mayor actividad persecutoria.

De cada individuo se anotó: fecha, hora de captura, lugar, sexo, longitud del antebrazo, del quinto dedo, peso, estado reproductor, desgaste de la dentición, presencia y número de heridas o cicatrices en las alas, así como otras observaciones sobre comportamiento, ectoparásitos y circunstancias meteorológicas. Todos los ejemplares capturados se marcaron con anillas metálicas de la serie 4X (5,2 mm). En algunos casos se emplearon colores reflectantes para la posterior identificación de ejemplares en vuelo.

Observación nocturna

Se realizaron observaciones nocturnas tanto a la salida de los refugios como durante sus vuelos. Su frecuencia fue casi diaria en primavera y verano. El objetivo fue estimar el número de murciélagos de cada refugio, estudiar el comportamiento territorial, los vuelos de caza, las emisiones vocales y el horario de actividad (salidas y regresos durante la noche y al amanecer). Para ello se utilizó un intensificador de luz (NV 245 Nightech de Tasco) de dos aumentos con posibilidad de iluminación infrarroja, un detector de ultrasonidos tipo heterodino (Mini-3 Bat Detector Ultrasound Advice), prismáticos (Zeiss 8x30) y un foco de gran potencia (500.000 candelas). Las observaciones nocturnas se realizaron en los patios (1, 2) existentes entre los bloques (Figura 1).

RESULTADOS

Capturas y composición de los grupos

Se han capturado 173 ejemplares de los que 57 (32,9%) fueron recapturas.

A la salida del refugio se capturaron 132 ejemplares, de ellos 111 (84%) fueron hembras y 21 (16%) machos (Figura 2). Nunca salió más de un macho del mismo refugio, pero muchas veces salieron varias hembras. Se capturó una media de 2,5 hembras en las sesiones con resultado positivo, aunque su número fluctuó entre 1 y 9. Se encontró un macho solitario durante el mes de julio y un macho con varias hembras en primavera y entre agosto y octubre.

Mediante la técnica de captura al vuelo se cogieron 41 ejemplares, de ellos 39 (95%) fueron machos y solo 2 (4,8%) hembras.

DISTRIBUCIÓN DEL NÚMERO DE EJEMPLARES CAPTURADOS EN LAS DIFERENTES SESIONES PARA CADA SEXO
(SE HAN EXCLUIDO LOS VALORES NULOS)

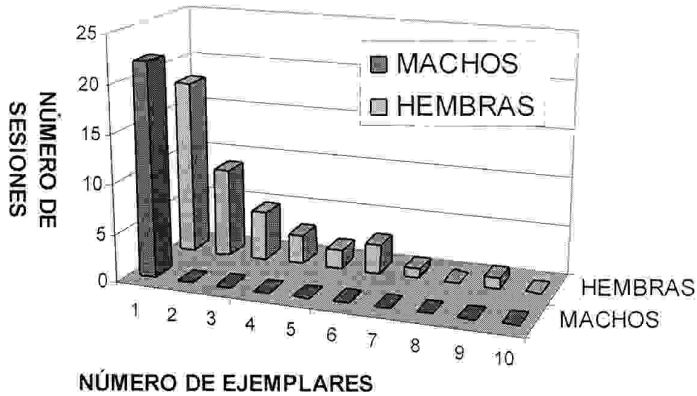


Figura 2. Distribución del número de ejemplares capturados a la salida de los refugios por sexos
Distribution pattern by sex of the captured individuals as they were leaving the shelter

Fenología de la reproducción

Durante el mes de junio la mayoría de las hembras capturadas se encuentran en avanzado estado de gestación. A finales de este mes (28/6/99) se recogió del suelo una cría de pocos días, con muy poco pelo, bajo uno de los refugios. Se trataba de una hembra con dentadura de leche, 15, 7 mm de antebrazo y 2 gramos de peso. Durante los meses de agosto y septiembre también se capturaron algunos ejemplares que mostraban síntomas de ser gestantes (elevado peso y abdomen abultado), aunque no se pudo confirmar este estado con total seguridad.

Evolución del peso

La Figura 3 refleja la evolución anual del peso medio para cada sexo obtenida de los datos de tres años. Se observa un peso mínimo en invierno que aumenta a lo largo del año. El obtenido para el individuo 103 se presenta en el gráfico (Figura 3). Se trataba de un macho dominante que se capturó cuatro veces saliendo del mismo refugio (Fig 1-a), la primera el 18 de junio de 1999 y la última el 3 de octubre de 1999. El peso medio de las hembras (31,4 g) (n=97) es significativamente mayor que el de los machos (28,4 g) (n=54) ($z=5,71$; $P<0,01$). Se ha tenido presente para el peso que los ejemplares que salían del refugio lo hacían con el estómago vacío y en igualdad de condiciones. No ocurre lo mismo con los capturados al vuelo (especialmente machos), que pudieron haber consumido insectos previamente. Aunque las capturas se realizaron a primeras horas de la noche no se puede descartar un posible sesgo por esta causa.

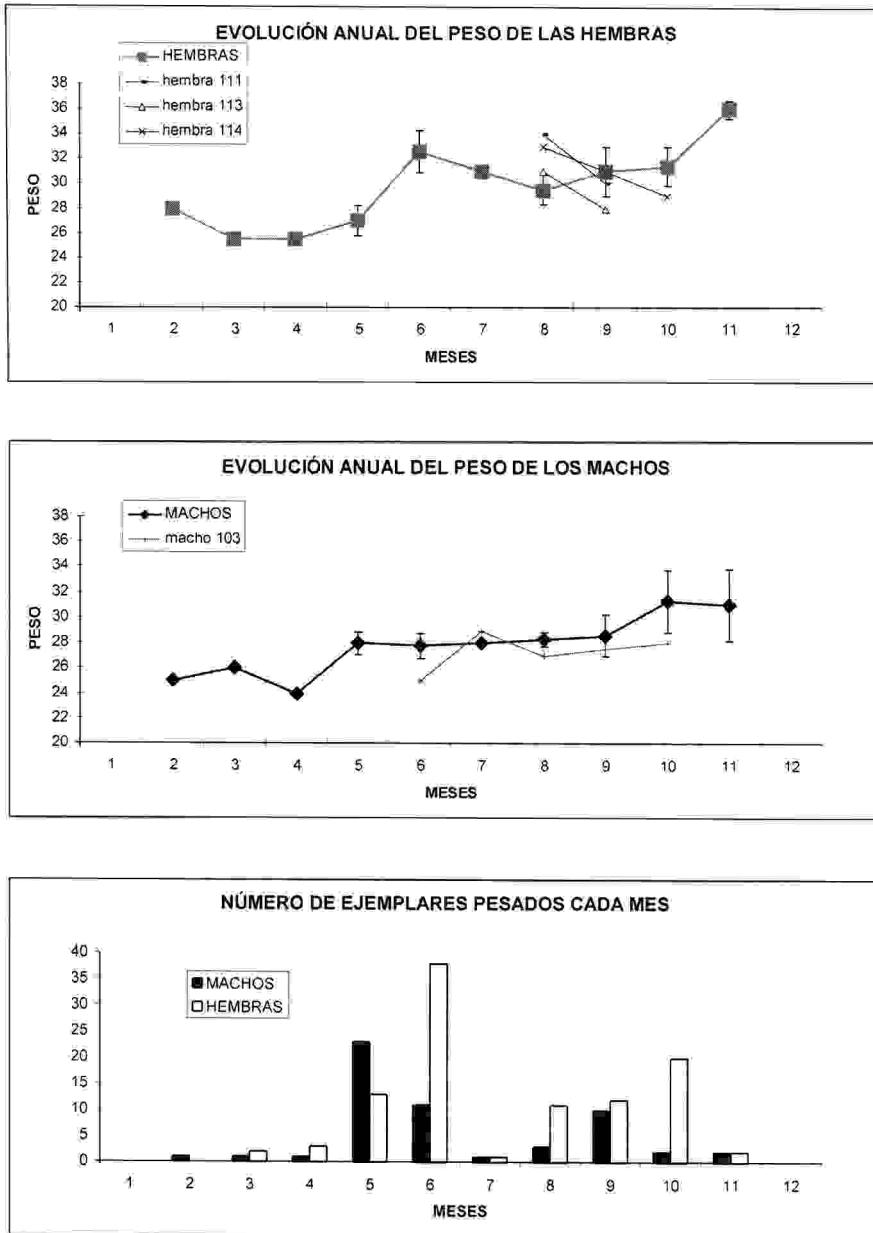


Figura 3. Evolución del peso medio mensual y su desviación típica en cada sexo
Annual distribution of mean weight by sex

Algunas hembras perdieron entre tres y cuatro gramos entre dos capturas consecutivas durante los meses de agosto y septiembre (Figura 3), lo que indica la probable existencia de partos tardíos.

Utilización de los refugios

En ningún momento pudo conocerse con exactitud el número de ejemplares presentes en el interior del refugio, de modo que se utilizó el número de los que salían tras el crepúsculo como método indirecto de estima mínima.

El control de ejemplares saliendo de dos refugios a lo largo de tres temporadas (Figura 4), refleja mayor presencia en mayo-junio y agosto-octubre, con mínimos en julio y en invierno (noviembre-marzo). Durante el mes de julio y principios de agosto los refugios fueron ocupados casi exclusivamente por un único macho, lo que parece indicar que las hembras gestantes los abandonan cuando se encuentran en avanzado estado de gestación para marcharse a los refugios de cría, regresando nuevamente en agosto y permaneciendo en ellos hasta octubre. Los jóvenes, identificables por su vuelo lento y por su torpe entrada a los refugios, formaron agrupaciones muy ruidosas en un refugio concreto (Figura 1-c) durante el mes de octubre. En invierno la mayoría de los ejemplares desaparecen de la colonia, permaneciendo únicamente algunos individuos, mayoritariamente machos. Esto se ha comprobado porque desde el interior del edificio se percibe claramente si está ocupado el refugio, gracias a los ruidos que producen incluso de día. Además *Tadarida teniotis* es una especie con deficiente termoregulación que no suele estar más de 8 días consecutivos sin salir (Arlettaz et al. 2000), lo que habría delatado su presencia en vuelo.

Las hembras anilladas cambian con frecuencia de refugio, aunque muestran cierta fidelidad hacia lugares concretos, ya que cuando se recuperaron se encontraron en el mismo lugar que la primera vez. Los machos permanecen más fieles y los cambios están asociados a la pérdida del dominio tras haber sido desplazados de su refugio (territorio) por otro macho. Un ejemplar marcado con reflectante de color rojo fue capturado 5 veces durante el año 2001 cuando salía del mismo refugio (Figura 1-a) o volaba junto él. Este mismo ejemplar fue observado con mucha frecuencia en vuelo, participando en persecuciones con otros machos por lo que se dedujo que era el macho dominante de ese refugio, al menos entre el 23 de mayo de 2001 (cuando se le colocó la anilla) y el 11 de octubre de ese año. Ese mismo refugio tuvo durante 1999 un macho diferente que fue capturado cuatro veces entre junio y octubre. En otro refugio con seguimiento intenso (Figura 1-b) un mismo macho fue capturado al salir en cuatro ocasiones, entre el 7 de junio de 2000 y el 28 de junio de 2001.

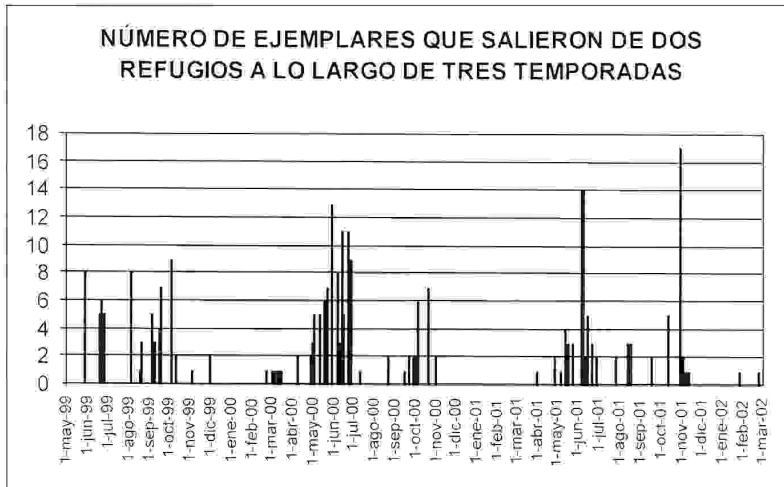


Figura 4. Número de ejemplares que salieron de dos refugios a lo largo de tres temporadas

Distribution in absolute frequencies of the individuals leaving the shelters along the three-season study period

Comportamiento territorial

El murciélago rabudo emite una gran variedad de llamadas sociales audibles, tanto desde los refugios como en vuelo (Ahlén 1990), así como señales de caza (Zbinden y Zingg 1986). En primavera y en verano (agosto-septiembre) se escucharon ejemplares que “cantaban” al final de la noche desde la parte alta de cada refugio. Estas sesiones pueden durar más de una hora. Dicho “canto” emitido de forma persistente se aceleraba y aumentaba de intensidad con la proximidad de algún otro murciélago en vuelo. Y en ocasiones se pudo comprobar la entrada de murciélagos atraídos por estas llamadas en uno de los refugios (Figura 5).

La Figura 6 esquematiza los comportamientos observados durante los vuelos territoriales a baja altura en los patios vistos en planta. De acuerdo con las capturas de individuos en vuelo hemos comprobado que las persecuciones aéreas corresponden exclusivamente a machos volando en la proximidad de los refugios, a una altura de entre 15 y 30 metros sobre el suelo. Los murciélagos dan vueltas cerradas rozando el refugio y emitiendo fuertes chillidos. Normalmente las persecuciones son por pares, aunque pueden participar hasta cuatro o cinco ejemplares. Tras la persecución, cuando los demás murciélagos se marchan, el macho dominante regresa a su refugio. Estas persecuciones son muy frecuentes a lo largo de la noche, especialmente durante las 2 ó 3 horas inmediatas al crepúsculo, tanto en primavera como en otoño. Su duración es variable pudiendo llegar

a 10 o 15 minutos. En algunos casos, los individuos implicados en estas persecuciones, se aproximan entre sí mucho en el aire y entonces chillan más fuerte. Los ejemplares capturados durante las persecuciones suelen recapturarse con frecuencia, lo que indica que los mismos machos compiten frecuentemente por el mismo refugio. A lo largo del año 2001 se observó que un macho, dominante marcado con anilla de color rojo, participaba en numerosas persecuciones. Su comportamiento reiterado sirvió para completar la Figura 6.

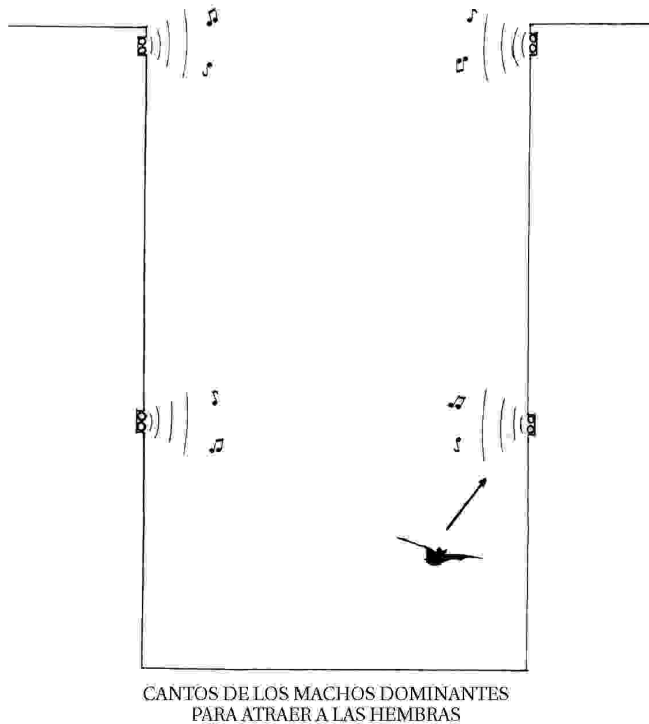


Figura 5. Emisiones vocales desde los posaderos
Diagram of males mating-calls from their shelters

Se ha observado que los ejemplares en mano, especialmente los machos, desprenden un fuerte olor que recuerda de alguna forma al apio (*Apium graveolens*), más fuerte y persistente que el de las hembras. Este olor impregna también la cercanía de los refugios y se aprecia en el aire en calma cuando pasan volando muy cerca (aproximadamente a un metro).

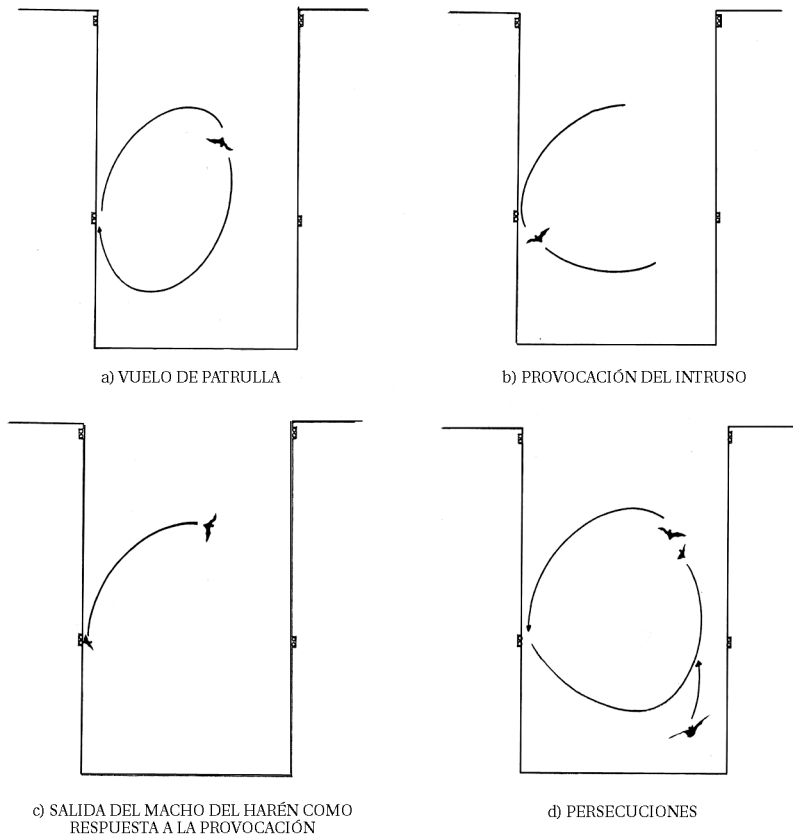


Figura 6. Comportamiento durante los vuelos territoriales a baja altura: a) Vuelo de patrulla; b) Provocación del intruso; c) Salida del macho del harén como respuesta a la provocación; d) Persecuciones

Behaviour during territorial flights at low-altitude: a) Patrol flight; b) Intruder provocation; c) Departure of the harems dominant male in replay to a provocation; d) Persecutions

Caza en altura

Con frecuencia se observaron vuelos a gran altura (200-300 metros sobre el suelo), especialmente entre junio y septiembre. Se ha podido ver también cómo realizan la ascensión hasta ese nivel tras el crepúsculo describiendo amplios círculos, mediante un persistente batido de alas y un aparente gran esfuerzo. Es frecuente también verlos ascender y volar por parejas. Cuando se encuentran a gran altura, con algo de viento en contra, se paran a veces en vuelo cernido.

DISCUSIÓN

Las colonias más grandes de *Tadarida teniotis* pueden albergar varios centenares de individuos, repartidos en distintas grietas o refugios próximos (Mille 1988). La colonia estudiada se ha estimado que puede albergar entre 300 y 400 murciélagos, lo que la convierte en una de las más grandes conocidas para la especie.

Ciclo biológico

La información sobre el ciclo biológico del murciélago rabudo es todavía fragmentaria. En Francia, Suiza y España se sabe que los partos tienen lugar preferentemente entre junio y julio (Mille 1988, Arlettaz 1993, Ibañez et. al., en prensa). En este trabajo se ha encontrado un resultado similar, pero las curvas de evolución anual de pesos, la presencia de hembras lactantes en meses tardíos señalada también por Lewis y Harrison (1962), y la llamativa pérdida de peso de algunas hembras entre agosto y septiembre (Figura 3), inducen a sospechar de la existencia más o menos generalizada de partos fuera de dicho periodo y de una notable asincronía en los mismos. Se ha observado que las hembras que se encuentran en la misma etapa de la gestación se reúnen en determinados refugios cuando se aproxima la época de los nacimientos, existiendo sincronía entre los miembros de estos subgrupos. Se han encontrado hembras gestantes desde principios de junio hasta mediados de agosto. El incremento del peso de las hembras durante el mes de mayo y junio corresponde a la gestación, y su caída, entre finales de junio y principios de julio, a la principal época de partos. El descenso del peso de los machos en abril posiblemente refleje el desgaste ocasionado por las disputas territoriales.

Se han observado dos picos de actividad sexual, uno en primavera y otro en verano (agosto-septiembre) tras la cría. Los Molósidos tienen en su mayoría ciclos poliéstricos (Kingdon 1974), aunque la duración de la estación reproductora decrece al aumentar la latitud. Se ha sugerido que esta estrategia les permite escapar de las restricciones que afectan a otros microquirópteros favorecida también por su elevada capacidad de vuelo y comportamiento alimenticio (Bernard y Cumming 1997). Al menos dos especies de molósidos *Molossus fortis* y *Tadarida condylura* tienen ciclos poliéstricos con estro postparto, pudiendo quedar las hembras preñadas entre 1 y 3 semanas después del parto (Kruttsch y Crichton 1985, Vivier y Van Der Merwe 1997). Por el contrario *Tadarida aegyptiaca* muestra monoestria estacional, lo que se ha achacado a su largo periodo de gestación (Bernard y Tsita 1995). Es poco probable que en la Península Ibérica puedan producirse dos partos al año por la escasez de tiempo para completar la gestación y la lactancia. Posiblemente lo que existe es una cierta asincronía o sincronización por grupos, con un

periodo de reproducción muy extendido. Una posibilidad es que los partos tardíos correspondan a hembras jóvenes con reciente madurez sexual. En otras especies de quirópteros la prolongación de los partos está directamente influida por las condiciones meteorológicas de su entorno, así como por las condiciones físicas del individuo (Ransome y McOwat 1994).

Organización social

En varias especies de murciélagos europeos que se organizan en harenes: *Pipistrellus kuhlii* (Barak y Yom-Tob 1991), *Plecotus auritus* (Benzal 1991), *Pipistrellus nathusii* (Rachwald 1992) y *Nyctalus leisleri* (Bernd y Ohlendorf 1998), los machos dominantes muestran descenso de peso en otoño. En *Tadarida teniotis* este fenómeno se produce especialmente en primavera. (En agosto se ha encontrado también descenso de peso para un macho dominante) (Figura 3).

La proporción de sexos observada, el comportamiento territorial, el fuerte olor de los machos ya constatado por Arlettaz (1993), los hematomas y cicatrices en las alas; así como los cantos ritualizados de los machos dominantes y su defensa del refugio, coinciden en términos generales con lo descrito para otros murciélagos con organización social en harenes (Kunz et al. 1983, Barak y Yom-Tov 1991, Rachwald 1992, Bernd y Ohlendorf 1998, Gerell-Lundberg y Gerell 1994). Comportamientos similares se han encontrado también en varias especies del género *Tadarida* (Fenton y Rautenbach 1986, McWilliam 1988, Bernard y Tsita 1995).

Cada refugio conserva su uso específico. Aunque todos son iguales desde fuera, son utilizados de distinta manera. Los refugios que albergan harenes en primavera y otoño suelen ser ocupados por un único macho y varias hembras. El refugio donde se concentran los jóvenes (Fig 1-c) es utilizado todos los años en las mismas fechas. Las observaciones de individuos solitarios, generalmente en la parte baja de los refugios, cuestión señalada también por Mille (1988), inducen a pensar que los machos subordinados viven aislados, ocupando emplazamientos de peor calidad.

La formación de harenes en primavera marca una diferencia importante respecto a los demás murciélagos europeos. Como ha señalado Saint Girons (1973), es probable que *Tadarida teniotis* no manifieste reproducción diferida, igual que ocurre con el resto de los Molósidos. Esto explicaría la formación de los harenes primaverales, mientras la existencia de partos posteriores, podría ser la consecuencia de la formación de los harenes estivales.

Comportamiento territorial

Durante la época de celo los machos dominantes dedican gran parte de la noche a patrullar, efectuando frecuentes persecuciones de acoso con la consiguiente

pérdida de peso. Estos individuos posiblemente se alimenten en las proximidades de su refugio con el fin de defenderlo, como se ha comprobado en otras especies de quirópteros (Williams 1986).

Las emisiones de sonidos estridentes de los machos dominantes desde sus refugios antes del amanecer, que han sido descritas también por Arlettaz (1990) en los Alpes, se interpretan como exhibiciones para atraer a las hembras en competencia con los otros machos, cuando éstas van llegando al refugio tras haber comido durante la noche en zonas alejadas, como ocurre en otros murciélagos (Gerell y Lundberg 1985, Lundberg y Gerell 1986, Kronwitter 1988, Barak y Yon-Tov 1991, Gerell-Lundberg y Gerell 1994, Helversen y Helversen 1994). La colocación de los machos en puntos elevados se ha descrito en *Nyctalus leisleri* (Bernd y Ohlendorf 1998). Estos autores comprobaron que los machos dominantes se sitúan en zonas altas para ser bien detectados acústica y olfativamente, en situación estratégica para atraer a las hembras y rivalizar con los subordinados de forma óptima. Los vuelos de patrulla y los gritos de advertencia también se han descrito para esta especie.

Existen muchas similitudes en las pautas de comportamiento descritas para *Tadarida*, *Pipistrellus* y *Nyctalus* durante el celo. De manera general los machos dominantes emiten llamadas sociales posados o en vuelo en las proximidades de su refugio. Estas llamadas tratan de atraer a las hembras que entran a ocupar el refugio defendido por el macho. Los machos están defendiendo un recurso (refugio) que ofrecen a las hembras. El comportamiento reproductor se ajusta a "Poliginia de defensa de recurso" en el que el recurso a defender en este caso es el refugio y cada macho convive con un grupo inestable de hembras (Altringham 1996, Kunz et al. 1983, Rachwald 1992, Williams 1986, Kronwitter 1988). Los cambios en la composición de los grupos de hembras pueden estar relacionados con la presencia de subgrupos, como se ha comprobado en otras especies de quirópteros (Williams 1986). En *Tadarida pumila* la poliginia es de defensa de las hembras, que en este caso forman grupos estables (McWilliam 1988).

En los murciélagos estudiados las señales acústicas suelen estar relacionadas también con emisión de olor más o menos acusada. En general se asume que utilizan el fuerte olor como atrayente de las hembras o para marcar el territorio frente a los subordinados (Fenton 1985, De Fanis y Jones 1995, Haffner 1995, Bloss 1999, Voight y Helversen 1999, Bouchard 2001).

El análisis de las heridas y cicatrices en las alas de los ejemplares capturados indican que los murciélagos rabudos se muerden entre sí con frecuencia. Las hembras también presentan muchas heridas. Lo más probable es que se generen en los refugios como ocurre en otras especies coloniales por molestias o para disponer de una posición ventajosa en el grupo. No se puede descartar que también se

muerdan durante las persecuciones ya que los machos, cuando están más próximos en vuelo, emiten fuertes chillidos.

Movimientos estacionales

Existe cierta incertidumbre sobre el comportamiento migratorio de *Tadarida teniotis*. Algunos autores han propuesto que se trata de una especie migratoria (Saint Girons 1973), mientras otros la consideran sedentaria (Arlettaz 1990; Ibáñez y Pérez-Jordá 1998). Los refugios estudiados en España y Francia muestran una caída del número de ejemplares en invierno (Ibáñez et al. en prensa, Arlettaz et al. 2000 y este trabajo). Se desconoce si durante este periodo ocupan refugios próximos, o si por el contrario realizan desplazamientos migratorios más o menos amplios. A la vista de la utilización de los refugios obtenida en este estudio y teniendo en cuenta que no suelen estar más de 8 días sin salir por su deficiente termoregulación (Arlettaz et al. 2000), suponemos que si estuvieran hibernando, se habría percibido movimiento en días cálidos de invierno, ya que el seguimiento ha sido bastante intenso en todas las épocas, y se habrían escuchado desde el interior de los refugios. La ausencia invernal casi total en el área, nos induce a pensar en posibles movimientos estacionales, a la espera de obtener alguna evidencia, como recuperaciones de anillas, que confirmen desplazamientos de cierta amplitud.

Vuelos en altura

El murciélago rabudo está especializado en el consumo de insectos blandos, especialmente lepidópteros y neurópteros que capturan gracias a su baja frecuencia de ecolocación (Whitaker et. al. 1994, Rydell y Arlettaz 1994). Algunos de estos insectos efectúan migraciones en las que se elevan hasta altos niveles de la troposfera (Drake y Farrow 1988, Beerwinkle et al. 1994). Durante los vuelos de alimentación en altura, probablemente *Tadarida teniotis* los consume, ya que los insectos se concentran en determinadas capas favorecidas por situaciones atmosféricas concretas (Drake y Farrow 1988, Beerwinkle et al. 1994). Este comportamiento no había sido descrito en esta especie, pero sí en otras del género *Tadarida* (Williams 1973, Griffin y Thompson 1982, Fenton y Griffin 1997), así como en vespertilionidos como el Nóctulo común (Kronwitter 1988). Los insectos podrían aprovechar la ascensión del aire caliente que se produce al anochecer hasta una altura entre 200 y 500 metros donde se originan generalmente las inversiones térmicas. En esa zona la velocidad del viento aumenta y el gradiente térmico cambia de signo con la altura (Beerwinkle et al. 1994). La observación de vuelos altos se realizó con más frecuencia en días cálidos de verano (situaciones anticiclónicas). Además estos vuelos de caza a bastante altura se han podido observar también, fuera del contexto de este trabajo, en septiembre de 2000 sobre la ciudad de Castellón.

AGRADECIMIENTOS

Carlos Ibañez realizó valiosas sugerencias y proporcionó abundante bibliografía. Javier Juste tradujo el resumen al inglés y ambos revisaron el primer borrador. Dos revisores anónimos mejoraron sustancialmente el manuscrito original. Este trabajo no ha tenido ningún tipo de financiación.

REFERENCIAS

- AELLEN, V. (1966). Notes sur *Tadarida teniotis* (Mammalia, Chiroptera)-1. Systématique, paléontologie et peuplement, répartition géographique. *Rev. Suisse de Zool.*, 73: 119-159.
- AHLÉN, I. (1990). *Identification of bats in flight*. Swedish Society for Conservation of Nature and the Swedish Youth Association for Environmental Studies and Conservation.
- ALTRINGHAM, J. D. (1996). *Bats. Biology and Behaviour*. Oxford University Press.
- ARLETTAZ, R. (1990). Contribution à l'éco-éthologie du molosse de cestoni, *Tadarida teniotis* (Chiroptera), dans les Alpes Valaisannes (sud-ouest de la Suisse). *Z. Säugetierkd.*, 55: 28-42.
- ARLETTAZ, R. (1993). *Tadarida teniotis* tail. *Myotis*, 31: 155-162.
- ARLETTAZ, R., C. RUCHET, J. AESCHIMANN, E. BRUN, M. GENOUD Y P. VOGEL (2000). Physiological traits affecting the distribution and wintering strategy of the bat *Tadarida teniotis*. *Ecology*, 81: 1004-1014.
- ARROYO, J.J., C. RODRÍGUEZ Y C. IBÁÑEZ (1986). Análisis citogenético -cariotipo bandeado- de *Tadarida teniotis* (Rafinesque, 1814) (Molossidae-Chiroptera). *Genética Ibérica*, 38: 93-103.
- BARAK, Y. E Y. YOM-TOV (1991). The mating system of *Pipistrellus kuhlii* (Microchiroptera) in Israel. *Mammalia*, 55: 285-292.
- BEERWINKLE, K. R., J. D. LÓPEZ, J. A. WITZ, P. G. SCHLEIDER, R. S. EYSTER Y P. D. LINGREN (1994). Seasonal radar and meteorological observations associated with nocturnal insect flight at altitudes to 900 meters. *Environ. Entomol.*, 23: 676-683.
- BENZAL, J. (1991). Population dynamics of the brown long eared bat (*Plecotus auritus*) occupying bird boxes in a pine forest plantation in Central Spain. *Neth. J. Zool.*, 41: 241-249.
- BENZAL, J., O. DE PAZ Y J. GIBBERT (1991). Los murciélagos de la Península Ibérica y Baleares. Patrones biogeográficos de su distribución. En: Benzal, J., De Paz, O., (Eds.). *Los murciélagos de España y Portugal*. ICONA. Madrid.
- BERNARD, R. T. F. Y G. S. CUMMING (1997). African bats: evolution of reproductive patterns and delays. *Quart. Rev. Biol.*, 72: 253-274.
- BERNARD, R. T. F. Y J. N. TSITA (1995). Seasonally monoestrous reproduction in the molossid bat, *Tadarida aegyptiaca* from low temperate latitudes (33°S) in South Africa. *S. Afr. Tydskr. Dierk.*, 30: 18-22.
- BERND, V. Y L. OHLENDORF (1998). Zur Wahl der Paarungsquartiere und zur Struktur der Haremsgesellschaften des Kleinabendseglers (*Nyctalus leisleri*) in Sachsen-Anhalt. *Nyctalus*, 6: 492-505.
- BLOSS, J. (1999). Olfaction and the use of chemical signals in bats. *Acta Chiropterologica*, 1: 31-45.
- BOUCHARD, S. (2001). Sex discrimination and roostmate recognition by olfactory cues in the African bats, *Mops condylurus* and *Chaerephon pumilus* (Chiroptera: Molossidae). *J. Zool., Lond.*, 254: 109-117.

- DE FANIS, E. Y G. JONES (1995). The role of odour in the discrimination of conspecifics by pipistrelle bats. *Anim. behav.*, 49: 835-839.
- DESMET, J. F. Y J. F. NOBLET (1976). Données sur la Pipistrelle de Nathusius *Pipistrellus nathusii* le Molosse de Cestoni *Tadarida teniotis* et la Sérotine bicolore *Vespertilio murinus* dans le département de L'Isère. *Mammalia*, 40: 521-523.
- DRAKE, V. A. Y R. A. FARROW (1988). The influence of atmospheric structure and motions on insect migration. *Annu. Rev. Entomol.*, 33: 183-210.
- FENTON, M. B. (1985). *Communication in the Chiroptera*. Indiana University Press. Bloomington.
- FENTON, M. B. Y I. L. RAUTENBACH (1986). A comparison of the roosting and foraging behaviour of three species of African insectivorous bats (Rhinolophidae, Vespertilionidae, and Molossidae). *Can. J. Zool.*, 64: 2860-2867.
- FENTON M. B. Y D. R. GRIFFIN (1997). High-altitude pursuit of insects by echolocating bats. *J. Mammal.*, 78: 247-250.
- GERELL, R. Y K. LUNDBERG (1985). Social organization in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16: 177-184.
- GERELL-LUNDBERG, K. Y R. GERELL (1994). The mating behaviour of the pipistrelle and the Nathusius' Pipistrelle (Chiroptera) a comparison. *Folia zool.*, 43: 315-324.
- GRIFFIN, D. R. Y D. THOMPSON (1982). High altitude echolocation of insects by bats. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 303-306.
- HAFFNER, M. (1995). The possibilities of scent marking in the Mouse-eared bat *Myotis myotis* (Borkhausen, 1797) and the Noctule bat *Nyctalus noctula* (Schreber, 1774) (Mammalia, Chiroptera). *Z. Säugetierkd.*, 60: 112-118.
- HELVERSEN, O. Y D. HELVERSEN 1994. The "advertisement song" of the lesser noctule bat (*Nyctalus leisleri*). *Folia zool.*, 43: 331-338.
- IBÁÑEZ, C. Y J. L. PÉREZ-JORDA (1998). Longevity in the European free-tailed bat (*Tadarida teniotis*). *J. Zool., London*, 245: 213-214.
- IBÁÑEZ, C. Y J. L. PÉREZ-JORDA. *Tadarida teniotis* (Rafinesque, 1814) - *Europäische Bulldoggfledermaus*. *Handbuch der Säugetiere Europas. Vol. 4/2 (Krapp, F. ed.)*. AULA-Verlag Wiesbaden, Alemania (en prensa).
- KINGDON, J. (1974). *East African Mammals. An Atlas of Evolution in Africa*. Vol. 2: 328-331.
- KRUTZSCH, P. H. Y E. G. CRICHTON (1985). Observations on the reproductive cycle of female *Molossus fortis* (Chiroptera: Molossidae) in Puerto Rico. *J. Zool., London*, 207: 137-150.
- KUNZ, T. H., P. V. AUGUST Y C. D. BURNETT (1983). Harem social organization in cave roosting *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica*, 15: 133-138.
- KRONWITTER, F. (1988). Population structure, habitat use and activity patterns of the noctule bat, *Nyctalus noctula* Schreb, 1774 (Chiroptera: Vespertilionidae) revealed by radio-tracking. *Myotis*, 26: 23-85.
- LEGENDRE, S. (1984). Étude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques. *Rev. Suisse de Zool.*, 91: 399-442.
- LEWIS, R. E. Y D. R. HARRISON (1962). Notes on bats from the Republic of Lebanon. *Proc. Zool. Soc.*, London 138: 473-486.
- LUNDBERG, K. Y R. GERELL (1986). Territorial advertisement and mate attraction in the bat *Pipistrellus pipistrellus*. *Ethology*, 71: 115-124.

- McWILLIAM, A. N. (1988). Social Organization of the bat *Tadarida (Chaerephon) pumila* (Chiroptera: Molossidae) in Ghana, West Africa. *Ethology*, 77: 115-124.
- MILLE, J. L. (1988). Une Colonie de Molosses de Cestoni *Tadarida teniotis* a Sisteron. *Faune de Provence*, 9: 102-103.
- MITCHELL-JONES, A. J., G. AMORI, W. BOGDANOWICZ, B. KRYSZTOFEK, P. J. H. RELINDERS, F. SPITZENBERGER, M. STRUBBE, J. B. M. THISSEN, V. VOHRALÍK Y J. ZIMA (eds.) (1999). *Atlas of European Mammals*. Academic Press, London, Reino Unido.
- RACHWALD, A. (1992). Social organization, recovery frequency and body weight of the bat *Pipistrellus nathusii* from northern Poland. *Myotis*, 30: 109-118.
- RANSOME, R. D. Y T. P. McOWAT (1994). Birth timing and population changes in greater horseshoe bat colonies (*Rhinolophus ferrumequinum*) are synchronized by climatic temperature. *Zool. J. Linn. Soc.*, 112: 337-351.
- RYDELL, J. Y R. ARLETTAZ (1994). Low frequency echolocation enables the bat *Tadarida teniotis* to feed on tympanate insects. *Proc. R. Soc. Lond.* 257: 175-178.
- SAINT GIRONS, M. C. (1973). *Les mammifères de France et du Benelux (faune marine exceptée)*. Doin, Paris.
- VIVIER, L. Y M. VAN DER MERWE (1997). Reproduction in the female Angolan free-tailed bat, *Tadarida (Mops) condylura* (Microchiroptera: Molossidae), in the eastern Transvaal, South Africa. *J. Zool., Lond.*, 243: 507-521.
- VOIGHT, C. C. Y O. V. HELVERSEN (1999). Storage and display of odour by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera, Emballonuridae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 47: 29-40.
- WHITAKER, J. O., B. SHALMON, Y T. H. KUNZ (1994). Food and feeding habits of insectivorous bats from Israel. *Z. Säugetierkd.*, 59: 74-81.
- WILLIAMS, C. (1986). Social Organization of the Bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology*, 71: 265-282.
- WILLIAMS, T. C., L. C. IRELAND Y J. M. WILLIAMS (1973). High altitude flights of the free-tailed bat, *Tadarida brasiliensis*, observed with radar. *J. Mammal.*, 54: 807-821.
- ZBINDEN, K. Y P. E. ZINGG (1986). Search and hunting signals of echolocating european free-tailed bats, *Tadarida teniotis*, in southern Switzerland. *Mammalia*, 50: 9-25.