



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLAS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA

---

---

**Evaluación de patrones geográficos en vocalizaciones del murciélago *Glossophaga soricina* en la región de tierra caliente, Michoacán.**

**TESIS**

Que presenta

**Biol. Isis Johana Montoya  
Valdivias**

Como requisito para obtener el título profesional de  
**Maestra en Ciencias Biológicas**

Directora de tesis

Dra. Yvonne Herrerias Diego

Codirector de tesis

Dr. Alejandro Salinas Melgoza

Morelia, Michoacán, Marzo 2019.



**ÍNDICE**

<b>I. RESUMEN .....</b>	<b>1</b>
<b>II. SUMMARY.....</b>	<b>2</b>
<b>III. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>3</b>
<b>IV. OBJETIVOS .....</b>	<b>11</b>
<b>V. HIPÓTESIS.....</b>	<b>12</b>
<b>VI. PREDICCIÓN .....</b>	<b>12</b>
<b>VII. MATERIALES Y MÉTODOS .....</b>	<b>13</b>
<b>VIII. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....</b>	<b>19</b>
<b>IX. RESULTADOS .....</b>	<b>22</b>
<b>X. DISCUSIÓN.....</b>	<b>36</b>
<b>XI. COCLUSIONES.....</b>	<b>44</b>
<b>XII. ANEXO .....</b>	<b>45</b>
<b>XIII. BIBLIOGRAFIA .....</b>	<b>53</b>

## *Dedicatoria*

*A toda mi familia, por siempre estar a mi lado y creer en mí, por darme las fuerzas y los ánimos necesarios para seguir mis sueños y cumplir mis metas.*

*A mi nueva familia, por hacerme parte de sus vidas y recibirme con todo su corazón.*

*"La familia siempre es lo más importante"*

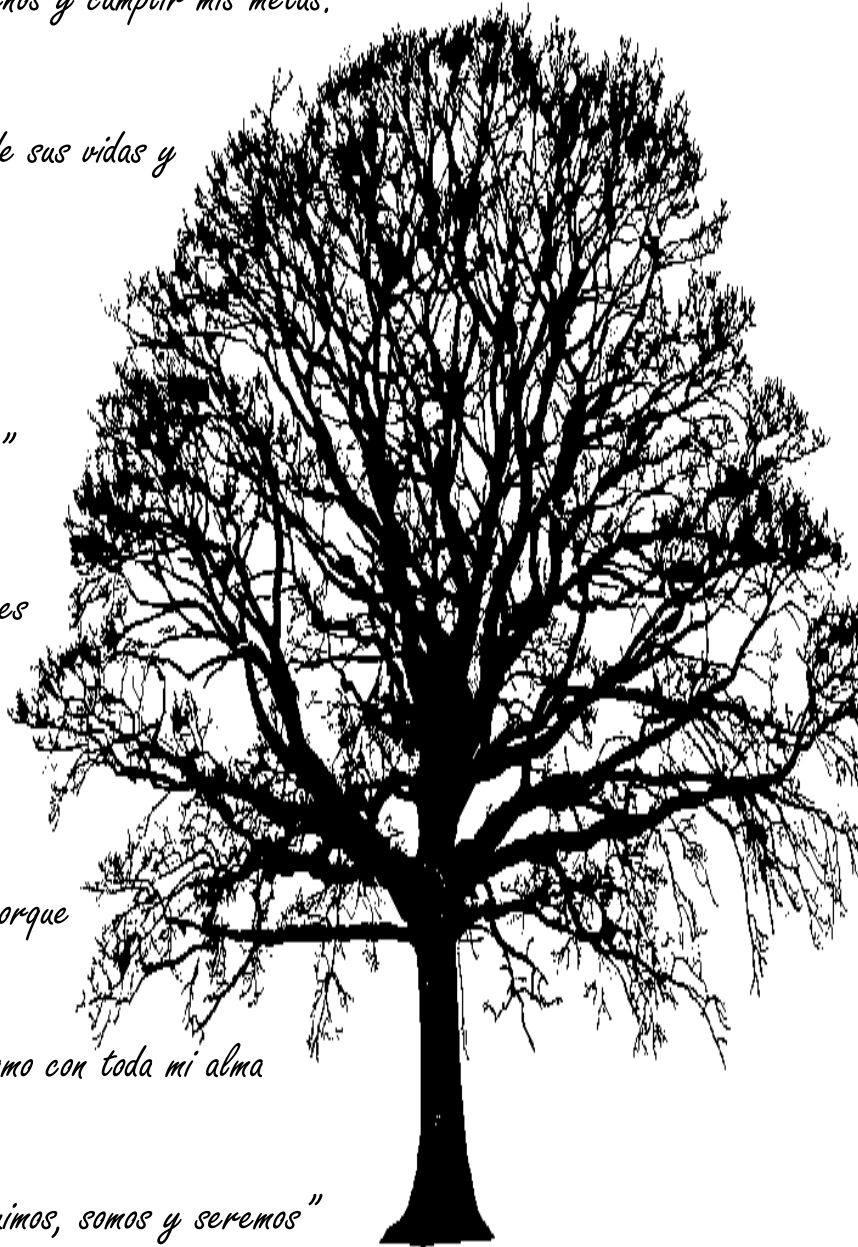
*A mi esposo, mi compañero de vida, esto es*

*para ti, gracias por brindarme tu amor*

*incondicional. Celebremos nuestra unión porque*

*juntos hemos vencido la adversidad. Te amo con toda mi alma*

*"Por lo que fuimos, somos y seremos"*



## Agradecimientos

A todos mis amigos, gracias por brindarme las palabras “mágicas” para no tirar la toalla en los momentos en los que sentía que ya no podía avanzar más. A pesar de que nuestro caminos se han ido separando, sé que siempre puedo contar con todos ustedes y ustedes conmigo.

A mi asesora Dra. Yvonne Herrerias y mi coasesor de tesis Alejandro Salinas, por aceptarme y permitirme desarrollar este proyecto, por echarme la mano en los momentos que más lo necesite.

Al Dr. Miguel Salinas, por ayudarme con los estadísticos y tenerme paciencia para la comprensión de los mismos, muchas gracias Mike me salvaste la vida.

A el resto del comite tutorial (Dr. Luis Felipe Mendoza, Dr. Javier Salgado y Dr. Roberto Sosa), por guiarme y acompañarme en el camino de la maestría, por brindarme sus consejos y sus buenos deseos.

A todos las personas de las localidades de San Francisco, Palma de Huaro, La vinata, La Bonetera y El Chocolate, especialmente a Don Nacho, Doña Anahi y familia, Don Lázaro y Familia, Señor José, Señora Andrea y familia, gracias por abrirnos las puertas de sus hogares haciéndonos sentir como en casa.

A la institución CONACYT por la beca otorgada durante el proceso de la maestría. También por el apoyo financiero otorgado al Laboratorio Nacional de Análisis y Síntesis Ecológica para la conservación de los Recursos Genéticos (proyecto No. 280505).



## I. RESUMEN

Las señales acústicas de los murciélagos tienen un papel muy importante en la organización social de los individuos. Las señales acústicas pueden presentar patrones de variación geográficos. Los patrones de variación que los murciélagos presentan preferentemente son el de diferenciación por distancia y en menor medida diferenciación por sitio o por área geográfica. Se estudió la variación geográfica en los llamados acústicos de una especie de murciélago *Glossophaga soricina* en cuatro localidades pertenecientes a la región de tierra caliente en el estado de Michoacán. El grado de residencia de la especie y su alta capacidad social podrían fomentar la presencia de patrones de variación geográfica de forma gradual. Los resultados indican una marcada variación en las características de las vocalizaciones de *G. soricina* entre localidades. Se encontró que las localidades muestreadas se diferenciaron entre ellas, posiblemente fomentado por movimientos limitados de la especie y por el potencial aislamiento que genera la presencia de la Presa de Infiernillo entre sitios. Por otro lado, la variación acústica de las vocalizaciones se correlacionó significativamente con la distancia geográfica, esto sugiere que las presiones culturales son las impulsoras de la variación en las señales acústicas. La presencia de estos dos patrones geográficos sugiere la presencia de los patrones de variación geográfica de forma jerárquica.

## II. SUMMARY

The acoustic signals of bats have a very important role in the social organization of individuals. Drift and selection are the main factors of encouraging geographical variation in the characteristics of acoustic signals. These acoustic signals are susceptible to various evolutionary pressures, however, the processes that give rise to the variations in the calls are little unexplored. The geographical variation in the acoustic calls of a *Glossophaga soricina* bat species was studied in four localities belonging to the hot earth region in the state of Michoacán. It was also evaluated if the acoustic variation was driven by cultural evolution. The results showed a marked variation among localities of the characteristics of *G. soricina* vocalizations. The acoustic variation of the vocalizations was significantly correlated with the geographical distance, this indicates that the cultural pressures are the drivers of the variation in the acoustic signals. Due to the results it is proposed that the action of cultural evolution promotes, in a certain part, the variation in the vocalizations of the individuals of the sampled localities.



### III. INTRODUCCIÓN

La comunicación intraespecífica (i.e. cuando los individuos de una misma especie se comunican entre ellos) involucra un intercambio de información que facilita la interacción. El poder tener una buena comunicación ayuda a los organismos a regular actividades vitales para ellos, como pueden ser buscar y cazar alimento, marcar territorios, apareamiento y para la crianza y defensa de la descendencia (Martínez 2003). Por lo tanto, es necesario que los individuos de diferentes poblaciones puedan comunicarse entre sí. Esto es particularmente importante para aquellos individuos que realizan grandes desplazamientos como pueden ser aquellos que migran o que realizan movimientos de dispersión, ya que una variación en una señal usada en la comunicación puede ser el punto decisivo si un individuo puede conseguir o no algún recurso o pueda reproducirse.

La variación geográfica se define como los cambios en algunas características que se pueden detectar entre poblaciones (Falconer 1986). Las poblaciones de especies pueden presentar variaciones geográficas en diversos aspectos como pueden ser su morfología, fisiología y el comportamiento (Dobzhansky *et al.* 1978). La mayoría de los estudios de variación geográfica se han enfocado en las variaciones morfológicas y fisiológicas entre individuos de diferentes poblaciones. Sin embargo, los estudios de la variación geográfica en la conducta de los individuos han tomado más fuerza en los últimos años, especialmente aquellos estudios que se ven involucradas con la comunicación acústica.

Es importante conocer las variantes geográficas de las señales acústicas ya que pueden tener un impacto en la comunicación de los individuos y las especies al limitar el intercambio de información entre ellos. Las diferencias geográficas acústicas pueden ocurrir en las señales de apareamiento como la selección de pareja y el reconocimiento del compañero (Ryan 1986, Andersson 1994, Wells y Henry 1998, Foster 1999, Ptacek 2000, Irwin et al. 2001, Panhuis *et al.* 2001, Kingston y Rossiter 2004, Patten *et al.* 2004). Estas variaciones potencialmente podrían llevar a los individuos al aislamiento reproductivo, promoviendo la divergencia entre poblaciones y la especiación.

La variación geográfica en señales acústicas se encuentra presente en distintos grupos animales como los anfibios, insectos, aves y en los mamíferos (Grant y Grant 1996, Slabbekoorn y Smith 2002, Higgins y Waugaman 2004). Podemos definir esta variación cuando cada población o subgrupos dentro de una población, emiten una variante de alguna señal acústica (Baker y Cunningham 1985). Si las señales acústicas emitidas por los individuos tienen alguna variación, esta puede ser mal interpretada y así modificar la respuesta del receptor de forma diferente a la intención que se tenía. Poder compartir las variantes de las señales acústicas es necesario para que individuos de diferentes regiones puedan comunicarse. A pesar de la evidencia y la importancia que juega el papel de la variación geográfica en las señales acústicas, nuestro entendimiento de ellas no es equitativo ya que es más limitado en algunos grupos.

Las señales acústicas pueden o no presentar variaciones geográficas y en caso de que se detecten variaciones geográficas estas pueden ser de dos tipos, a)



los dialectos vocales, los cuales son resultados del aprendizaje vocal (MacDougall y MacDougall 2001, Grant y Grant 2002) y se caracterizan por que las variaciones son similares entre los miembros de un área geográfica y distintas de otras áreas geográficas (Nottebohm 1969, Baptista 1975. Otro tipo de variación es b) las variaciones graduales, las cuales se caracterizan porque las vocalizaciones de poblaciones cercanas son más similares entre ellas y esta similitud va disminuyendo con la distancia geográfica entre poblaciones (Podos y Warren 2007).

Explicar la existencia de las diferencias acústicas entre poblaciones es una cuestión fundamental en la rama de la etología. La selección y divergencia de las vocalizaciones es compleja y se puede esperar que varíe debido a las características del hábitat, el clima, las características morfológicas de los individuos, las condiciones del ambiente, las capacidades de dispersión de la especie, factores de selección, y los aspectos culturales (Campbell *et al.* 2010, Esser y Schubert 1998, Deecke *et al.* 2000, Podos 2001, Patten *et al.* 2004). El efecto que tienen los cambios culturales sobre las señales acústicas pueden ser representados en la variación geográfica en especies donde el aprendizaje vocal se encuentra presente (Podos y Warren, 2007, Catchpole y Slater, 2008). Por lo tanto, las interacciones sociales entre individuos son de suma importancia para los cambios culturales en las señales acústicas; sin embargo, pueden también existir factores geográficos que pueden limitar el flujo de individuos entre localidades y con ellos reducir las interacciones entre ellos.

Las distancia entre localidades, la capacidad de desplazamiento de las especies y las barreras geográficas pueden limitar el flujo de individuos entre poblaciones, lo que potencialmente puede llevar a los individuos de una población a un aislamiento y con ello generar el aislamiento de algunas señales acústicas (Podos y Warren 2007, Jang *et al.* 2011, Puechmaille *et al.* 2011, Sun *et al.* 2013). Por ejemplo, una cercanía mayor entre poblaciones potencialmente significa una mayor probabilidad de intercambiar señales acústicas, resultando en que las poblaciones geográficamente más cercanas tengan un mayor grado de similitud en sus señales acústicas. Sin embargo, si la capacidad de desplazamiento de la especie podría ser limitada, la cual no le permita llegar a otra población, lo que provocará una disminución de flujo de individuos y con ello una disminución de las interacciones sociales, provocando diferencias en la similitud de las vocalizaciones. Por último, las barreras geográficas también pueden representar una limitante para las interacciones sociales ya que las localidades geográficamente pueden estar cerca, sin embargo, una barrera geográfica (como brechas, lagos, montañas etc.) pueden impedir el intercambio de individuos entre poblaciones, lo que potencialmente va disminuyendo la existencia de interacciones sociales entre individuos de otros sitios, disminuyendo la similitud de las vocalizaciones (Puechmaille *et al.* 2011).

Los murciélagos utilizan las vocalizaciones principalmente para la navegación y la alimentación (Ma *et al.* 2006, Jones y Holderied 2007, Jones y Siemers 2011); sin embargo, el aumento en los estudios de ecolocalización en murciélagos ha evidenciado que los sonidos de ecolocalización también han

evolucionado para la comunicación acústica (Kazial *et al.* 2008, Yovel *et al.* 2009, Jones y Siemers 2011, Knörnschild *et al.* 2012). Las señales acústicas deben transmitir información a diferentes niveles sociales como son familias o sitios de descanso (Guillen *et al.* 2000, Nousek *et al.* 2006, Arnold y Wilkinson 2011). Estudios de comportamiento han revelado la existencia de aprendizaje vocal en algunas especies de murciélagos. Uno de los primeros en encontrar la existencia de aprendizaje vocal en murciélagos fue Boughman (1998) con el murciélago de nariz lanceolada *Phyllostomus hastatus*. Esta capacidad de aprendizaje vocal les permite que los individuos puedan ajustar sus vocalizaciones dependiendo del ambiente social. Si sus compañeros sociales cambian y estos presentan una variante de las vocalizaciones, los individuos pueden hacer que las vocalizaciones sean más similares (Lynch 1996, Jones *et al.* 2013), lo cual indica un alto grado de plasticidad vocal debido al aprendizaje vocal (Obrist 1995). Como resultado de esta capacidad plástica potencialmente se espera la presencia de variaciones geográficas acústicas intraespecíficas entre poblaciones.

Los murciélagos han presentado principalmente el patrón de variación gradual en sus vocalizaciones. Una de las principales explicaciones para estos fenómenos geográficos en las vocalizaciones de murciélagos es la influencia de rasgos transmitidos por interacción. Al ser transmitidas por interacción, los factores culturales podrían estar contribuyendo a la variación geográfica en los pulsos de ecolocación en varias especies de murciélagos, como *Rhinolophus cornutus* (Yoshino *et al.* 2008), *R. monoceros* (Chen *et al.* 2009), *Craseonycteris thonglongyai* (Puechmaille *et al.* 2011), *R. ferrumequinum* (Sun *et al.* 2013), *R.*



*sinicus* (Xie *et al.* 2017) e *Hipposideros armigen* (Lin *et al.* 2015). Estos estudios han indicado que las diferencias en los llamados de ecolocación están correlacionados con la distancia geográfica, y concluyen que factores relacionados a aspectos culturales podría ayudar a explicar las causas de la diferenciación acústica. Por otro lado, otros estudios han demostrado que las frecuencias de llamados de los murciélagos pueden relacionarse con factores ecológicos regionales. Algunos de estos factores ecológicos que se encuentran influyendo en las vocalizaciones son principalmente la temperatura, la humedad y la vegetación. Esto señala a los aspectos ambientales como el factor causal de las variaciones acústicas en murciélagos (Guillén *et al.* 2000, Kingston y Rossiter 2004, Armstrong y Coles 2007, Jiang *et al.* 2010, Armstrong y Kerry 2011, Snell-Rood 2012, Sun *et al.* 2013, Lin *et al.* 2015, Mutumi *et al.* 2016).

En el presente estudio se evaluó la presencia de patrones de variación geografía en el repertorio vocal del murciélago lengüeton *Glossophaga soricina*. El murciélago lengüetón (*Glossophaga soricina*) se encuentra en una gran variedad de hábitats neotropicales-semiaridos y se distribuye desde el norte de México hasta el norte de Argentina (Alvarez *et al.* 1991). *G. soricina* es considerado una especie altamente social debido a que las colonias albergan tanto machos como hembras (aunque suelen formar colonias de maternidad periódicas) y tiende a compartir los sitios de percha con otras especies de murciélagos como *Carollia perspicillata*, *Micronycteris microtis*, *Desmodus rotundus*, entre otros (Graham 1988, Álvarez *et al.* 1991, Kelm *et al.* 2008). Los individuos de *G. soricina* son de tamaño pequeño (aproximadamente 9 g), que se alimentan de néctar durante la

mayor parte del año y su dieta es frugívora en periodos donde la disponibilidad de recursos florales que proveen néctar es baja (Baker *et al.* 1976, Alvarez *et al.* 1991, Tschapka 2004, López y Vaughan, 2007). Su desplazamiento diario es poco conocido. La magnitud de sus movimientos puede ser variada, ya que la especie ha sido registrada que puede desplazarse como resultado de una dieta flexible que le permite no sufrir de una limitación de recursos (Álvarez *et al.* 1991). Por un lado individuos macho de la especie pueden desplazarse hasta 60 km en una sola noche, potencialmente en búsqueda de alimento resultado de diferencias dietarias intra-sexuales. Las hembras evitan costos energéticos grandes en temporada de gestación al alimentarse de recursos más cercanos y sus desplazamiento suelen ser alrededor de los 10 km. Mientras que los machos son desplazados de los recursos cercanos y tienen que realizar desplazamientos mayores a los de las hembras para encontrar recurso alimenticios (von Helversen y Reyer 1984, Fleming 1995, Egert-Berg 2018).

Las vocalizaciones de *Glossophaga soricina* han sido brevemente descritas. Se le considera dentro del grupo de los murciélagos que susurran debido a la baja intensidad en sus llamados. Generalmente sus vocalizaciones son cortas de entre 1-2 ms con frecuencias moduladas entre los 140-60 kHz (von Helversen 2004, Simon *et al.* 2006, Knörnschild *et al.* 2010). A pesar del gran interés por el estudio de las vocalizaciones de los murciélagos, las descripciones de las vocalizaciones de *G. soricina* son bastante limitadas. El repertorio vocal de algunas especies de murciélagos ha sido descrito en detalle (*Myotis lucifugus*, Barclay *et al.* 1979, *Saccopteryx bilineata*, Davidson y Wilkinson 2002, Behr y von Helversen 2004),



mientras que otras especies como *G. soricina* han recibido menos atención. Knörnschild *et al.* (2010) describieron el repertorio vocal de *G. soricina* en cautiverio, pero no existen descripciones de cómo su repertorio vocal puede variar geográficamente. Este trabajo evaluó la presencia de patrones de variación geográfica en *Glossophaga soricina*, una especie social y que potencialmente presenta patrones de variación geográfica.



#### IV. OBJETIVOS

##### a. General

Determinar la presencia de patrones de variación geográfica en las vocalizaciones del murciélago *Glossophaga soricina* en la región de Tierra Caliente en Michoacán.

##### b. Particulares

- Establecer el repertorio vocal de individuos de *G. soricina* de cuatro localidades de la región de tierra caliente en Michoacán.
- Determinar el patrón de diferenciación geográfica de los repertorios de *G. soricina* en cuatro localidades de la región de tierra caliente.
- Determinar el patrón de diferenciación geográfica de cuatro vocalizaciones de *G. soricina* en cuatro localidades de la región de tierra caliente.



## V. HIPÓTESIS

El nivel de residencia y la limitación de los movimientos de *G. soricina* influirán en el patrón de similitud tanto del repertorio como de las vocalizaciones de los individuos, presentándose un efecto de distancia en la similitud de las vocalizaciones. Los individuos de localidades más cercanas tendrán una mayor similitud en sus vocalizaciones, mientras que la similitud de las vocalizaciones de los individuos de localidades más alejadas será menor.

## VI. PREDICCIÓN

Las vocalizaciones de los individuos de las diferentes localidades presentarán un patrón de diferenciación gradual en sus vocalizaciones.



## VII. MATERIALES Y MÉTODOS

El muestreo se realizó a lo largo de carreteras pavimentadas principales de la Región de Tierra Caliente (Carreteras México 120, México 37 y México 200), Michoacán. Se realizaron revisiones en alcantarillas a lo largo de las carreteras para evaluar la presencia de la especie, en cuatro localidades: Lázaro Cárdenas ( $17^{\circ}56'39.65''\text{N}$ ,  $102^{\circ}13'27.83''\text{O}$ ), La Vinata ( $18^{\circ}36'05.65''\text{N}$ ,  $101^{\circ}58'23.81''\text{O}$ ), Palma de Huaro ( $18^{\circ}43'26.57''\text{N}$ ,  $101^{\circ}44'47.69''\text{O}$ ) y San Francisco ( $18^{\circ}43'01.42''\text{N}$ ,  $102^{\circ}00'51.13''\text{O}$ ). A pesar del esfuerzo de muestreo realizado entre las localidades de Lázaro Cárdenas y La Vinata, no se pudieron encontrar sitios de percha en las alcantarillas que cumplieran con nuestros criterios para seleccionar como sitio de muestreo. Esto resultó en un sesgo en la distribución de los sitios de muestreo, causando que tres de los sitios de muestreo se localizaran más cercanos y el sitio de Lázaro Cárdenas estuviera más aislado (Fig. 1). Se realizaron dos puntos de muestreo en cada una de las localidades, lo cual significa que se tienen ocho puntos de muestreo. Los puntos de muestreo fueron las alcantarillas localizadas debajo de las carreteras de la zona. Las alcantarillas fueron revisadas sistemáticamente por la presencia de individuos. Solamente se capturaron individuos machos, por lo que aquellas alcantarillas que contaban con la presencia exclusiva de hembras no fueron incluidas. Los individuos capturados fueron marcados con anillos de plástico para asignarles una identificación temporal. Las localidades estuvieron separadas  $12 \pm 2.12$  km lineales para las localidades más cercanas (San Francisco y La Vinata) y  $108 \pm 7.07$  km para las localidades más alejadas (Lázaro Cárdenas y Palma de Huaro). Los puntos de



muestreo estuvieron separados en promedio  $5 \pm 1.03$  km. Los murciélagos fueron capturados con redes de niebla de 6 X 2.5 m, colocadas en las entradas de las alcantarillas. La identificación de la especie de cada individuo se estableció con las características morfológicas basadas en la guía de Identificación de los murciélagos de México (Medellín *et al.* 2007). También se registró la edad y el sexo de cada individuo.

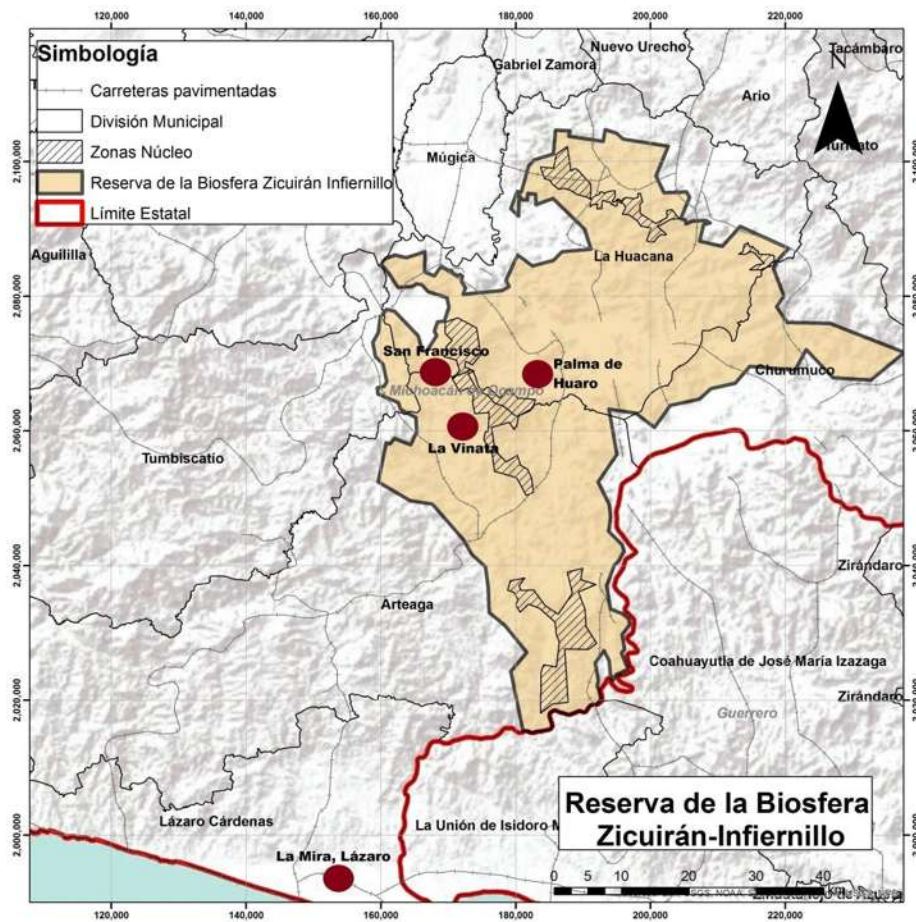


Figura 1. Localidades de captura de *G. soricina* en la región de tierra caliente en el estado de Michoacán.



Los murciélagos fueron trasladados a la ciudad de Morelia para su mantenimiento temporal en cautiverio. Los individuos de cada punto de muestreo fueron transportados por separado en jaulas de 1m<sup>3</sup>. La dieta suministrada a los individuos en cautiverio fue a base de leche en polvo, cereales para neonatos, azúcar mascabada y fruta, mezclado correctamente y diluido en agua. La fruta principal de la mezcla fue el mango y el plátano debido a su alto contenido nutricional para los murciélagos (Santos *et al.* 2001). Antes de realizar las grabaciones, los murciélagos pasaron por un proceso de aclimatación al cautiverio y la adaptación a su nueva dieta que duro 15 días. Se realizaron grabaciones de cada uno de los individuos para la obtención de las vocalizaciones. Cada una de las sesiones de grabación se realizó en una jaula de vuelo de 5 m<sup>2</sup> y 2 m de altura, donde los murciélagos fueron colocados individualmente. Las vocalizaciones se registraron con grabadoras ultrasónicas Song Meter SM4BAT FS, en archivos tipo WAV, con una configuración de respuesta de frecuencia de 500 kHz, 60 dB y una resolución de 16 bits. El micrófono se colocó a 2 m del sitio de percha y alimentación en la jaula de vuelo. Las grabaciones tuvieron una duración de 12 hrs por individuo, esto para poder capturar la mayor parte del repertorio vocal en cautiverio.

Una vez obtenidas las grabaciones, estas se revisaron en el programa Kaleidoscope Pro 5 Analysis Software. Para obtener el repertorio vocal para las cuatro localidades se realizó la clasificación visual de las vocalizaciones. Se tomó como base la clasificación realizada por Knörnschild *et al.* (2010) y se amplió con las obtenidas en este estudio. Aquellas vocalizaciones usadas en los análisis



fueron aquellas que cumplían con los criterios propuesto por Russo *et al.* (2001) y Siemers *et al.* (2005) para grabaciones en la que se emitían continuamente llamadas de frecuencia en reposo: (1) Se eliminaron los llamados iniciales a partir de la intervención del individuo en los audios debido a que estos pueden mostrar valores transitorios de frecuencia más baja antes de alcanzar el nivel de frecuencia en reposo final (Siemers *et al.* 2005). (2) Se utilizó la segunda llamada por grupo de vocalizaciones cuando las llamadas se emitieron dobles o múltiples (Russo *et al.* 2001). En los análisis se incluyeron las cinco vocalizaciones de mejor calidad que cumplían con estos criterios para cada individuo.

Para evaluar si existen variaciones geográficas en las vocalizaciones se utilizaron dos enfoques. En el primer enfoque se evaluó la presencia de variaciones geográficas en la estructura acústica del repertorio. Se determinó la riqueza y abundancia de las diferentes unidades acústicas identificadas. Se cuantifico la riqueza verdadera de las unidades acústicas para cada localidad además de su abundancia. También se determinaron las unidades acústicas que comparten las localidades y se determinó la similitud entre los sitios de muestreo. En el segundo enfoque se evaluó el patrón de variación geográfica de cuatro vocalizaciones compartidas entre las localidades muestreadas. Para esto primero se obtuvieron parámetros que caracterizan las vocalizaciones. Posteriormente se evaluó el grado de similitud del espectrograma de las vocalizaciones.



### **Evaluación de la estructura acústica del repertorio**

Para establecer el repertorio vocal de *G. soricina* se tomaron en cuenta todas las vocalizaciones encontradas en las grabaciones. Se realizó un análisis visual de las vocalizaciones para establecer el repertorio vocal de la especie para toda la región y por localidad (Knörnschild *et al.* 2010). Una vez analizadas todas las grabaciones y establecido el repertorio se realizó una curva de acumulación de unidades acústicas para estimar el repertorio de *G. soricina* por localidad y evaluar si el esfuerzo de muestreo fue efectivo (Soberón y Llorente 1993). La curva graficó el número de horas grabadas contra el número de nuevas vocalizaciones emitidas. El tamaño máximo del repertorio se obtuvo cuando la curva alcanzó su asíntota a lo largo de las 12 horas de grabación.

### **Estructura paramétrica de la similitud de vocalizaciones específicas**

La evaluación del grado de diferenciación de vocalizaciones específicas se realizó únicamente en las cuatro vocalizaciones compartidas entre las localidades. Se tomaron cinco vocalizaciones por individuo por localidad. Se obtuvieron cuatro variables de frecuencia: a) Frecuencia mínima, b) Frecuencia máxima, c) Frecuencia media y d) Frecuencia hasta la rodilla; tres variables de tiempo: e) Tiempo promedio del llamado, f) Tiempo promedio entre llamados y g) Tiempo hasta la rodilla y finalmente h) Pendiente del llamado para las cuatro vocalizaciones compartidas en los cuatro sitios con el programa Kaleidoscope Pro. Primero se realizaron correlaciones entre las variables para eliminar aquellas altamente correlacionadas. Posteriormente se realizó un análisis de componentes



principales (ACP) con rotación varimax por vocalización en los parámetros obtenidos para determinar que variables aportaban más a la formación de los componentes por vocalización. Solo aquellos parámetros que contribuían a los componentes principales con valores propios  $> 1$  fueron usadas en análisis subsecuentes.

### **Evaluación espectral de las vocalizaciones para valores de similitud**

Cuando se obtuvieron todas las grabaciones se seleccionaron las vocalizaciones con buena calidad. Las grabaciones seleccionadas fueron visualizadas con el software RAVEN PRO 1.5. Cada vocalización fue separada en archivos independientes. Se obtuvieron los valores de similitud entre individuos para cada tipo de vocalización (GS1, GS2, GS3 y GS4). Se realizaron correlaciones cruzadas de espectrogramas (Cortopassi y Bradbury 2000) usando cinco vocalizaciones por individuo por medio del programa SIGNAL 5.2 (Engineering Design). Este análisis arroja valores del 0 a 1. Los valores más cercanos a 0 indican una menor similitud entre las vocalizaciones comparadas. Con estos valores se obtuvo una matriz de similitud vocal para cada tipo de vocalización comparada con las demás vocalizaciones de las otras localidades. Se obtuvo también una matriz hipotética de distancias geográfica entre sitios de procedencia de los individuos al codificar las vocalizaciones de los individuos del mismo sitio como cero; en aquellos individuos de diferentes sitios se colocó la distancia geográfica lineal entre ellos.



## VIII. Análisis estadístico

### Evaluación de la estructura acústica del repertorio

Para evaluar la diversidad acústica en el repertorio por sitio se obtuvo el índice de diversidad verdadera o números de Hill ( $H_0$  y  $H_2$ ). El número de Hill  $H_0$ , o número total de unidades acústicas, indica la riqueza potencial. El número de Hill  $H_2$ , o número efectivo de unidades acústicas, cuantifica la diversidad en muestras sometidas a variaciones aleatorias en el número de unidades acústicas (Segnini 1995). Esta es una estimación de diversidad del número de especies menos afectado estandarizada por el número de especies raras. Varios autores como Moreno y colaboradores (2017) recomiendan el uso del número de diversidad de Hill por considerarlos más interpretables ya que tiene como unidad de medida el número de la unidad de interés, en este caso unidades acústicas que componen el repertorio. Se obtuvieron gráficas aluviales para observar la diversidad y abundancia de las vocalizaciones por localidad así como por individuo. Además se obtuvo el índice de Bray-Curtis para obtener la similitud de la estructura de los repertorios entre localidades y Jaccard para obtener la similitud de la composición de los repertorios.

### Evaluación de la estructura paramétrica de vocalizaciones específicas

Para evaluar la influencia de la localidad se utilizó un modelo lineal generalizado (MLG), con sumas de cuadrados tipo III independientemente para cada uno de los parámetros de las vocalizaciones. Se determinó la distribución de los residuales que mejor ajusta para las variables de cada vocalización (Tablas 2,



3, 4 y 5 del anexo). La localidad se trató como efecto fijo en el modelo, y el efecto aleatorio fueron los puntos de muestreo y los individuos. Además, para evaluar como las mediciones podrían separar cada vocalización por localidad se fabricaron árboles de clasificación (De'ath y Fabricius 2000, Lemon *et al.* 2003) para cada una de las cuatro vocalizaciones que comparten todas las localidades con ayuda del paquete C5.0 para R (Speybroeck 2012). En este análisis se usaron las variables que más contribuyeron en los componentes principales con valores propios  $> 1$  obtenidos en el ACP. Los arboles de clasificación permitieron generar agrupamientos de la vocalizaciones, indicando que variables están creando estas agrupaciones y determinaron si hay correspondencia entre vocalizaciones de individuos con las localidades muestreadas. Estos árboles tienen el mismo principio básico que el análisis de función discriminante y de los programas utilizados para la identificación de murciélagos por vocalizaciones (porcentaje de certeza en el agrupamiento de las vocalizaciones). Además los árboles se representan gráficamente, lo que facilita la explicación y la comprensión de los datos. El primer paso para estos árboles es realizar un entrenamiento del modelo con los datos, lo cual le confiere gran robustez al análisis (De'ath y Fabricius 2000, Speybroeck 2012). Para el entrenamiento se utilizaron cinco vocalizaciones por individuo para poder capturar la variación entre localidades y entre individuos. Las vocalizaciones utilizadas en el entrenamiento ya no fueron utilizadas en la fabricación de los árboles de clasificación. Valores de  $p < 0.05$  muestran un alto grado de certeza en la creación de los grupos (Lemon *et al.* 2003).



## Evaluación espectral de las vocalizaciones

Para poder evaluar si la similitud de las vocalizaciones estaba relacionada con la distancia geográfica se realizó una prueba de Mantel simple y Mantel parcial por cada tipo de vocalización que compartían todos los sitios (GS1, GS2, GS3 y GS4) (Mantel 1967) con el programa ZT (Bonnet y Peer 2002). La prueba de Mantel simple para evaluar un efecto de distancia se realizó utilizando la matriz de similitud vocal por tipo de vocalización obtenidas del análisis de correlaciones cruzadas de espectrogramas y la matriz de distancia geográfica. En la prueba de Mantel parcial se realizó una comparación similitud vocal por tipo de vocalización obtenida del análisis de correlaciones cruzadas de espectrogramas y la matriz de distancia geográfica, controlando la identidad del individuo utilizando una matriz de identidad. La matriz de identidad se fabricó de manera que las vocalizaciones de un mismo individuo fueron marcadas con cero y se marcaron con el número uno las vocalizaciones que no fueran del mismo individuo. El programa se corrió bajo la prueba de Mantel simple y mantel parcial respectivamente con 10,000 permutaciones y se obtuvieron los valores de r y p.



## IX. RESULTADOS

### Evaluación de la estructura acústica del repertorio

Se capturaron un total de 40 individuos machos adultos del murciélago lengüeton *G. soricina* pertenecientes a cuatro localidades, y de dos puntos de muestreo por localidad de la región de tierra caliente en el estado de Michoacán. Se obtuvieron un total de 120 hrs de grabación en cautiverio con un máximo de 5,874 audios con vocalizaciones para cada localidad. La curva de acumulación de unidades acústicas para estimar el repertorio de *G. soricina* mostro que el esfuerzo de muestreo para calcular todo el repertorio tanto por hora de grabación (Figura 2a) y por punto de muestreo (Figura 2b) fue efectivo. El repertorio vocal de los machos adultos de *G. soricina* en cautiverio en este estudio se conformó de nueve tipos de vocalizaciones (Figura 3). Tanto el número de tipo de vocalizaciones como la cantidad de vocalizaciones emitidas y su abundancia fue diferente por localidad (Figura 4). Las nueve vocalizaciones se encontraron en la localidad de Lázaro Cárdenas. Para la localidad de San Francisco se encontraron seis (GS1, GS2, GS3, GS4, GS5 y GS8), Palma de Huaro presentó seis vocalizaciones (GS1, GS2, GS3, GS4, GS5 y GS6) y por último la localidad de La Vinata registró seis vocalizaciones (GS1, GS2, GS3, GS4, GS7 y GS8). Todas las localidades compartieron cuatro vocalizaciones (GS1, GS2, GS3 y GS4). La vocalización GS1 fue la más abundante para las localidades de Lázaro Cárdenas, La Vinata y San Francisco, mientras que para la localidad de Palma de Huaro la vocalización más abundante fue la GS3 (Figura 4).



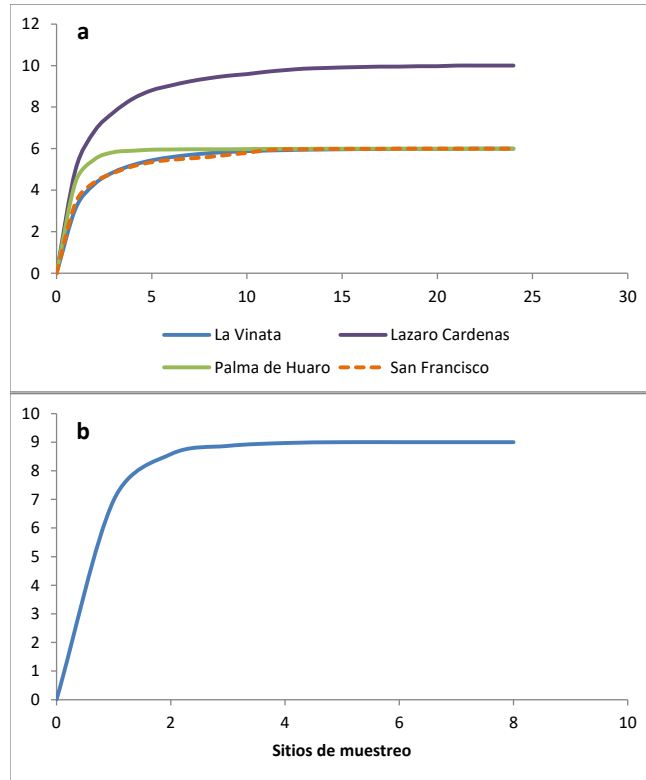


Figura 2. Curva de acumulación de vocalizaciones usando a) horas de grabación como esfuerzo de muestreo y b) puntos de muestreo en las cuatro localidades de tierra caliente.



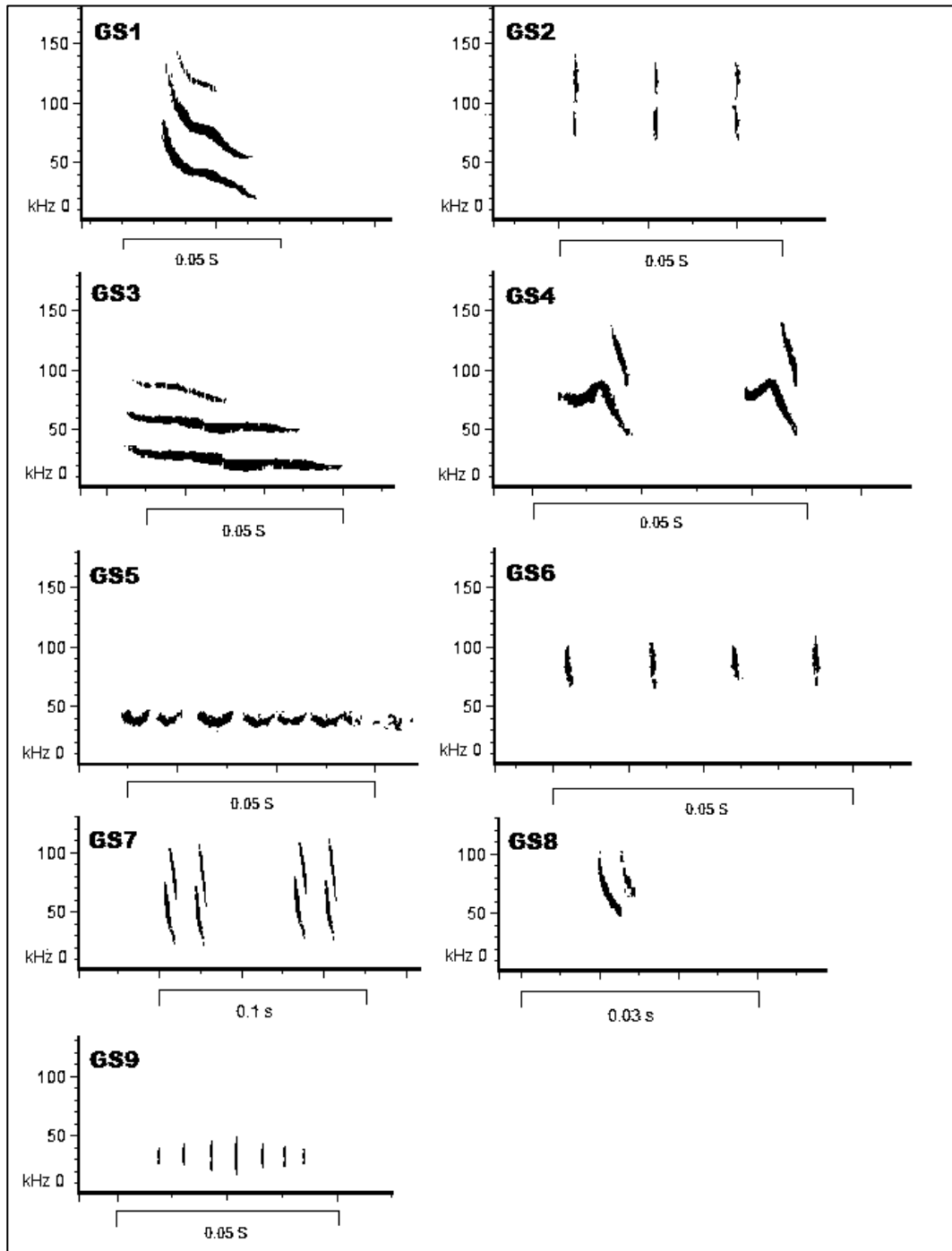


Figura 3. Espectrogramas de las vocalizaciones que componen el repertorio vocal de machos adultos en cautiverio de *G. soricina* en la región de tierra caliente en Michoacán.

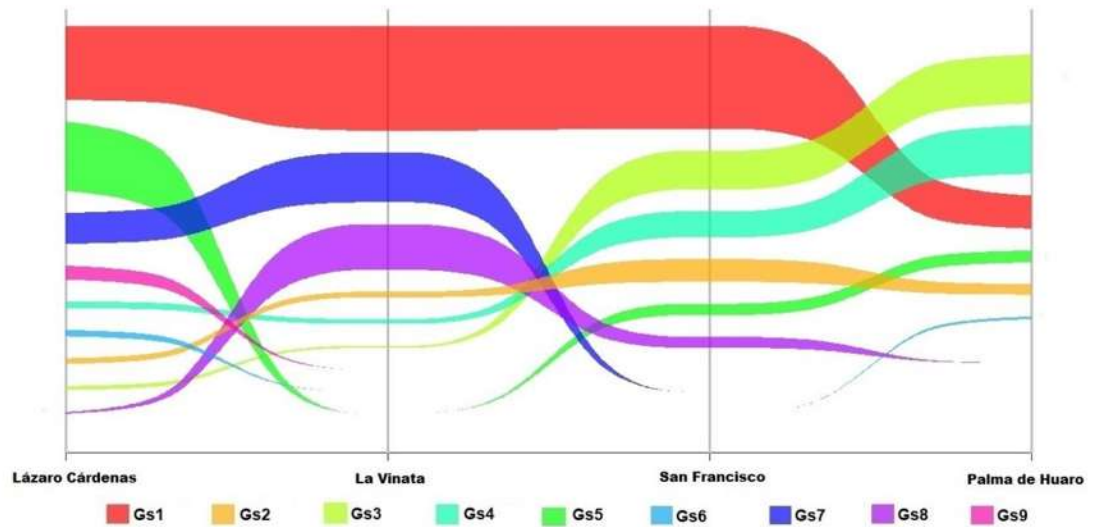


Figura 4. Gráfica aluvial mostrando la distribución y contribución relativa de los tipos de vocalizaciones por localidad.

Al considerar la contribución de las vocalizaciones de cada individuo se observó un patrón geográfico por cada individuo dependiendo de la localidad en donde se encontraban con relación a la Presa de Infiernillo. La localidad de Palma de Huaro se encuentra localizada al Este de la Presa de Infiernillo. La vocalización Gs3 fue la vocalización dominante en esta localidad, mientras que la vocalización Gs2 fue la segunda vocalización más dominante. Las localidades de San Francisco de los Ranchos y La Vinata, localizados al Oeste de la presa, presentan una dominancia de la vocalización Gs1. A pesar de la distancia de separación entre las dos localizadas más cercanas en el lado Oeste de la presa y la localidad de Lázaro Cárdenas, la vocalización GS1 también fue la más dominante en esta última localidad. La segunda vocalización más dominante fluctuó entre sitios; la vocalización GS3 fue la segunda vocalización más dominante en San Francisco, la



vocalización GS7 fue la más dominante en la localidad de La Vinata, y la vocalización GS4 fue la segunda más dominante entre individuos en Lázaro Cárdenas. Esto por un lado indica una diferenciación en la vocalización más dominante dependiendo de la ubicación con relación a la presa, y por otro lado indica una alta consistencia en la contribución de vocalizaciones por individuo dentro de cada localidad. Esto sugiere que la contribución de vocalizaciones por sitio podría servir como una firma de sitio y de ubicación con respecto a la presa.



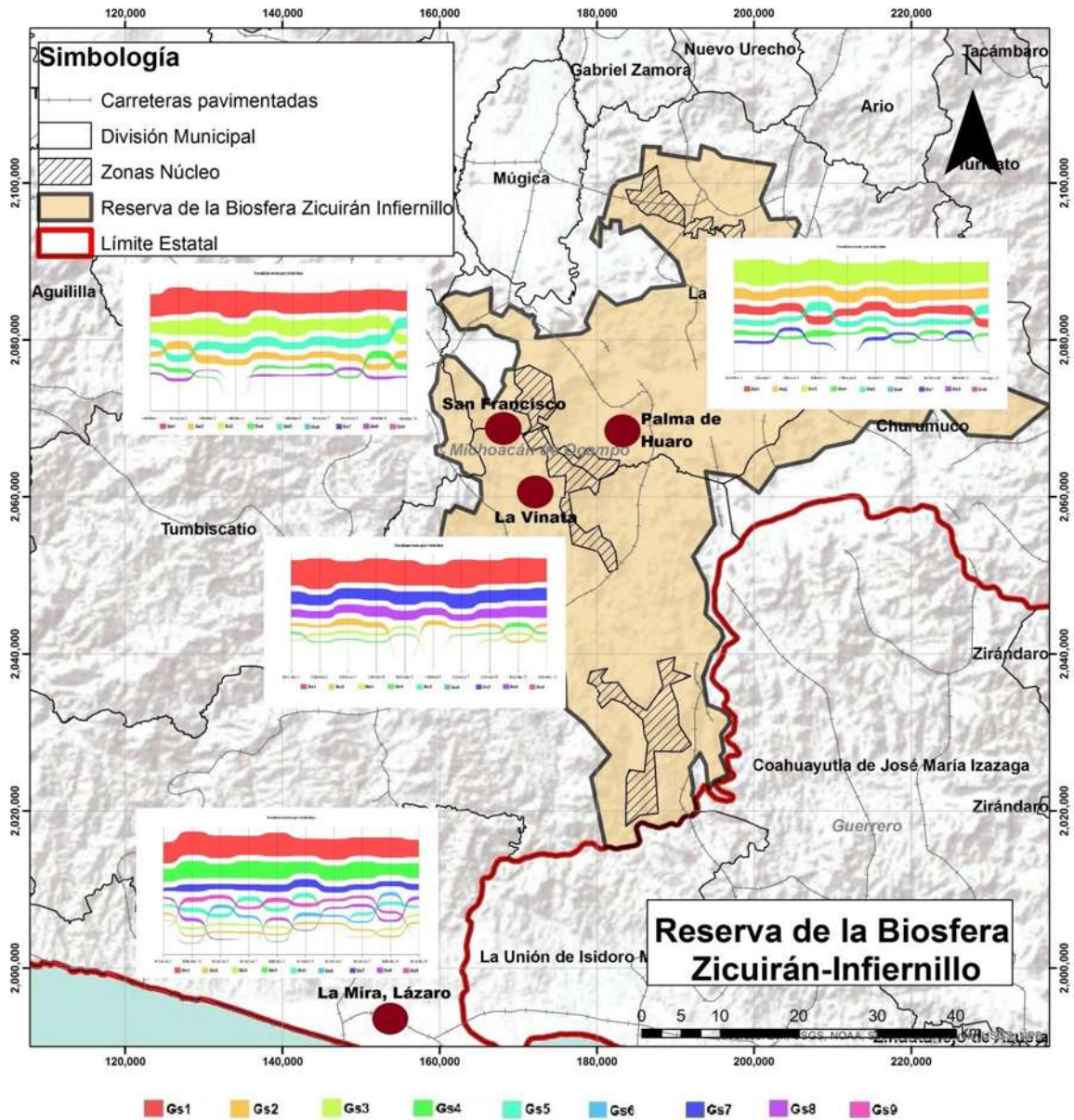


Figura 5. Mapa mostrando las diferencias de las frecuencias de los llamados de los individuos entre localidades.

El índice de diversidad verdadera indicó que la localidad con mayor riqueza y diversidad de vocalizaciones estimadas en cautiverio fue la localidad de Lázaro Cárdenas (Tabla 1), mientras que la localidad menos diversa fue La Vinata. El

análisis de similitud en estructura en repertorio entre localidades fue contrastante dependiendo del índice utilizado. Por un lado la localidad de San Francisco fue más similar con Palma de Huaro por el método cualitativo de Jaccard (Figura 6a). Mientras que el método cuantitativo de Bray-Curtis indicó que las localidades más similares en estructura de las vocalizaciones fueron San Francisco y La Vinata (Figura 6b). Este último índice coincide con el patrón observado de acuerdo a la contribución de las vocalizaciones por individuos.

Tabla 1. Índices de diversidad verdadera para la diversidad de notas para las localidades muestreadas en Tierra Caliente, Michoacán.

	Riqueza (N0)	Diversidad (N2)
<b>Lázaro Cárdenas</b>	<b>9</b>	<b>5</b>
<b>Palma de Huaro</b>	<b>6</b>	<b>4</b>
<b>San Francisco</b>	<b>6</b>	<b>4</b>
<b>La Vinata</b>	<b>6</b>	<b>3</b>



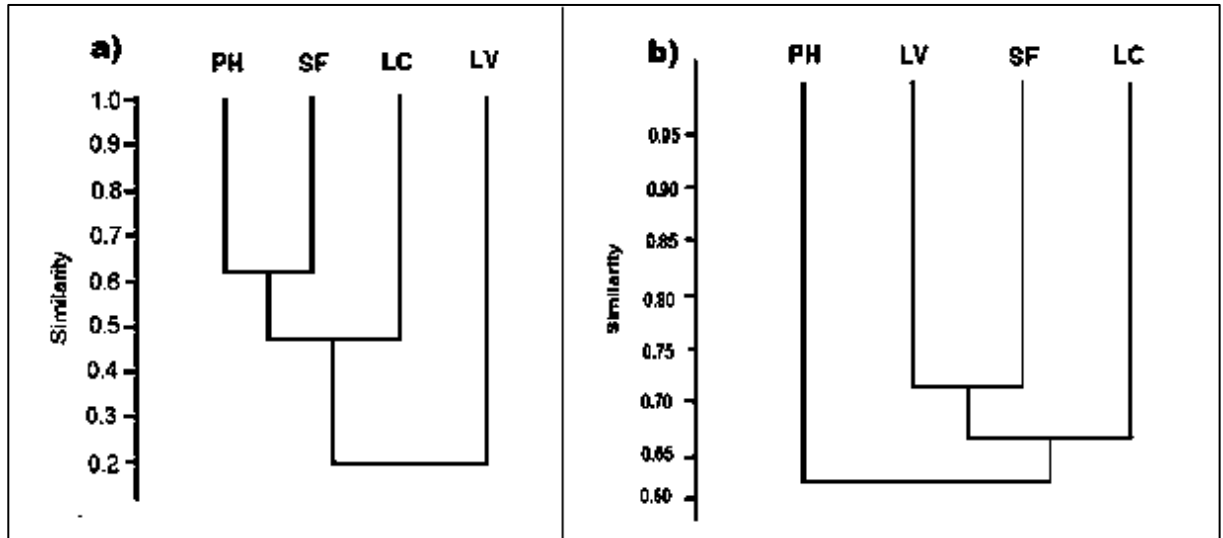


Figura 6. Similitud en la composición de las vocalizaciones entre localidades usando a) índice de Jaccard. b) índice de Bray-Curtis. LC (Lázaro Cárdenas), LV (La Vinata), PH (Palma de Huaro) y SF (San Francisco).

### Evaluación de estructura paramétrica de vocalizaciones específicas

El ACP de la vocalización GS1 indicó existen dos componentes con valores propios > 1 que representaron 79% de la variación en las vocalizaciones, donde el primer componente explicó el 64% de la variación (Tabla 2). El ACP de la vocalización GS2 indicó existen dos componentes con valores propios > 1 que representaron 83% de la variación en las vocalizaciones, donde el primer componente explicó el 44% de la variación (Tabla 2). El ACP de la vocalización GS3 indicó existen dos componentes con valores propios > 1 que representaron 81% de la variación en las vocalizaciones, donde el primer componente explicó el 54% de la variación (Anexo tabla 2). El ACP de la vocalización GS4 indicó existen dos componentes con valores propios > 1 que representaron 83% de la variación



en las vocalizaciones, donde el primer componente explicó el 61% de la variación (Tabla 2). En todos los conjuntos de datos, el componente uno estuvo influenciado principalmente por las variables de frecuencia de las vocalizaciones, mientras que el componente dos estuvo influenciado principalmente por las variables de tiempo de las vocalizaciones. Las variables que contribuyeron más a los dos primeros componentes que presentaron valores propios  $>1$ , y que fueron utilizados en el análisis de árboles de clasificación, fueron Tk (Tiempo promedio hasta la rodilla), Tc (Tiempo promedio del llamado), Fmax (Frecuencia máxima), Fk (Frecuencia promedio hasta la rodilla), TBC (Tiempo promedio entre llamados), Fmin (Frecuencia mínima), y Fmean (Frecuencia mínima). Los resultados del MLG mostraron evidencia del efecto de la localidad en casi todas las variables. GS1 fue la única vocalización donde el tiempo entre llamados si contribuyó a la varianza explicada, esto no ocurrió para GS2, GS3 y GS4. (Tabla 2) (Para más detalles del análisis ver tablas 6, 7, 8, y 9 del anexo).



Tabla 2. Resultados del Modelo lineal generalizado. Efecto de la localidad con respecto a los parámetros de 4 vocalizaciones del repertorio de *Glossophaga soricina*.

	Frecuencia mínima	Frecuencia máxima	Frecuencia media	Frecuencia hasta la rodilla	Tiempo entre llamados	Tiempo promedio del llamado	Tiempo hasta la rodilla
GS1	<0.001	<0.001	0.002	0.001	0.006	<0.001	0.001
GS2	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.208	0.011	*
GS3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.279	<0.001	<0.001
GS4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.478	*	<0.001

\* Estas variables no contribuyeron en los componentes utilizados, por lo que no fueron incluidas en el análisis.

El análisis de los árboles de clasificación usando las variables que contribuyeron más a los componentes uno y dos pudieron agrupar las vocalizaciones de acuerdo a su localidad con diferente grado de correcta clasificación dependiendo del tipo de vocalización. Para todas las vocalizaciones se formaron cuatro grupos finales correspondientes a las cuatro localidades muestreadas. Para la vocalización GS1, las variables que realizaron la división de los grupos fueron el tiempo promedio hasta la rodilla de la vocalización, tiempo promedio del llamado y la frecuencia máxima (Figura 7a). La formación de los grupos resultó ser estadísticamente significativa ( $p < 0.01$ ). Para las vocalizaciones



GS2, el árbol utilizó la frecuencia promedio de la rodilla, tiempo promedio hasta la rodilla y el tiempo promedio entre llamados para realizar la división de los grupos (Figura 7b), la cual resultó ser significativa ( $p < 0.05$ ). Sin embargo, en dos de los grupos se asignaron incorrectamente vocalizaciones a localidades que no correspondían. Para la vocalización GS3, el árbol fabricado formó cuatro grupos finales con las variables frecuencia máxima y la frecuencia mínima, con una división significativa ( $p < 0.01$ ) (Figura 7c). Por último, el árbol de la vocalización GS4 fue creado con las variables frecuencia mínima, frecuencia máxima y el tiempo promedio entre llamados (Figura 7d). Las divisiones de los grupos fueron significativas ( $p < 0.05$ ); sin embargo, se asignaron incorrectamente vocalizaciones a dos localidades que no correspondían.



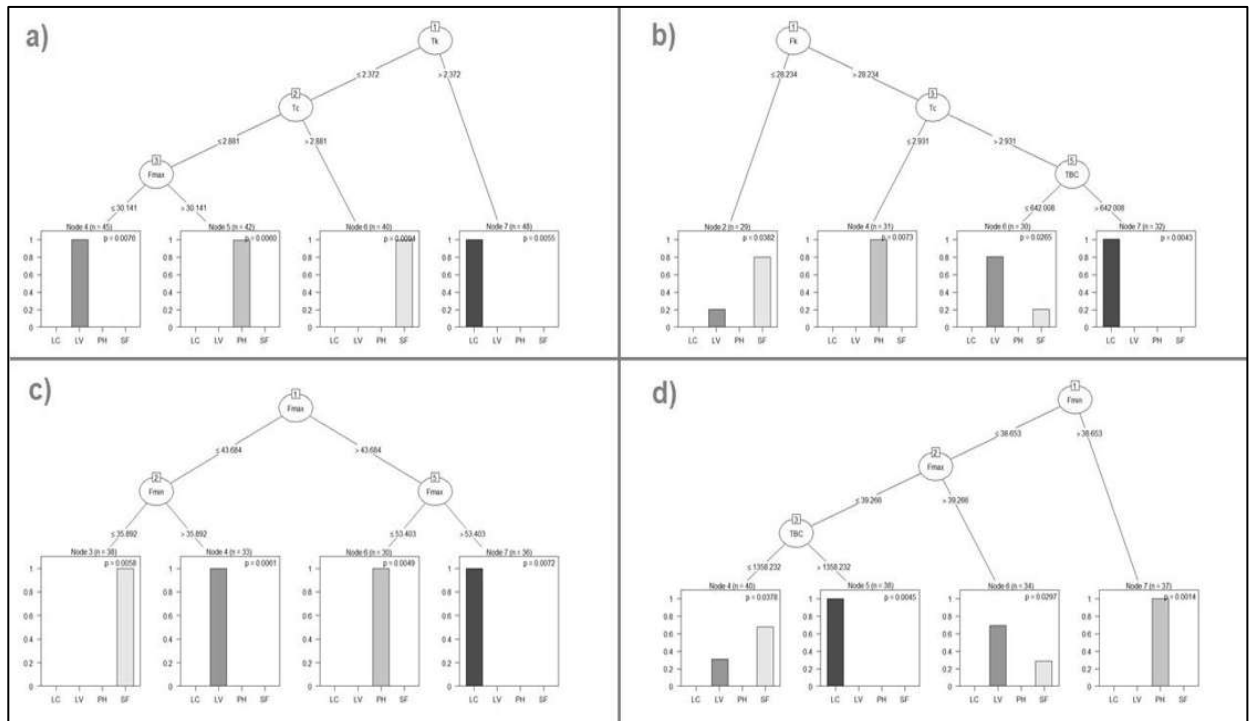


Figura 7. Árboles de clasificación de la vocalización a) Gs1, b) GS2, c) Gs3, d) GS4. Variables; Tk (Tiempo promedio hasta la rodilla), Tc (Tiempo promedio del llamado), Fmax (Frecuencia máxima), Fk (Frecuencia promedio hasta la rodilla), TBC (Tiempo promedio entre llamados), Fmin (Frecuencia mínima). Localidades; LV (La Vinata), PH (Palma de Huaro), SF (San Francisco) y LC (Lázaro Cárdenas).

### Análisis Espectral

El análisis espectral indica que el grado de variación entre las cuatro vocalizaciones compartidas entre localidades disminuye dependiendo del nivel de organización social (Figura 8), lo que sugiere una organización jerárquica en el patrón de similitud. Los valores promedio de correlación son más bajos cuando se compara entre localidades ( $0.642 \pm 0.017$ ) que entre individuos ( $0.807 \pm 0.016$ ) y



puntos de muestreo ( $0.794 \pm 0.014$ ). Dentro de cada localidad, los valores promedio para las comparaciones entre diferentes localidades son más bajos que las comparaciones dentro de los individuos.

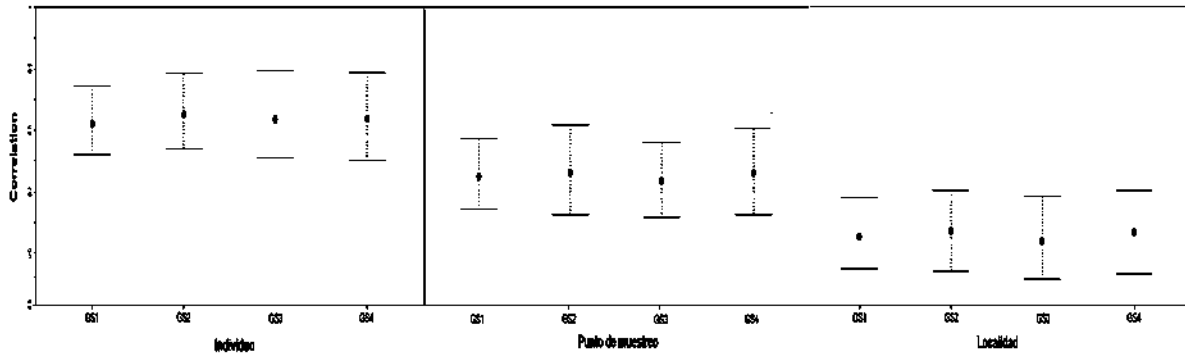


Figura 8. Grafica de valores promedios de correlación de tres clases diferentes de organización de vocalizaciones

Las pruebas de Mantel simple indican que para todas las vocalizaciones hubo una asociación significativa entre la matriz de datos de similitud y la matriz de distancia geográfica (Tabla 4). Esto indica que tenemos un efecto de distancia con la similitud de las vocalizaciones analizadas. Por un lado, para las vocalizaciones GS3 y GS4 encontramos que a mayor distancia geográfica entre las localidades de muestreo menor es la similitud en las vocalizaciones. Por otro lado, se encontró que la similitud de las vocalizaciones GS1 y GS2 incrementa con el aumento de la distancia geográfica. Las pruebas de Mantel parcial controlando la identidad del individuo indican que para todas las vocalizaciones hubo una asociación significativa entre la matriz de datos de similitud y la matriz de distancia geográfica, siguiendo el mismo patrón que la prueba de Mantel simple.



Tabla 4. Tabla de resultados de las prueba de Mantel simple y Mantel parcial por vocalización.

Vocalización	Mantel simple	Mantel parcial
<b>GS1</b>	$r = 0.11$ $p = 0.0001$	$r = 0.14$ $p = 0.0001$
<b>GS2</b>	$r = 0.10$ $p = 0.0009$	$r = 0.13$ $p = 0.0001$
<b>GS3</b>	$r = -0.49$ $p = 0.0001$	$r = -0.46$ $p = 0.0001$
<b>GS4</b>	$r = -0.48$ $p = 0.0002$	$r = -0.45$ $p = 0.0001$



## X. DISCUSIÓN

Los repertorios vocales obtenidos en este estudio mostraron diferencias entre localidades. Las localidades de San Francisco y Palma de Huaro son las más similares en cuanto a la composición de los repertorios; las localidades más similares en cuanto a estructura de los repertorios son San Francisco y La Vinata. Esto último coincide con la contribución relativa de vocalizaciones de los individuos por localidad, donde las localidades al Oeste de la presa presentan la dominancia de la vocalización GS1 mientras que el repertorio de la localidad que está al Este es dominado por la vocalización GS3. Una probable explicación a esto podría ser que la localidad de San Francisco es geográficamente cercana con las otras dos localidades; sin embargo, la presa Zicuiran-Infiernillo divide a las localidades de San Francisco y La Vinata con la localidad de Palma de Huaro. Esto sugiere que la presencia de la presa podría servir como una posible barrera que disminuye el movimiento de individuos entre los sitios localizados en el Este y el Oeste. Esto podría haber causado diferencias en la frecuencia de uso de las vocalizaciones en el repertorio vocal pero no en cuanto al número de vocalizaciones compartidas.

La contribución de las vocalizaciones de los individuos dentro de una misma localidad es similar, pero diferentes al compararla con otra localidad. Esto probablemente está indicando la existencia de una firma de identidad de sitio, en cuanto a la contribución de las vocalizaciones de los individuos por localidad. Por otro lado, la localidad de Lázaro Cárdenas fue la única que presentó una vocalización única. Esto probablemente nos está indicando que los individuos de



la localidad de Lázaro Cárdenas están usando también una vocalización para la identidad de la localidad, evidenciando de cierta forma, la firma de exclusividad de las vocalizaciones entre sitios. Esto sugiere la presencia de dos estrategias que podrían estar indicando la firma de sitio, por un lado la contribución relativa de cada tipo de vocalización por sitio y por otro lado la presencia de vocalizaciones exclusivas de sitio. Se ha encontrado que la variación estructural en las vocalizaciones, como la sintaxis, la composición de las notas y la fonología, potencialmente puede permitir el reconocimiento del sitio o del individuo, y probablemente se encuentren funcionando como un tipo de contraseña que les permite señalar la membresía del sitio (Feekes 1982, Baker 2003, Dahlin y Wright 2009). Sin embargo, se ha encontrado evidencia de que la sintaxis y la fonología suelen ser más consistentes entre sitios para que las aves puedan comunicarse de manera efectiva con otros individuos realizando movimientos grandes (Dahlin y Wright 2009).

Los MLG indican que la localidad puede ayudar a explicar significativamente la varianza en las diferentes variables acústicas de las vocalizaciones. Estos resultados se reafirman con los árboles de clasificación ya que también indican que las vocalizaciones de los individuos pueden ser diferenciadas por localidad. Los árboles de clasificación mostraron cuatro grupos que correspondieron a las cuatro localidades muestreadas, lo que muestra una separación de las localidades en base a las características acústicas de las vocalizaciones. Por lo que se sugiere una variación vocal significativa por localidad en las características de las vocalizaciones de *G. soricina*. Los resultados



relacionados a la identificación de las vocalizaciones por localidad obtenidos en este estudio son similares a los que se han observado en otros estudios con diferentes especies de murciélagos como *Rhinolophus ferrumequinum* (Sun *et al.* 2013), *Hipposideros armiger* (Lin *et al.* 2015) y *Rhinolophus sinicus* (Xie *et al.* 2017).

En este estudio las vocalizaciones GS1 y GS3 para todas las localidades fueron correctamente agrupadas en su localidad en el análisis de árboles de clasificación. Esto indica que cada localidad puede tener su identidad acústica local para esas vocalizaciones. Sin embargo, la separación de las localidades no fue bien definida para las vocalizaciones GS2 y GS4, ya que las vocalizaciones de las localidades de La Vinata y San Francisco se combinaron para ambos tipos de vocalizaciones. Esto probablemente se deba a la función que desempeñan las vocalizaciones. En la clasificación realizada por Knörnschild *et al.* (2010) se infiere una función probable que tienen algunas vocalizaciones de *G. soricina*. La vocalización GS1 de nuestro estudio se indicada como vocalización de alerta, la vocalización GS2 se denomina como pulsos de ecolocación y las vocalizaciones GS3 y GS4 no se asocian a un contexto en el que sean usadas (Knörnschild *et al.* 2010). Sin embargo, estas funciones sugeridas no se han evaluado formalmente y se desconoce si en realidad esa sea su función. Otra posible explicación para el patrón observado es que los individuos pueden estar teniendo interacciones en donde las vocalizaciones GS1 y GS3 no sean utilizadas en interacciones con individuos de otra localidad y por lo tanto sean más específicas por sitio de muestreo. Una posible función podría ser para la identificación de miembros



específicos de un grupo. Esto podría ser particularmente cierto para la vocalización GS3 que es usada principalmente en la localidad de Palma de Huaro; sin embargo, es contradictorio con la vocalización GS1 que es la principal del repertorio en tres de las cuatro localidades.

Si la vocalización GS1 es usada como una señal de alerta como lo sugiere Knörnschild *et al.* (2010), entonces la señal podría servir para alertar a otros individuos de su mismos grupos, o en este caso de sus localidades; sin embargo, esa es la vocalización más comúnmente utilizada en los sitios. Por otro lado, la diferencia de uso de vocalizaciones por localidad sugiere que la función de cada vocalización podría variar por localidad. Si esto es cierto, la emisión preferente de la vocalización GS1 no necesariamente estaría significando que los individuos de las localidades al Oeste de la presa estuvieron emitiendo vocalizaciones de alerta preferentemente en condiciones de cautiverio. Por otro lado, la función de la vocalización GS2 y GS4 podría ser con fines de comunicación e interacción social con cualquier tipo de individuos, independientemente de la membresía del sitio. La función de la vocalización GS2 se establece potencialmente como pulsos de ecolocación (Knörnschild *et al.* 2010). Entonces, se esperaría que no existieran diferencias entre localidades debido a que las cuatro localidades presentan el mismo tipo de ambiente. Esto podría explicar porque las vocalizaciones de las dos localidades geográficamente más cercanas son más similares en comparación con las más lejanas. Esta contrariedad sugiere que la especie podría estar señalizando su membresía de sitio por medio de una combinación de repertorios exclusivos por sitio, junto con características finas de las vocalizaciones.



Aunque no se realizaron evaluaciones de la respuesta de los individuos a vocalizaciones entre localidades, observaciones anecdóticas en campo sugieren que los individuos sí pueden identificar a los individuos de su misma localidad. Durante el muestreo en campo, los individuos de cada punto de muestreo se tenían en casas de campaña separadas. Una noche se tenían dos casas de campaña con individuos de diferente punto de muestreo. Se observó otros murciélagos sobrevolando solos fuera de la casa de campaña en donde se encontraban individuos colectados a 10 km de ese sitio, y por lo tanto podrían ser individuos locales visitando individuos locales. Esto ocurrió en varias ocasiones y los individuos solo sobrevolaban la casa de campaña de los individuos correspondientes a la localidad de muestreo. Esto podría sugerir que los murciélagos que volaban libre podían reconocer los individuos locales. Por lo cual las vocalizaciones sí podrían estar potencialmente indicando la membresía del sitio.

La prueba de Mantel mostró que la variación en las características acústicas de las vocalizaciones estaba significativamente correlacionada con la distancia geográfica. El patrón de similitud observado con relación a la distancia en las vocalizaciones GS3 y GS4 sugiere que los individuos machos podrían moverse preferentemente distancias alrededor de los 10 km, pero podrían realizar movimientos más amplios para presentar una diferenciación gradual. Esto es contradictorio con las distancias máximas reportadas para los machos de la especie de hasta 60 km en una sola noche (von Helversen y Reyer 1984, Fleming 1995, Egert-Berg 2018). Esto sugiere que los movimientos regulares de machos



podrían ser mucho menores y similares a los registrados para las hembras de 10 km (von Helversen y Reyer 1984, Álvarez *et al.* 1991, Fleming 1995, Egert-Berg 2018). Una distancia de vuelo regular de alrededor de 10 km aumentaría la probabilidad de que individuos de poblaciones cercanas a ese rango de desplazamiento tengan interacciones, lo cual se vería reflejado en la similitud de sus vocalizaciones. Además, independientemente de la distancia de desplazamiento, los individuos podrían estar regresando frecuentemente a dormir a los mismos sitios de percha e interactuar más con individuos de ese sitio que con otros. Inclusive, los individuos podrían estar regresando preferentemente a esas perchas, pero también estar alternando entre sitios de percha cercanos. Existe evidencia de que individuos de murciélagos tienen la preferencia de regresar a los mismos refugios de percha (Vaughan 1977, Funakoshi y Maeda 2003). Por lo que muy probablemente este comportamiento contribuye a que la similitud de las vocalizaciones entre individuos del mismo sitio de percha sea mayor que con otros individuos de diferentes sitios de percha.

La importancia de las capacidades de desplazamiento de los individuos de la especie entre sitios parece también estar involucrada en los patrones de similitud de los sitios y su ubicación geográfica con relación la presa de Zicuirán-Infiernillo. Nuestros datos sugieren que la presa podría representar una barrera disminuyendo la similitud de los repertorios entre sitios. Si la presa representa una barrera para el movimiento de individuos entre localidades del lado Este y del Oeste de la presa, una posible explicación para la agrupación de las vocalizaciones de las localidades de San Francisco y la Vinata es que existe una



interacción más frecuente entre los individuos de esos dos sitios que con otros sitios y por lo tanto el repertorio y las vocalizaciones son más similares. La fragmentación del hábitat por actividades humanas se ha encontrado que puede afectar la estructura de las vocalizaciones en especies donde el aprendizaje vocal se encuentra presente, debido al aislamiento de las poblaciones (Laiolo y Tella 2005). Por lo que muy probablemente y debido a nuestros resultados la presa podría estar sirviendo como una barrera geográfica, lo cual se ve reflejado en la similitud de las vocalizaciones utilizadas por *G. soricina*.

Algunos de los resultados obtenidos en este estudio nos indican que las vocalizaciones pueden ser diferenciadas entre localidades; sin embargo, por otra parte los resultados también nos indican que esta variación entre localidades parece estar más bien asociada a la distancia geográfica que se encuentra entre ellas, por lo que también se tiene un patrón de variación geográfica gradual. Existen estudios en donde se han encontrado que las variaciones geográficas en las características de las vocalizaciones están relacionadas con factores geográficos como la distancia geográfica entre localidades, latitud y la longitud (Xie et al. 2017, Sun et al. 2013, Lin et al. 2015). Se ha propuesto que los aspectos culturales colabora en la variación geográfica gradual de los llamados de ecolocación en *Rhinolophus ferrumequinum* (Sun et al. 2013) *Hipposideros armiger* (Lin et al. 2015) y *Rhinolophus sinicus* (Xie et al. 2017). Por lo tanto, la combinación de las dos variaciones geográficas de las vocalizaciones observada en este estudio podría estar más bien asociada con los cambios en los procesos culturales (Lynch 1996, Rendella y Whitehead 2001). Además esto podría estar



indicando que los sitios difieren significativamente, indicando el efecto de sitio, pero a lo largo de un gradiente de diferenciación.



## XI. CONCLUSIONES

En este estudio, las vocalizaciones del murciélago lengüeton *G. soricina* mostraron variaciones geográficas. Los resultados sugieren una combinación de una variación geográfica de dos tipos de patrones. Por un lado, los sitios pueden ser diferenciados vocalmente; sin embargo, esto no ocurre para todas las vocalizaciones que se compartieron entre las localidades. Además, esta variación por localidad parece ser de forma jerárquica, ya que las localidades se diferencian de forma gradual. Las distancias geográficas entre las poblaciones y las barreras geográficas son sugeridas como algunos factores causales de las variaciones en las vocalizaciones, lo que probablemente los aspectos culturales podrían estar influyendo en los patrones observados.



XII. ANEXO

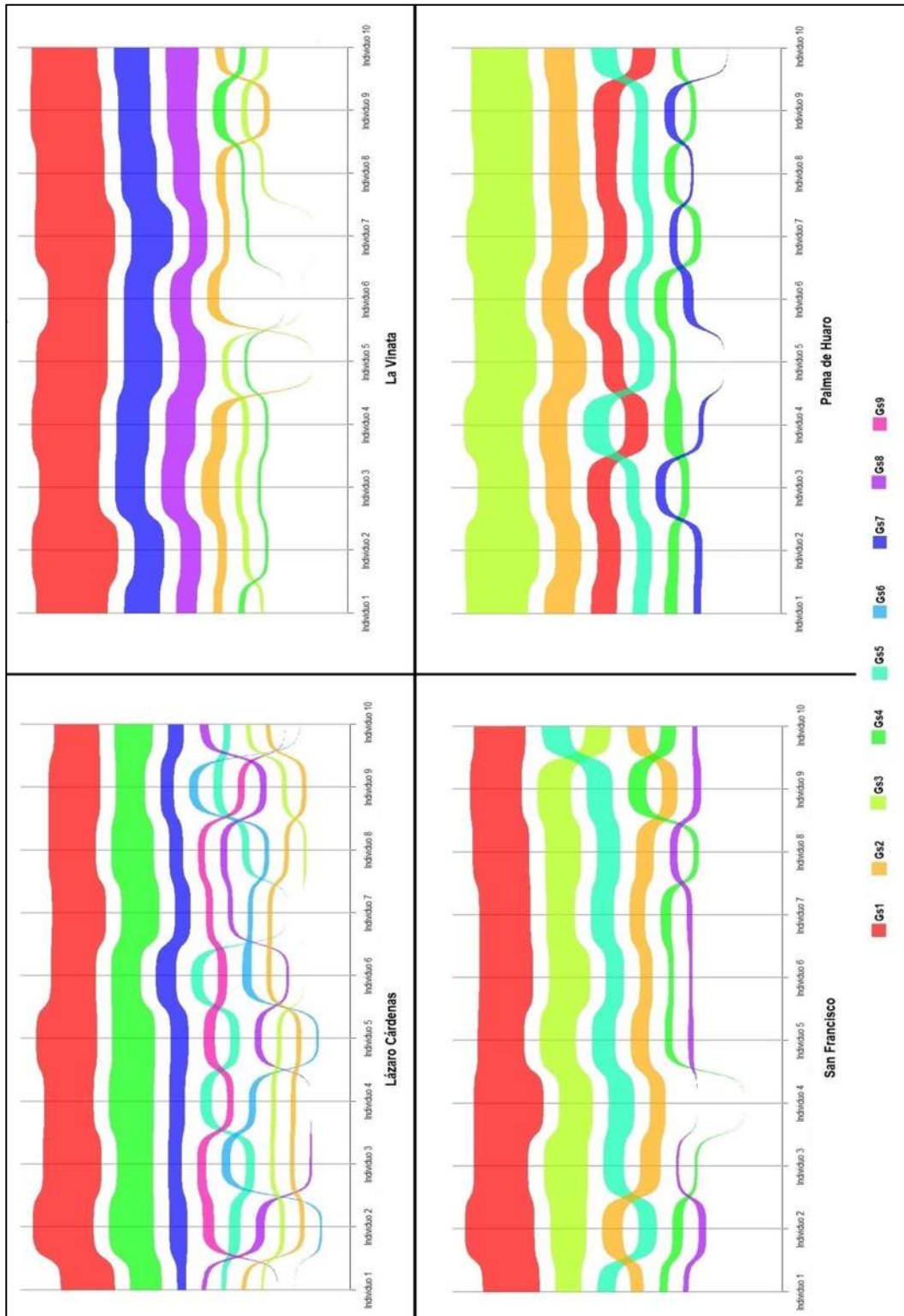


Figura 1. Grafica aluvial mostrando la abundancia de las vocalizaciones entre los individuos en las cuatro localidades.



Tabla 1. Análisis de componentes principales (ACP) por vocalización.

	Gs1		Gs2		Gs3		Gs4	
	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2
<b>Valores propios</b>	2.2	1.6	1.8	1.2	1.9	1.5	2.1	1.4
<b>Varianza acumulada</b>	0.64	0.79	0.44	0.83	0.54	0.81	0.61	0.83
<b>Frecuencia mínima</b>	<b>0.50</b>	0.14	<b>0.46</b>	0.20	<b>-0.51</b>	0.06	<b>0.48</b>	-0.11
<b>Frecuencia máxima</b>	<b>0.50</b>	-0.23	<b>0.49</b>	-0.06	<b>-0.48</b>	-0.15	<b>0.49</b>	-0.05
<b>Frecuencia media</b>	<b>0.51</b>	-0.02	<b>0.51</b>	-0.04	<b>-0.50</b>	-0.02	<b>0.48</b>	-0.08
<b>Frecuencia hasta la rodilla</b>	<b>0.50</b>	0.01	<b>0.49</b>	0.08	<b>-0.50</b>	0.02	<b>0.49</b>	-0.09
<b>Tiempo promedio del llamado</b>	0.01	<b>-0.32</b>	0.09	<b>-0.57</b>	0.05	<b>-0.52</b>	0.13	0.12
<b>Tiempo promedio entre llamados</b>	-0.06	<b>-0.32</b>	0.19	<b>-0.56</b>	-0.15	<b>-0.41</b>	0.12	<b>0.70</b>
<b>Tiempo hasta la rodilla</b>	-0.20	<b>-0.33</b>	0.09	0.22	0.03	<b>-0.53</b>	0.11	<b>0.68</b>



Tabla 2. Distribución de los datos para la vocalización GS1.

	Normal	Cauchy	Logistic	log_norm	Gamma
Frecuencia máxima	0.114	0.156	<b>0.094</b>	0.137	0.130
Frecuencia mínima	0.131	0.168	<b>0.110</b>	0.158	0.150
Frecuencia media	0.097	0.147	<b>0.089</b>	0.141	0.128
Frecuencia hasta la rodilla	<b>0.084</b>	0.139	0.089	0.139	0.137
Tiempo promedio del llamado	0.152	<b>0.032</b>	0.093	0.035	0.146
Tiempo promedio entre llamados	0.140	0.174	<b>0.138</b>	0.174	0.165
Tiempo promedio hasta la rodilla	0.127	0.131	<b>0.090</b>	0.131	0.247

Tabla 3. Distribución de los datos para la vocalización GS2.

	Normal	Cauchy	Logistic	log_norm	Gamma
Frecuencia máxima	0.214	<b>0.075</b>	0.149	0.137	0.130
Frecuencia mínima	<b>0.093</b>	0.240	0.149	0.121	0.169
Frecuencia media	<b>0.079</b>	0.127	0.189	0.129	0.165
Frecuencia hasta la rodilla	0.149	0.197	<b>0.061</b>	0.139	0.178
Tiempo promedio del llamado	<b>0.093</b>	0.149	0.120	0.174	0.150
Tiempo promedio entre llamados	0.197	0.145	<b>0.116</b>	0.187	0.209
Tiempo promedio hasta la rodilla	<b>0.094</b>	0.178	0.164	0.131	0.247



Tabla 4. Distribución de los datos para la vocalización GS3.

	Normal	Cauchy	Logistic	log_norm	Gamma
Frecuencia máxima	0.120	0.197	<b>0.101</b>	0.182	0.147
Frecuencia mínima	<b>0.041</b>	0.178	0.149	0.143	0.194
Frecuencia media	<b>0.104</b>	0.194	0.136	0.188	0.145
Frecuencia hasta la rodilla	0.157	0.207	<b>0.089</b>	0.144	0.159
Tiempo promedio del llamado	<b>0.074</b>	0.133	0.192	0.142	0.172
Tiempo promedio entre llamados	0.149	0.175	<b>0.104</b>	0.204	0.110
Tiempo promedio hasta la rodilla	<b>0.079</b>	0.194	0.141	0.166	0.129

Tabla 5. Distribución de los datos para la vocalización GS4.

	Normal	Cauchy	Logistic	log_norm	Gamma
Frecuencia máxima	0.176	<b>0.089</b>	0.154	0.136	0.119
Frecuencia mínima	<b>0.073</b>	0.174	0.137	0.157	0.175
Frecuencia media	<b>0.055</b>	0.184	0.144	0.173	0.151
Frecuencia hasta la rodilla	0.179	0.142	<b>0.103</b>	0.165	0.147
Tiempo promedio del llamado	<b>0.064</b>	0.147	0.188	0.135	0.160
Tiempo promedio entre llamados	0.137	0.164	<b>0.073</b>	0.189	0.128
Tiempo promedio hasta la rodilla	<b>0.067</b>	0.149	0.154	0.177	0.130



Predictors	Frecuencia mínima			Frecuencia máxima			Frecuencia media			Frecuencia hasta la rodilla			Tiempo promedio entre llamados			Tiempo promedio del llamado			Tiempo hasta la rodilla			
	Estimaciones	CI	p	Estimaciones	CI	p	Estimaciones	CI	p	Estimaciones	CI	p	Estimaciones	CI	p	Estimaciones	CI	p	Estimaciones	CI	p	
(Intercept)	30.8 6	14.78 -	<0.001 1	42.2 0	27.90 -	<0.001 1	35.4 3	12.92 -	0.002 2	35.1 3	14.84 -	0.001 1	1187. 62	33.24 -	0.001 6	6.70 -	4.15 -	<0.001 1	3.30 -	1.35 -	0.001 1	
	46.9 3	56.4 9		57.9 4	56.4 9		57.9 4	57.9 4		55.4 3	55.4 3		2041. 99	2041. 99		9.26 -	9.26 -		5.25 -	5.25 -		
La Vinata	-0.01	-	0.049	-5.96	-	0.568	-2.21	-	0.027	-1.78	-	0.90	-	-	0.28	-1.95	-	0.301	-1.52	-	0.287	
	22.85	26.39		34.13	34.13		34.13	34.13		30.59	30.59		669.8 4	18.01 4		5.64 -	5.64 -		4.33 -	4.33 -		
	22.8 3	14.4 8		29.7 2	29.7 2		29.7 2	29.7 2		27.0 3	27.0 3		55.33	55.33		1.74 -	1.74 -		1.28 -	1.28 -		
Palma de Huaró	10.8 5	-	0.350	6.76	-	0.057	9.68	-	0.551	10.4 2	-	0.041	-	-	0.47	-1.57	-	0.395	-1.24	-	0.381	
	11.89	13.48		22.16	22.16		22.16	22.16		18.29	18.29		443.3 1	16.43 1		5.19 -	5.19 -		4.00 -	4.00 -		
	33.5 8	26.9 9		41.5 2	41.5 2		41.5 2	41.5 2		39.1 3	39.1 3		765.1	765.1		2.05 -	2.05 -		1.53 -	1.53 -		
San Francisco	4.80	-	0.034	-3.94	-	0.016	1.43	-	0.930	1.93	-	0.89	-	-	0.25	-2.15	-	0.242	-2.06	-	0.143	
	17.93	24.16		30.40	30.40		30.40	30.40		26.76	26.76		700.1 6	19.68 6		5.77 -	5.77 -		4.82 -	4.82 -		
	27.5 3	16.2 7		33.2 6	33.2 6		33.2 6	33.2 6		30.6 3	30.6 3		50.36	50.36		1.46 -	1.46 -		0.70 -	0.70 -		
<b>Random Effects</b>																						
R <sup>2</sup>	32.36			49.57			35.55			38.37			33.29			23.73			27.23			
ICC	0.09	INDIVIDUO		0.19	INDIVIDUO		0.08	INDIVIDUO		0.10	INDIVIDUO		0.06	INDIVIDUO		0.06	INDIVIDUO		0.05	INDIVIDUO		
	0.61	PUNTODEMUESTRO		0.41	PUNTODEMUESTRO		0.72	PUNTODEMUESTRO		0.66	PUNTODEMUESTRO		0.34	PUNTODEMUESTRO		0.24	PUNTODEMUESTRO		0.29	PUNTODEMUESTRO		
Observations	200			200			200			200			200			200			200			
Marginal R <sup>2</sup> / Conditional R <sup>2</sup>	0.135 / 0.740			0.134 / 0.653			0.081 / 0.819			0.099 / 0.784			0.137 / 0.477			0.110 / 0.379			0.180 / 0.457			

Tabla 6. Efecto de la localidad con respecto a los parámetros de la vocalización GS1



Predictors	Frecuencia mínima			Frecuencia máxima			Frecuencia media			Frecuencia hasta la rodilla			Tiempo entre llamados			Tiempo promedio del llamado		
	Estimate	CI	p	Estimate	CI	p	Estimate	CI	p	Estimate	CI	p	Estimates	CI	p	Estimate	CI	p
(Intercept)	33.88	25.14	<0.001	51.59	39.57	<0.001	40.88	33.11	<0.001	41.27	31.13	<0.001	1023.1	109.54	0.20	9.45	2.17	0.01
		42.62	<b>1</b>		63.60	<b>1</b>		48.64	<b>1</b>		51.41	<b>1</b>	8	1936.82	8		16.72	<b>1</b>
La Vinata	-0.21	-	<b>0.007</b>	-6.39	-	0.474	-1.63	-	<b>0.012</b>	-1.46	-	0.847	-350.79	-	0.61	-3.23	-	0.54
	13.09	13.09		23.88	23.88		13.19	13.19		16.30	16.30		1714.62	1714.62	4		13.68	5
		12.67			11.09			-9.93			13.37			1013.05			-7.23	
Palma de Huaro	3.56	-8.59	<b>0.006</b>	-8.63	-	0.313	-0.80	-	0.884	-0.90	-	0.901	65.20	-	0.91	-5.18	-	0.32
	15.71	15.71		25.39	25.39		11.53	11.53		15.04	15.04		1195.51	1195.51	9		15.39	1
				-8.14	-8.14		-9.93	-9.93			13.25			1325.90			-5.04	
San Francisco	-9.10	-	<b>0.013</b>	-25.67	-	<b>0.003</b>	-15.60	-	<b>0.004</b>	-15.99	-	<b>0.026</b>	-612.17	-	0.33	-4.12	-	0.42
	21.13	21.13		42.31	42.31		26.20	26.20		30.02	30.02		1856.16	1856.16	5		14.31	7
		-2.94			-9.02		-5.01	-5.01		-1.95	-1.95		-631.82	-631.82			-6.06	
<b>Random Effects</b>																		
R <sup>2</sup>	25.42			31.18			25.41			27.99			36.20			19.71		
ICC	0.15	INDIVIDIO		0.16	INDIVIDIO		0.09	INDIVIDIO		0.18	INDIVIDIO		0.10	INDIVIDIO		0.13	INDIVIDIO	
	0.36	PUNTODEMUESTREO		0.45	PUNTODEMUESTREO		0.39	PUNTODEMUESTREO		0.37	PUNTODEMUESTREO		0.38	PUNTODEMUESTREO		0.57	PUNTODEMUESTREO	
Observations	200			200			200			200			200			200		
Marginal R <sup>2</sup> / Conditional R <sup>2</sup>	0.381 / 0.698			0.570 / 0.833			0.535 / 0.756			0.484 / 0.768			0.126 / 0.545			0.104 / 0.732		

Tabla 6. Efecto de la localidad con respecto a los parámetros de la vocalización GS2



Predictors	Frecuencia mínima			Frecuencia máxima			Frecuencia media			Frecuencia hasta la rodilla			Tiempo entre llamados			Tiempo promedio del llamado			Tiempo hasta la rodilla		
	Estimas	CI	p	Estimas	CI	p	Estimas	CI	p	Estimas	CI	p	Estimas	CI	p	Estimas	CI	p	Estimas	CI	p
(Intercept)	33.8	24.85	<0.0	55.3	45.78	<0.0	41.8	32.62	<0.0	39.4	29.25	<0.0	740.	350.89	0.27	11.2	9.41	<0.0	6.93	3.54	<0.0
)	4	-	<b>01</b>	4	-	<b>01</b>	3	-	<b>01</b>	7	-	<b>01</b>	39	-	9	3	-	<b>01</b>	-	-	<b>01</b>
	42.8	2		64.8	9		51.0	5		49.6	9		1129.8	9		13.0	5		10.3	1	
La Vinata	-7.45	-	0.27	-	-	<b>0.00</b>	-	-	0.09	-8.88	-	0.25	-	-	0.40	-6.88	-	<0.0	-5.23	-	<b>0.04</b>
	20.87	6		21.9	36.19	<b>3</b>	11.6	25.38	8	24.09	3		740.	1457.0	3	10.39	-	<b>01</b>	-	10.27	<b>2</b>
	-	-		2	-		2	-		-	-		39	6--		-	-		-	-	
	5.96	5.96		7.66	7.66		2.14	2.14		6.33	6.33		23.72	23.72		3.36	3.36		0.19	0.19	
Palma de Huaró	8.11	-	0.20	-6.52	-	0.33	3.29	-	0.61	6.01	-	0.40	-	-	0.86	-6.33	-	<0.0	-4.92	-	<b>0.03</b>
	4.30	0		19.73	4		9.45	2		8.15	6		40.6	495.27	1	8.36	-	<b>01</b>	-	9.61	<b>9</b>
	-	-		6.70	-		16.0	3		-	20.1		1	414.06		4.31	-		-	-	
	20.5	3		-	-		-	-		-	-		-	-		-	-		0.24	0.24	
San Francisco	-8.08	-	0.20	-	-	<0.0	-	-	<b>0.01</b>	-	-	0.06	-	-	0.20	-5.84	-	<0.0	-4.91	-	<b>0.04</b>
	20.47	1		28.5	41.74	<b>01</b>	15.6	28.32	6	13.2	27.37	7	287.	736.94	9	7.83	-	<b>01</b>	-	9.58	<b>0</b>
	-	-		5	-		0	-		3	-		92	-		-	-		-	-	
	4.31	4.31		15.36	15.36		2.88	2.88		0.90	0.90		161.10	161.10		3.85	3.85		0.23	0.23	
<b>Random Effects</b>																					
R <sup>2</sup>	34.46			47.29			25.25			30.27			24.20			17.98			23.38		
ICC	0.04	INDIVIDUO		0.04	INDIVIDUO		0.04	INDIVIDUO		0.03	INDIVIDUO		0.02	INDIVIDUO		0.00	INDIVIDUO		0.03	INDIVIDUO	
Observations	0.41	PUNTODEMUESTRO		0.42	PUNTODEMUESTRO		0.42	PUNTODEMUESTRO		0.43	PUNTODEMUESTRO		0.15	PUNTODEMUESTRO		0.13	PUNTODEMUESTRO		0.43	PUNTODEMUESTRO	
	200			200			200			200			200			200			200		
Marginal R <sup>2</sup> / Conditional R <sup>2</sup>	0.553 / 0.757			0.717 / 0.847			0.630 / 0.801			0.587 / 0.778			0.065 / 0.223			0.220 / 0.318			0.189 / 0.561		

Tabla 6. Efecto de la localidad con respecto a los parámetros de la vocalización GS3



Predictors	Frecuencia mínima			Frecuencia máxima			Frecuencia media			Frecuencia hasta la rodilla			Tiempo entre llamados			Tiempo hasta la rodilla		
	Estimate	CI	p	Estimate	CI	p	Estimate	CI	p	Estimate	CI	p	Estimate	CI	p	Estimate	CI	p
(Intercept)	26.32	20.34	<0.001	33.16	20.49	<0.001	28.91	22.46	<0.001	28.11	20.34	<0.001	1136.9	801.99	-	2.69	1.60	<0.001
			1			1			1			1	7	1471.96	8			1
		32.30		45.84			35.37			35.89							3.78	
La Vinata	2.77	-5.90	0.531	3.93	14.22	0.671	3.85	-5.56	0.423	5.02	-6.22	0.381	-550.40	1089.47	0.40	-1.26	-	0.136
		11.43					13.26			16.26				-11.33	5		2.91	
				22.07														0.40
Palma de Huaro	19.67	11.39	<0.001	22.09	4.34	0.015	21.48	12.58	<0.001	22.98	12.20	<0.001	-383.13	-786.19	0.06	-0.42	-	0.567
			1		39.85				1			1		19.93	2		1.86	
		27.96					30.39			33.77								1.02
San Francisco	0.79	-7.54	0.853	-4.48	22.27	0.622	-1.08	10.04	0.813	-0.18	-	0.973	-757.52	-	0.34	-0.74	-	0.323
		9.11						-7.88		11.02			1176.99	7		2.20		
				13.32						10.65				-338.06				0.72
<b>Random Effects</b>																		
R <sup>2</sup>	67.71			49.02			38.42			21.05			32.39			16.29		
ICC	0.03	INDIVIDUO		0.05	INDIVIDUO		0.28	INDIVIDUO		0.05	INDIVIDUO		0.02	INDIVIDUO		0.10	INDIVIDUO	
	0.33	PUNTODEMUESTREO		0.53	PUNTODEMUESTREO		0.45	PUNTODEMUESTREO		0.35	PUNTODEMUESTREO		0.27	PUNTODEMUESTREO		0.29	PUNTODEMUESTREO	
Observations	200			200			200			200			200			200		
Marginal R <sup>2</sup> / Conditional R <sup>2</sup>	0.744 / 0.915			0.626 / 0.953			0.750 / 0.931			0.723 / 0.918			0.074 / 0.207			0.021 / 0.337		

Tabla 6. Efecto de la localidad con respecto a los parámetros de la vocalización GS3



### XIII. BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre L. F. (2002). Structure of a Neotropical savanna bat community. *Journal of Mammalogy*, 83, 775-784.
- Álvarez J., Willig M., Jones J. y Webster D. (1991). *Glossophaga soricina*. *Mammalian Species*, 379, 1-7.
- Amézquita A., Lima A. P., Jehle R., Castellanos L., Ramos Ó., Crawford A.J., Gasser H. y Hödl W. (2009). Calls, colours, shape, and genes: a multi-trait approach to the study of geographic variation in the Amazonian frog *Allobates femoralis*. *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 826–838.
- Andrew R. J. (1962). Evolution of intelligence and vocal mimicking. *Science* 137, 585-589.
- Armstrong K. N. y Coles R. B. (2007). Echolocation call frequency differences between geographic isolates of *Rhinonicteris aurantia* (Chiroptera: Hipposideridae): implications of nasal chamber size. *Journal of Mammalogy*, 88, 94-104.
- Armstrong K. N. y Kerry L. J. (2011). Modelling the prey detection performance of *Rhinonicteris aurantia* (Chiroptera: Hipposideridae) in different atmospheric conditions discounts the notional role of relative humidity in adaptive evolution. *Journal of theoretical biology*, 278, 44-54.
- Arnold B. D. y Wilkinson G. S. (2011). Individual specific contact calls of pallid bats (*Antrozous pallidus*) attract conspecifics at roosting sites. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 1581-1593.



- Arnold S. J. (1992). Constraints on phenotypic evolution. *The American Naturalist*, 140, S85-S107.
- Baker J. R., Jones J. K. y Carter D. C. (1976). Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part I. Special Publications of the Museum of Texas Tech University, 10, 1–218.
- Ballentine B. y Pfennig D. (2006). Morphological adaptation influences the evolution of a mating signal. *Evolution* 60, 1936 – 1944.
- Baptista L. F. (1975). Song dialects and demes in sedentary populations of the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*), *University of California Publications in Zoology*, 105, 1-52.
- Barclay R. M. R. y Thomas D. W. (1979). Copulation call of *Myotis lucifugus*: a discrete situation-specific communication signal. *Journal of Mammalogy*, 60, 632–634.
- Behr O. y von Helversen O. (2004). Bat serenades – complex courtship songs of the sac-winged bat *Saccopteryx bilineata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56, 106–115.
- Boncoraglio G. y Saino, N. (2007). Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis. *Functional Ecology*, 21, 134-142.
- Bonnet E. y V. de Peer. (2002). ZT: a software tool for simple and partial Mantel test. *Journal of Statistical Software* 7, 1-12.
- Boughman J. W. (1998). Vocal learning by greater spear-nosed bats. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265, 227-233.



- Boul K. E., Chris Funk W., Darst C. R., Cannatella D. C. y Ryan M. J. (2006). Sexual selection drives speciation in an Amazonian frog. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 399-406.
- Campbell P., Pasch B., Pino J. L., Crino O. L. y Phillips M. (2010) Geographic variation in the songs of neotropical singing mice: testing the relative importance of drift and local adaptation. *Evolution* 64, 1955–1972.
- Cavalli-Sforza L. L. y Wang W. S. Y. (1986). Spatial distance and lexical replacement. *Language* 62, 38–55.
- Chen S. F., Jones G. y Rossiter S. J. (2009). Determinants of echolocation call frequency variation in the Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 276, 3901–3909.
- Conner D. A. (1982). Dialects versus geographic variation in mammalian vocalizations. *Animal Behavior*, 30, 297–298.
- Dahlin C. R. y Wright T. F. (2009). Duets in Yellow-Naped Amazons: Variation in Syntax, Note Composition and Phonology at Different Levels of Social Organization. *Ethology*, 115, 857-871.
- Davidson S. M. y Wilkinson G. S. (2002). Geographic and individual variation in vocalizations by male *Saccopteryx bilineata* (Chiroptera: Emballonuridae). *Journal of Mammalogy*, 83, 526–535.
- De'ath G. y Fabricius K. E. (2000). Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology*, 81, 3178-3192.



- Deecke V. B., Ford J. K. B. y Spong P. (2000). Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. *Animal Behaviour*, 60, 629–638.
- Dobzhansky T., Ayala F., Stebbins O. y Valentine J. (1978). Evolución. Omega. España.
- Egert-Berg K., Hurme E. R., Greif S., Goldstein A., Harten L., Flores-Martínez J. J. y Shipley J. R. (2018). Resource Ephemerality Drives Social Foraging in Bats. *Current Biology*, 28, 3667-3673.
- Esser K. y Schubert J. (1998). Vocal dialects in the lesser spear-nosed bat *Phyllostomus discolor*. *Naturwissenschaften*, 85, 347–349.
- Falconer. D. (1986). Introducción a la genética cuantitativa. CECSA Mexico.
- Fenton M. B. (1990). The foraging behaviour and ecology of animal-eating bats. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 411-422.
- Fenton M. B., Bernard E., Bouchard S., Hollis L., Johnston D. S., Lausen C. L. y Zigouris J. (2001). The bat fauna of Lamanai, Belize: roosts and trophic roles. *Journal of Tropical Ecology*, 17, 511-524.
- Fleming T. H. (1995). Pollination and frugivory in phyllostomid bats of arid region. *Marmosiana*, 1, 87-93.
- Fornůskova A., Petit E. J., Bartonička T., Kaňuch P., Butet A., Řehák Z. y Bryja J. (2014). Strong matrilineal structure in common pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*) is associated with variability in echolocation calls. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113, 1115–1125.



- Foster S. A. (1999). The geography of behaviour: an evolutionary perspective. *Trends in ecology & evolution*, 14, 190-195.
- Funakoshi K. y Maeda F. (2003). Foraging activity and night-roost usage in the Japanese greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum nippon*. *Mammal study*, 28, 1-10.
- Funk W. C., Cannatella D. C. y Ryan M. J. (2009). Genetic divergence is more tightly related to call variation than landscape features in the Amazonian frogs *Physalaemus petersi* and *P. freibergi*. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 1839-1853.
- Futuyma D. (1979). *Evolutionary biology*. Sinauer. New York.
- Gordinho L. de O., Matheu E., Hasselquist D. y Neto J. M. (2015). Song divergence between subspecies of reed bunting is more pronounced in singing styles under sexual selection. *Animal Behaviour* 107, 221–231.
- Graham G. L. (1988). Interspecific associations among Peruvian bats at diurnal roosts and roost sites. *Journal of Mammalogy*, 69, 711-720.
- Grant B. R. y Grant P. R. (1996) Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution*, 50, 2471– 2487.
- Grant B. R. y Grant P. R. (1996) Cultural inheritance of song and its role in the evolution of Darwin's finches. *Evolution*, 50, 2471– 2487.
- Grant B. R. y Grant P. R. (2002). Simulating secondary contact in allopatric speciation: an empirical test of premating isolation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 76, 545-556.



- Gray D. A. y Cade W. H. (2000). Sexual selection and speciation in field crickets. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97, 14449-14454.
- Griffin D. R. (1971). The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). *Animal Behaviour*, 19, 55-61.
- Guillén A., Juste J. B. y Ibáñez C. (2000). Variation in the frequency of the echolocation calls of *Hipposideros ruber* in the Gulf of Guinea: an exploration of the adaptive meaning of the constant frequency value in rhinolophoid CF bats. *Journal of Evolutionary Biology*, 13, 70–80.
- Habersetzer J. (1981). Adaptive echolocation sounds in the bat *Rhinopoma hardwickei*. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 144, 559-566.
- Hall A. S. y Day W. J. (1977). System and Models: Terms and Basic Principles. En: *Ecosystem Modeling in Theory and Practice: An Introduction with Case Histories* (Hall A.S. y Day W.J.), Ed. John Wiley and Sons, New York. 6-36.
- Hamao S., Sugita N. y Nishiumi I. (2016). Geographic variation in bird songs: examination of the effects of sympatric related species on the acoustic structure of songs. *Acta Ethologica* 19, 81–90.
- Henry C. S., Wells M. L. M. y Holsinger K. E. (2002). The inheritance of mating songs in two cryptic, sibling lacewing species (Neuroptera: Chrysopidae: Chrysoperla). In *Genetics of Mate Choice: From Sexual Selection to Sexual Isolation*, 269-289.



- Higgins L. A. y Waugaman R. D. (2004). Sexual selection and variation: a multivariate approach to species-specific calls and preferences. *Animal Behaviour*, 68, 1139–1153.
- Higgins L. A. y Waugaman R. D. (2004). Sexual selection and variation: a multivariate approach to species-specific calls and preferences. *Animal Behaviour*, 68, 1139–1153.
- Hile A. G. y Striedter G. F. (2000). Call convergence within groups of female budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Ethology*, 106, 1105-1114.
- Hile A. G., Plummer T. K. y Striedter G. F. (2000). Male vocal imitation produces call convergence during pair bonding in budgerigars, *Melopsittacus undulatus*. *Animal Behaviour*, 59, 1209-1218.
- Howell D. J. (1983). *Glossophaga soricina* (murciélago lengualarga, nectar bat). Pp. 472–474, in Costa Rican natural history (D. H. Janzen, ed.). University of Chicago Press, Chicago, 816 pp.
- Irwin D. E., Bensch S. y Price, T. D. (2001). Speciation in a ring. *Nature* 409, 333–337.
- Irwin D. E., Thimman M. P. y Irwin J. H. (2008). Call divergence is correlated with geographic and genetic distance in greenish warblers (*Phylloscopus trochiloides*): a strong role for stochasticity in signal evolution?. *Journal of evolutionary biology*, 21, 435-448.
- Jang Y., Hahn E. H., Lee H. J., Park S., Won Y. J. y Cho, J. C. (2011). Geographic variation in advertisement calls in a tree frog species: gene flow and selection hypotheses. *PLoS ONE* 6: e23297.



- Jiang T. L., Liu R., Metzner W., You Y. Y., Li S., Liu S. y Feng J. (2010). Geographical and individual variation in echolocation calls of the intermediate leaf-nosed bat, *Hipposideros larvatus*. *Ethology*, 116, 691–703.
- Jones G. y Holderied M. W. (2007). Bat echolocation calls: Adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 905–912.
- Jones G. y Holderied, M. W. (2007). Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 905-912.
- Jones G. y Ransome R. D. (1993). Echolocation calls of bats are influenced by maternal effects and change over a lifetime. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 252, 125-128.
- Jones G. y Siemers B. M. (2011). The communicative potential of bat echolocation pulses. *Journal of Comparative Physiology A*, 197, 447–457.
- Jones G., Gordon T. y Nightingale J. (1992). Sex and age differences in the echolocation calls of the lesser horseshoe bat, *Rhinolophus hipposideros*. *Mammalia*, 56, 189-194.
- Jones K. E., Russ J. A., Bashta A. T., Bilhari Z., Catto C., Csósz I. y Koryagina N. (2013). Indicator Bats Program: a system for the global acoustic monitoring of bats. *Biodiversity Monitoring and Conservation: Bridging the Gap between Global Commitment and Local Action*, 211-247.



- Kazial K. A., Pacheco S. y Zielinski K. (2008). Information content of sonar calls of little brown bats *Myotis Lucifugus*: Potential for communication. *Journal Mammal.* 89, 25–33.
- Kelm D. H., Wiesner K. R. y Helversen O. V. (2008). Efectos de los dormideros artificiales para murciélagos frugívoros sobre la dispersión de semillas en un mosaico de pastos forestales neotropicales. *Conservation Biology.*
- Kingston T. y Rossiter S. J. (2004). Harmonic-hopping in Wallacea's bats. *Nature* 429, 9–12.
- Knörnschild M., Glöckner V. y von Helversen O. (2010). The vocal repertoire of two sympatric species of nectar-feeding bats (*Glossophaga soricina* and *G. commissaris*). *Acta Chiropterologica*, 12, 205-215.
- Knörnschild M., Jung K., Nagy M., Metz M. y Kalko E. (2012). Bat echolocation calls facilitate social communication. *Proceedings of the Royal Society B*, 279, 4827–4835.
- Knörnschild M., Nagy M., Metz M., Mayer F. y von Helversen O. (2012). Learned vocal group signatures in the polygynous bat *Saccopteryx bilineata*. *Animal Behaviour*, 84, 761-769.
- Lee K. H., Shaner P. J., Lin Y. P. y Lin S. M. (2016). Geographic variation in advertisement calls of a microhylid frog – testing the role of drift and ecology. *Ecology and Evolution* 6, 3289–3298.
- Lemke T. O. (1984). Foraging ecology of the long-nosed bat, *Glossophaga soricina*, with respect to resource availability. *Ecology*, 65, 538–548.



- Lemon S. C., Roy J., Clark M. A., Friedmann P. D. y Rakowski W. (2003). Classification and regression tree analysis in public health: methodological review and comparison with logistic regression. *Annals of behavioral medicine*, 26, 172-181.
- Lin A., Jiang T., Kanwal J. S., Lu G., Luo J., Wei X., Luo B. y Feng J. (2015). Geographical variation in echolocation vocalizations of the Himalayan leaf-nosed bat: contribution of morphological variation and cultural drift. *Oikos* 124, 364–371.
- López J. y Vaughan C. (2007). Food niche overlap among Neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista Biología Tropical*, 55, 301–313.
- Lynch A. (1996). The population memetics of birdsong. In: Kroodsma DE, Miller EH, editors. *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Ithaca, NY: Cornell University Press. 181–197.
- Ma J., Kobayasi K., Zhang S. y Metzner W. (2006). Vocal communication in adult greater horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum*. *J Comp Physiol Sensory Neural Behav Physiol* 192, 535–550.
- MacDougall S. E. A. y MacDougall S. S. A. (2001). Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure. *Evolution*, 55, 2568-2575.
- Mantel N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research* 27, 209-220.
- Martínez G. Y. (2003). Comunicación animal. Un punto de vista humano. *Revista La Tadeo*. No. 68. Bogotá, D.C. Colombia, 31-39 pp.



- Masters W. M., Raver K. A. S. y Kazial K. A. (1995). Sonar signals of big brown bats, *Eptesicus fuscus*, contain information about individual identity, age and family affiliation. *Animal Behaviour*, 50, 1243–1260.
- Matsumura S. (1981). Mother–infant communication in a horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum nippon*): vocal communication in the three-week-old infants. *Journal of Mammalogy*, 62, 20–28.
- Medellín R. A., Arita H. T. y Sanchez-Herrera O. (1997). *Identificación de los murciélagos de México: clave de campo* (No. Sirsi) i9789709192100). Asociación Mexicana de Mastozoología.
- Moreno C. E., Calderón-Patrón J. M., Arroyo-Rodríguez V., Barragán F., Escobar F., Gómez-Ortiz Y. y Ortega-Martínez I. J. (2017). Measuring biodiversity in the Anthropocene: a simple guide to helpful methods. *Biodiversity and Conservation*, 26, 2993-2998.
- Mutumi G. L., Jacobs D. S. y Winker H. (2016). Sensory drive mediated by climatic gradients partially explains divergence in acoustic signals in two horseshoe bat species, *Rhinolophus swinnyi* and *Rhinolophus simulator*. *PLoS ONE* 11: e0148053.
- Niemz P., Aguilera A. y Rolleri A. (1994). Velocidad de propagación del sonido en algunas especies creciendo en Chile y su relación con propiedades físicas. *Bosque*, 15, 49-54.
- Nottebohm F. (1969). The song of the Chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: Description and evaluation of a system of dialects, *Condor*, 71, 299-315.



Nottebohm F. (1985). Sound transmission, signal salience and song dialects. *Behavioral and Brain Sciences*, 8, 112-113.

Nousek A. E., Slater P. J. B., Wang C. y Miller P. J. O. (2006). The influence of social affiliation on individual vocal signatures of northern resident killer whales (*Orcinus orca*). *Biology Letters*, 2, 481–484

Nowicki S. y Searcy W. A. (2014). The evolution of vocal learning. *Current opinion in neurobiology*, 28, 48-53.

Obrist M. K. (1995). Flexible bat echolocation: the influence of individual, habitat and conspecifics on sonar signal design. *Behavioral ecology and sociobiology*, 36, 207-219.

Panhuis T. M., Butlin R., Zuk M. y Tregenza, T. (2001). Sexual selection and speciation. *Trends in ecology & evolution*, 16, 364-371.

Patten M. A., Rotenberry J. T. y Zuk M. (2004). Habitat selection, acoustic adaptation, and the evolution of reproductive isolation. *Evolution* Lawrence, Kans. 58, 2144–2155.

Podos J. (2001). Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature*, 409, 185–188.

Podos J. y Warren P. S. (2007). The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the Study of Behavior*, 37, 403-458.

Pröhl H., Koshy R. A., Mueller U., Rand A. S. y Ryan M. J. (2006). Geographic variation of genetic and behavioral traits in northern and southern túngara frogs. *Evolution*, 60, 1669-1679.



- Ptacek M. B. (2000). The role of mating preferences in shaping interspecific divergence in mating signals in vertebrates. *Behav. Processes* 51, 111–134.
- Puechmaille S. J., Borissov I. M., Zebok S., Allegrini B., Hizem M., Kuenzel S., Schuchmann M., Teeling E. C. y Siemers B. M. (2014). Female mate choice can drive the evolution of high frequency echolocation in bats: a case study with *Rhinolophus mehelyi*. *PLoS One*, 9, e103452
- Puechmaille S. J., Gouilh M. A., Piyapan P., Yokubol M., Mie K. M., Bates P. J. y Petit E. J. (2011). The evolution of sensory divergence in the context of limited gene flow in the bumblebee bat. *Nature Communications*, 2, 573.
- Puechmaille S. J., Soisook P., Yokubol M., Piyapan P., Gouilh M. A., Mie K. M. y Nwe T. (2009). Population size, distribution, threats and conservation status of two endangered bat species *Craseonycteris thonglongyai* and *Hipposideros turpis*. *Endangered Species Research*, 8, 15-23.
- Rendell L. y Whitehead H. (2001). Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*, 24, 309-324.
- Rendella L. y Whitehead H. (2001). Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*, 24, 309-324.
- Richards D. G. y Wiley, R. H. (1980). Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *The American Naturalist*, 115, 381-399
- Rothstein S. I. y Fleischer R. C. (1987). Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the Brown-headed Cowbird. *Condor* 89, 1-23.



- Russo D., Jones G. y Mucedda M. (2001). Influence of age, sex and body size on echolocation calls of Mediterranean and Mehely's horseshoe bats, *Rhinolophus euryale* and *R. mehelyi* (Chiroptera: Rhinolophidae). *Mammalia* 65, 429–436.
- Russo D., Mucedda M., Bello M., Biscardi S., Pidinchedda E. y Jones G. (2007). Divergent echolocation call frequencies in insular rhinolophids (Chiroptera): a case of character displacement?. *Journal of Biogeography*, 34, 2129-2138.
- Ryan M. J. (1986). Neuroanatomy influences speciation rates among anurans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 83, 1379-1382.
- Rydell J. (1993). Variation in the sonar of an aerial hawking bat (*Eptesicus nilssonii*). *Ethology*, 93, 275–284.
- Santos P., Rivera I. y Rojas A. (2001). Contenido nutrimental del alimento proporcionado a murciélagos (Phyllostomidae) en cautiverio. *Investigación Universitaria Multidisciplinaria: Revista de Investigación de la Universidad Simón Bolívar*, 2.
- Seddon N. y Tobias, J. A. (2010). Character displacement from the receiver's perspective: species and mate recognition despite convergent signals in suboscine birds. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, 2475-2483.
- Sewall K. B. (2009). Limited adult vocal learning maintains call dialects but permits pair-distinctive calls in red crossbills. *Animal Behaviour*, 77, 1303-1311.



- Shaw K. L. y Lesnick S. C. (2009). Genomic linkage of male song and female acoustic preference QTL underlying a rapid species radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 9737-9742.
- Siemers B. (2006). Bats: communication by ultrasound. 699–704, en *The Encyclopedia of language and linguistics*, 2da edición (K. Brown, ed.). Elsevier, Amsterdam, 9000 pp.
- Siemers B. M., Beedholm K., Dietz C., Dietz I. y Ivanova T. (2005). Is species identity, sex, age or individual quality conveyed by echolocation call frequency in European horseshoe bats? *Acta Chiropterol* 7, 259–274.
- Simon R., Holderied M. W. y von Helversen. (2006). Size discrimination of hollow hemispheres by echolocation in a nectar-feeding bat. *Journal of Experimental Biology*, 209, 3599–3609.
- Slabbekoorn H. y Smith T. B. (2002). Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 357, 493-503.
- Slabbekoorn H. y Smith T. B. (2002). Bird song, ecology and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 357, 493-503.
- Slater P. J. B. (1986). The cultural transmission of bird song. – *Trends Ecology Evolution*. 1, 94 – 97.
- Snell-Rood E. C. (2012). The effect of climate on acoustic signals: does atmospheric sound absorption matter for bird song and bat echolocation?. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 131, 1650-1658.



- Sober S. J. y Brainard M. S. (2009). Adult birdsong is actively maintained by error correction. *Nature neuroscience*, 12, 927.
- Soberón J. y Llorente J. (1993). The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation biology*, 7, 480-488.
- Sosa M., de Ascensão A. y Soriano P. J. (1996). Dieta y patrón reproductivo de *Rhogeessa minutilla* (Chiroptera: Vespertilionidae) en una zona árida de Los Andes de Venezuela. *Revista Biological Tropical*. 44, 867-875.
- Speybroeck N. (2012). Classification and regression trees. *International journal of public health*, 57, 243-246.
- Stoffberg S., Schoeman M.C. y Matthee C. A. (2012). Correlated genetic and ecological diversification in a widespread Southern African horseshoe bat. *PLOS ONE* 7: e31946.
- Suga N., Niwa H., Taniguchi I. y Margoliash D. (1987). The personalized auditory cortex of the mustached bat: adaptation for echolocation. *Journal of neurophysiology*, 58, 643-654.
- Sun K., Luo L., Kimball R. T., Wei X., Jin L., Jiang T., Li G. y Feng J. (2013). Geographic variation in the acoustic traits of greater horseshoe bats: testing the importance of drift and ecological selection in evolutionary processes. *PLoS ONE* 8: e70368.
- Tobias J. A., Gamarra-Toledo V., García-Olaechea D., Pulgarin P. C. y Seddon, N. (2011). Year-round resource defence and the evolution of male and female song in suboscine birds: social armaments are mutual ornaments. *Journal of evolutionary biology*, 24, 2118-2138.



- Toews D. P. y Irwin D. E. (2008). Cryptic speciation in a Holarctic passerine revealed by genetic and bioacoustic analyses. *Molecular Ecology* 17, 2691–2705.
- Toews D. P. y Irwin D. E. (2008). Cryptic speciation in a Holarctic passerine revealed by genetic and bioacoustic analyses. *Molecular Ecology*, 17, 2691-2705
- Tschapka M. (2004). Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. *Journal of Zoology (London)*, 263, 7–21.
- Vaughan T. A. (1977). Comportamiento de forrajeo del murciélago gigante de la hoja (*Hipposideros commersoni*). *Revista Africana de Ecología*, 15, 237-249.
- Voight C.C. y Speakman J.R. (2007). Functional Ecology. Nectar-feeding bats fuel their high metabolism directly with exogenous carbohydrates. *Functional Ecology*, 21, 913-921.
- von Helversen D. (2004). Object classification by echolocation in nectar-feeding bats: size-independent generalization of shape. *Journal of Comparative Physiology*, 190A, 515–521.
- von Helversen O. y Reyer H. U. (1984). Nectar intake and energy expenditure in a flower visiting bat. *Oecologia*, 63, 178–184.
- Wei C., Price T. D., Liu J., Alström P. y Zhang Y. (2017). The evolutionary origin of variation in song length and frequency in the avian family Cettiidae. *Journal of Avian Biology* 48, 1295–1300.



- Wells M. M. y Henry C. S. (1998). Songs, reproductive isolation, and speciation in cryptic species of insects: A case study using green lacewings. In “Endless Forms: Species and Speciation” (D. J. Howard and S. B. Berlocher, Eds.), 217–233. Oxford University Press, New York, NY.
- Wiley R. H. y Richards D. G. (1982). Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. – In: Kroodsma, D. E. and Miller, E. H. (eds), Acoustic communication in birds. Academic Press, pp. 131 – 181.
- Wiley R. H. y Richards, D. G. (1978). Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3, 69-94.
- Wilkins M. R., Scordato E. S., Semenov G. A., Karaardıç H., Shizuka D., Rubtsov A. y Safran R. J. (2018). Global song divergence in barn swallows (*Hirundo rustica*): exploring the roles of genetic, geographical and climatic distance in sympatry and allopatry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 123, 825-849.
- Wilkins M. R., Seddon N. y Safran R. J. (2013). Evolutionary divergence in acoustic signals: Causes and consequences. *Trends in Ecology & Evolution*, 28, 156–166.
- Xie L., Sun K., Jiang T., Liu S., Lu G., Jim L. y Feng J. (2017). The effects of cultural drift on geographic variation in echolocation calls of the Chinese rufous horseshoe bat (*Rhinolophus sinicus*). *Ethology* 123, 532–541.
- Yoshino H., Armstrong K. N., Izawa M., Yokoyama J. y Kawata M. (2008). Genetic and acoustic population structuring in the Okinawa least horseshoe bat: are



intercolony acoustic differences maintained by vertical maternal transmission? *Molecular Ecology* 17, 4978–4991.

Yovel Y., Melcon M. L., Franz M. O., Denzinger A. y Schnitzler H. U. (2009). The voice of bats: How greater mouse-eared bats recognize individuals based on their echolocation calls. *PLOS Comput. Biol.* 5, e1000400.

