

# Characterization of assemblages in neotropical cave dwelling bats based on their diet, wing morphology, and flight performance

FERNANDO SALGADO-MEJIA<sup>1</sup>, RICARDO LÓPEZ-WILCHIS<sup>2\*</sup>, LUIS M. GUEVARA-CHUMACERO<sup>2</sup>, PEDRO L. VALVERDE-PADILLA<sup>2</sup>, PABLO CORCUERA MARTÍNEZ DEL RIO<sup>2</sup>, SERGIO L. PORTO-RAMÍREZ<sup>3</sup>, IXCHEL ROJAS-MARTÍNEZ<sup>4</sup>, AND GIHOVANI A. SÁMANO-BARBOSA<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana. Av. San Rafael Atlixco 186, CP. 09340. Ciudad de México, México. Email: [fesame\\_33@hotmail.com](mailto:fesame_33@hotmail.com) (FS-M).

<sup>2</sup> Departamento de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186, CP. 09340. Ciudad de México, México. Email: [rlw@xanum.uam.mx](mailto:rlw@xanum.uam.mx) (RL-W), [lmgc@xanum.uam.mx](mailto:lmgc@xanum.uam.mx) (LMG-C), [plvp@xanum.uam.mx](mailto:plvp@xanum.uam.mx) (PLV-P), [pcmr@xanum.uam.mx](mailto:pcmr@xanum.uam.mx) (PCM-R).

<sup>3</sup> Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186, C.P. 09340. Ciudad de México, México. Email: [porto106@hotmail.com](mailto:porto106@hotmail.com) (SLP-R).

<sup>4</sup> Maestría en Biología de la Reproducción Animal. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186, CP. 09340. Ciudad de México, México. Email: [luna210692@hotmail.com](mailto:luna210692@hotmail.com) (IR-M) y [gihovanisamano@gmail.com](mailto:gihovanisamano@gmail.com) (GAS-B).

\*Corresponding autor

Bats have a great variety of wing morphologies that determines the bat's flight performance, and this in turn conditions the forage aerosphere and the food it can obtain. Several studies have shown differences in wing morphology, flight performance, and forage aerospheres among species from different trophic guilds. However, for species that share a guild this is not entirely clear. It is possible that these species have differences in their diet and show changes in wing morphology that modify their flight performance and forage areas. Determining this will allow a better understanding of spatial segregation among species that share a trophic guild. These studies allow the identification of species assemblages based on wing morphological differences and flight performance that would not be distinguished only by guild membership. Our goal was to define the species assemblages that make up a community of Neotropical cave dwelling bats based on their trophic guild, flight performance, and forage zone. A community of Neotropical cave dwelling bats from a cave in Veracruz, Mexico was analyzed. The diet of each species was determined by means of their stomach contents and bibliographic review. In addition, aspect ratio, wing loading and tip index were calculated. Based on the wing characteristics and diet, multivariate groupings and orders were performed, as well as to define the assemblages present. According to the wing characteristics and the dietary composition, four groups of species were found that represent four different flight characteristics in terms of agility and maneuverability. There was agreement between diet and wing characteristics, and the four trophic groups were identified through canonical correspondence analysis. Correlating wing morphology, diet and forage area allows us to adequately define the assemblages of a community of bats. Regarding the hypothesis, it was found that species that share a food guild show differences in the composition of their food and wing morphology, which generate differences in flight performance and forage areas. Four assemblages differing in forage aerospheres among three trophic guilds are described: understory and facultative arthropodivorous, semi-clearing hematophages, and facultative nectarivores. Finally, spatial segregation between the species of the families Mormoopidae and Natalidae was recognized.

Los murciélagos presentan gran variedad de morfologías alares que determina el desempeño de vuelo del murciélago y condiciona la aerósfera de forraje y alimento que puede conseguir. Varios estudios han demostrado diferencias en morfología alar, desempeños de vuelo y aerósferas de forraje entre especies de diferentes gremios tróficos. Sin embargo, para especies que comparten un gremio esto no es del todo claro. Es posible que estas especies tengan diferencias en su dieta a pesar de pertenecer al mismo gremio trófico, y manifiesten cambios en la morfología alar, desempeño de vuelo y zonas de forraje. Analizar esto permiten entender la segregación espacial entre especies que comparten un gremio trófico, además de identificar ensambles de especies con base en diferencias morfológicas alares y desempeño de vuelo. Nuestro objetivo fue definir los ensambles de especies que integran una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales con base en su gremio trófico, desempeño de vuelo y zona de forraje. Se analizó una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales en Veracruz, México. La dieta de cada especie se determinó por medio de sus contenidos estomacales y revisión bibliográfica. Además, se calculó relación de aspecto, carga alar e índice de punta. Con base en las características alares y la dieta, se realizaron ordenaciones multivariadas para definir los ensambles presentes. Se encontraron cuatro grupos de especies que representan cuatro desempeños de vuelo distintos en cuanto a agilidad y maniobrabilidad. Hubo concordancia entre la dieta y las características alares en el análisis canónico de correspondencia. Correlacionar morfología alar, dieta y zona de forraje permite definir adecuadamente los ensambles de una comunidad de murciélagos. Con respecto a la hipótesis, se encontró que especies que comparten un gremio alimenticio muestran diferencias en la composición de sus alimentos y morfología alar, lo que genera diferencias en desempeños de vuelo y zonas de forraje. Se describen cuatro ensambles que difieren en aerósferas de forraje entre tres gremios tróficos: artropodívoros de sotobosque y facultativos, hematófagos de zonas semidespejadas y nectarívoros facultativos. Por último, se reconoció la segregación espacial entre las especies de las familias Mormoopidae y Natalidae.

**Keywords:** Chiroptera; coexistence; Mormoopidae; Natalidae; trophic guild.

## Introducción

Los murciélagos son el segundo orden de mamíferos más diverso en el mundo con más de 1,400 especies ([Burgin et al. 2018](#) y [American Society of Mammalogists 2020](#)). Este orden se compone de seis familias con distribución exclusivamente neotropical: Phyllostomidae, Mormoopidae, Nocilionidae, Thyropteridae, Natalidae y Furipteridae ([Clare et al. 2011](#)). En México se pueden encontrar las primeras cinco familias distribuidas a lo largo de las vertientes del Golfo, el Pacífico y la Península de Yucatán ([Medellín et al. 2008](#)). Habitan principalmente en matorrales xerófilos y selvas bajas, medianas y altas ([Ortega y Arita 1998](#)). Entre las características generales de los murciélagos neotropicales se destaca que son de hábitos nocturnos, tienen sistema de ecolocalización, pesan entre 5 y 65 g ([Tirira 1998](#)), y algunas especies, como las que integran las familias Mormoopidae y Natalidae, son cavernícolas estrictos ([Rodríguez-Durán 2009](#)). Los murciélagos cavernícolas neotropicales tienen gran impacto en los ecosistemas, donde proveen servicios ecosistémicos como dispersores de semillas, controladores de plagas y polinizadores de flores ([Kunz et al. 2011](#)). Por otra parte, la comunidad de murciélagos cavernícolas es de gran interés para la investigación ecológica, ya que estas especies tienen características de simpatria y coexistencia a lo largo de su distribución, condiciones importantes para analizar y entender la estructura y composición de las comunidades.

Los estudios sobre la diversidad de murciélagos se han centrado en definir los factores que determinan la estructura y composición de sus comunidades ([Moreno y Halfpeter 2000](#); [Kalko y Handley 2001](#); [Stevens et al. 2004](#); [Stoner 2005](#); [Stevens y Amarilla-Stevens 2012](#)). Uno de los principales ejes de análisis consiste en tratar de explicar la coexistencia de especies en escenarios de simpatria con base en la competencia ([Arlettaz 1999](#); [Ashrafi et al. 2011](#); [Salsamendi et al. 2012](#); [Emrich et al. 2014](#)), donde se postula que la coexistencia se logra al evitar la competencia mediante la diferenciación del nicho realizado ([Hutchinson 1959](#); [MacArthur y Levins 1967](#)).

El nicho realizado se ha diferenciado entre especies del orden Chiroptera en gran medida por la especialización de sus dietas en el eje trófico, donde podemos identificar diferentes gremios alimenticios (*i. e.*, artropodívoros, frugívoros, nectarívoros, hematófagos y carnívoros; [Denzinger y Hans-Ulrich 2013](#)). Esta diferenciación del nicho trófico se manifiesta en la especialización de las estructuras alares, cuya variabilidad en forma y tamaño proporciona diferentes capacidades de vuelo entre especies ([Norberg y Rayner 1987](#); [Norberg et al. 1993](#); [Mancina et al. 2012](#)). Las variaciones en la estructura alar y el desempeño de vuelo están relacionadas con la especialización del alimento, lo que hace evidente la relación entre la morfología alar de las especies que pertenecen a diferentes nichos tróficos ([Norberg et al. 1993](#); [Norberg y Norberg 2012](#); [Marinello y Bernard 2014](#); [Furey y Racey 2016](#)). Se ha observado que murciélagos con alas pequeñas y redondeadas generalmente son del gre-

mio artropodívoro; aquellos con alas pequeñas y puntiagudas por lo general se asocian con el gremio nectarívoro, y las alas grandes y redondeadas a menudo corresponden a murciélagos frugívoros ([Norberg y Rayner 1987](#); [Norberg y Norberg 2012](#)). Por otra parte, la masa y tamaño corporal de los murciélagos tiene un gran efecto en el desempeño de vuelo y selección de dieta. Murciélagos de talla grande y mayor peso se asocian a la selección de presas grandes, así como, a desempeños de vuelo poco maniobrables y ágiles ([Barclay y Brigham 1991](#)), y murciélagos con talla pequeña y masa corporal menor se asocian a selección de presas pequeñas y desempeños de vuelo ágiles y maniobrables ([Aldridge y Rautenbach 1987](#); [O'Neill y Taylor 1989](#)).

Aunque la diferenciación morfológica alar entre especies que pertenecen a diferentes gremios alimenticios está bien establecida ([Norberg y Rayner 1987](#); [Moreno et al. 2006](#); [Carvalho et al. 2013](#); [Marinello y Bernard 2014](#)), esta no se ha estudiado entre las especies que tienen tallas similares y comparten el mismo gremio alimenticio, como en el caso de las especies insectívoras de la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales que pertenecen a las familias Mormoopidae y Natalidae. Podría suceder que, entre especies que comparten gremio alimenticio existan pocas o muy sutiles diferencias en la selección de alimento, y que debido a esto, no puedan ser relacionadas con la morfología alar. Sin embargo, es posible que la diferenciación en la selección de alimento entre especies que comparten un gremio alimenticio sea suficientemente distinta para ser relacionada con la morfología alar entre estas especies.

Por otra parte, las diferencias en la morfología alar proporcionan diferentes desempeños de vuelo ([Swartz et al. 2003](#); [Kalko et al. 2008](#); [Mancina et al. 2012](#)) y esta diferenciación separa las aerósferas de forraje entre las especies, ya que el espacio aéreo es un gradiente de complejidad estructural donde la morfología alar y el desempeño de vuelo de cada especie se ponen a prueba ([Kalko y Handley 2001](#); [Kalko et al. 2008](#); [Carvalho et al. 2013](#)). Sin embargo, este tipo de estudios aún son escasos para las especies neotropicales, y todavía más en especies neotropicales cavernícolas. Probablemente esto se deba a la dificultad para observar a estos individuos durante el vuelo en estas aerósferas estructuralmente complejas ([Carvalho et al. 2013](#); [Marinello y Bernard 2014](#)). Una solución es emplear la ecomorfología, una herramienta de análisis con la que se puede inferir el desempeño de vuelo de las especies sin tener que observar a los individuos durante el vuelo ([Norberg y Rayner 1987](#); [Norberg et al. 1993](#); [Norberg 2002](#)).

La ecomorfología investiga la relación causal que existe entre los diferentes diseños estructurales de los individuos con el comportamiento y desempeño que tienen estos para explotar su hábitat ([Norton 1995](#)). Esta ciencia estipula que de manera multifactorial la forma y tamaño de las estructuras anatómicas determinan el desempeño funcional del organismo ([Swartz 1991](#)). Sin embargo, también toma en cuenta que las interacciones ecológicas del individuo localmente pueden alterar su desempeño funcional, dependi-

endo de las características del hábitat, recursos disponibles y condiciones. El análisis ecomorfológico puede considerar estructuras particulares de un organismo, así como, una caracterización completa o exhaustiva de todo un sistema estructural anatómico que expliquen las funciones ecológicas del individuo (Swartz et al. 2003). Por lo tanto, en el caso de los murciélagos, analizar el tamaño y la forma de las alas permite describir la capacidad de vuelo (agilidad y maniobrabilidad) de cada especie (Norberg y Rayner 1987; Norberg et al. 1993; Mancina et al. 2012). La agilidad consiste en la velocidad a la que puede iniciarse un giro o cambio de dirección, mientras que la maniobrabilidad se define como el espacio en el que se puede dar un giro a una velocidad específica (Norberg y Rayner 1987). Para medir la agilidad y maniobrabilidad es necesario tomar en cuenta la teoría de giro en vuelo (Norberg y Norberg 1971) que menciona, que un individuo debe de mantener en equilibrio tres fuerzas para realizar un giro, la fuerza de inercia provocada por el peso del animal en movimiento, el empuje del individuo provocado por la velocidad en la que realiza el giro y la fuerza lateral que contrarresta las dos fuerzas anteriores mediante el batido de las alas. El tamaño y la forma alar del murciélago delimita la cantidad de fuerza lateral que puede desarrollar, características como baja carga alar provocan que el murciélago genere la mayor fuerza lateral permitiendo estabilizar el giro. Por otra parte, se considera que un individuo ágil y maniobrable presenta, área alar grande, envergadura pequeña y relación de aspecto bajo, que le permiten al individuo contrarrestar la fuerza lateral de giro, girar en espacios pequeños y mayor resistencia al viento en la punta del ala, respectivamente (Norberg y Rayner 1987). Por lo tanto, es posible medir la agilidad y maniobrabilidad de los murciélagos comparando los valores de carga alar, relación de aspecto e índice de punta entre individuos.

La maniobrabilidad y agilidad están íntimamente relacionadas con la actividad de forraje de dos formas: el desempeño de vuelo delimita la aerósfera en la que un murciélago puede volar para obtener su alimento (Kalko y Handley 2001; Kalko et al. 2008; Mancina et al. 2012). Por lo tanto, al describir la agilidad y la maniobrabilidad y correlacionarlas con la dieta de cada especie, se pueden inferir de forma teórica las aerósferas que utilizan (Swartz et al. 2003; Kalko et al. 2008; Mancina et al. 2012). Las aerósferas de forraje que describen Kalko et al. (1996) se describen a través de la complejidad estructural aérea mediante la observación y captura de especies. Ellos mencionan que los espacios aéreos que utilizan los murciélagos para forrajear tienen dos características principales: espacios aéreos despejados y espacios aéreos desordenados, estos últimos hacen referencia al sotobosque y el borde de la vegetación.

Describir ensamblajes de especies por características de vuelo, zona de forraje y tipo de dieta nos permite definir cómo se establecen las comunidades a escala local, al entender los mecanismos de segregación espacial y trófica entre especies que pertenecen a diferentes gremios

alimenticios (Marinello y Bernard 2014), y entre especies que pertenecen al mismo gremio alimenticio; por ejemplo, entre las especies de las familias Mormoopidae y Natalidae.

El objetivo de este trabajo es definir y proponer los ensamblajes de especies que integran una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales con base en el desempeño de vuelo, la zona de forraje y el gremio alimenticio. Como hipótesis esperamos que existan diferentes ensamblajes dentro de la comunidad de murciélagos cavernícolas que se diferencien por sus desempeños de vuelo y dieta. Especies que dependen de vuelo activo para conseguir alimento como las especies artropodívoras, tendrán mayor desempeño de agilidad y maniobrabilidad durante el vuelo y explotarán aerósferas complejas. En contraparte, especies que no dependen del vuelo activo para conseguir alimento como las especies hematófagas o nectarívoras, tendrán desempeños de vuelo menos ágiles y maniobrables y explotarán aerósferas despejadas. Por último, esperaríamos que especies que comparten gremio alimenticio como los artropodívoros, tengan diferentes desempeños de vuelo debido a las preferencias en dieta y por lo tanto exploten distintas zonas de forraje.

## Materiales y Métodos

**Área de estudio.** Se estudió la comunidad de murciélagos de la cueva "El Vado de la Chachalaca" (19° 21' 12.09" N; -96° 39' 30.27" W, 449 msnm), localizada cerca de la población Villa de Emiliano Zapata, en el municipio de Emiliano Zapata, Veracruz, México (Figura 1). El tipo de vegetación original de la zona es el bosque tropical caducifolio (Rzedowski 2006); sin embargo, actualmente es un mosaico de vegetación compuesto por fragmentos de bosque secundario, relictos de bosque tropical caducifolio y áreas de actividad ganadera y agrícola. La vegetación circundante a la cueva corresponde principalmente a relictos de bosque tropical caducifolio (Figura 1). La temperatura y la precipitación anual promedio en la zona es de 25.2 °C y 2,779 mm, respectivamente. Las lluvias se registran de junio a septiembre con un período prolongado de secas en los meses restantes.

**Captura de murciélagos y nota nomenclatural.** Se realizaron colectas de una noche por mes durante un período de un año, desde el mes de marzo del 2016 a marzo del 2017. Para la captura de murciélagos se utilizaron trampas de arpa colocadas en la entrada de la cueva. Se estableció un tiempo de captura de tres horas a partir del ocaso. Durante la colecta, se contaron e identificaron todos los murciélagos capturados. La identificación se realizó mediante la clave de Medellín et al. (2008) para el uso de *P. mesoamericanus* seguimos a Pavan y Marroig (2016, 2017).

**Gremios alimenticios.** La descripción de la dieta de *Mormoops megalophylla* y *Pteronotus mesoamericanus* se realizó por análisis de contenidos estomacales. Se sacrificaron 15 hembras y 15 machos adultos de cada especie. A estos individuos se les extrajo el contenido estomacal e intestinal, los cuales fueron transportados al laboratorio inmersos

en una capa de hielo. En el laboratorio se analizaron los contenidos estomacales de *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* por separado. Los insectos presentes en el contenido estomacal se identificaron hasta el nivel de orden mediante los métodos de [Whitaker et al. \(1996, 2003\)](#).

Para definir la dieta de *Natalus mexicanus* se emplearon las identificaciones de insectos del contenido estomacal de 30 individuos adultos colectados por el grupo de investigación de marzo del 2003 a marzo del 2005. Los contenidos estomacales fueron extraídos y analizados en el laboratorio mediante el método antes descrito. Los individuos y contenidos estomacales pertenecen a una población de *N. mexicanus* localizada en el Estado de Colima, México ([Torres-Flores y López Wilchis 2018](#)).

*Diphylla ecaudata* y *Desmodus rotundus* se categorizaron en cuanto a su dieta como murciélagos hematófagos de aves y mamíferos, respectivamente, con base en información publicada por [Ruschi \(1951\)](#), [Goodwin y Greenhall \(1961\)](#), [Estefano et al. \(2015\)](#) e [Ito et al. \(2016\)](#). A *Glossophaga soricina* se le definió como una especie con dieta necrívora según los datos de [Sánchez y Álvarez \(2000\)](#).

Para determinar los grupos de especies con mayor similitud entre sus dietas de acuerdo con la descripción de la dieta

obtenida para cada especie, se realizó un análisis de similitud Bray-Curtis con el programa Past 3 ([Hammer y Harper 2006](#)).

**Morfometría alar.** Para calcular el área alar del antebrazo y la punta alar, así como el área total del ala ([Gager et al. 2016](#)), se realizó lo siguiente. Los individuos fueron inmovilizados de forma mecánica sobre una hoja de papel milimétrico donde se dibujó el contorno del ala. Posteriormente, se recortó cada porción alar en la hoja de papel y se calculó el área con base en el método para determinar áreas de polígonos irregulares de [Jonckhere et al. \(2004\)](#). Cada porción de papel milimétrico se pesó con una báscula electrónica digital (SCALE modelo 100g/0.01g); además, se pesó un área definida de 10 cm<sup>2</sup> de la misma hoja de papel milimétrico. Por último, los valores de peso obtenidos en la báscula se usaron en la siguiente ecuación para calcular cada área  $AP = Pa \times Am/Pam$ . Donde: *AP* es el área de la porción, *Pa* es el peso del área alar recortada, *Am* es el área conocida (10 cm<sup>2</sup>) y *Pam* es el peso del área conocida.

De igual manera, se midió la longitud del quinto dedo del ala derecha con un vernier, se pesó al individuo con una báscula electrónica (SCALE modelo 100g/0.01g) y con un escalímetro se midió la envergadura alar. Con los datos antes mencionados y las áreas de cada porción alar, se calculó la relación de aspecto, carga alar e índice de punta,

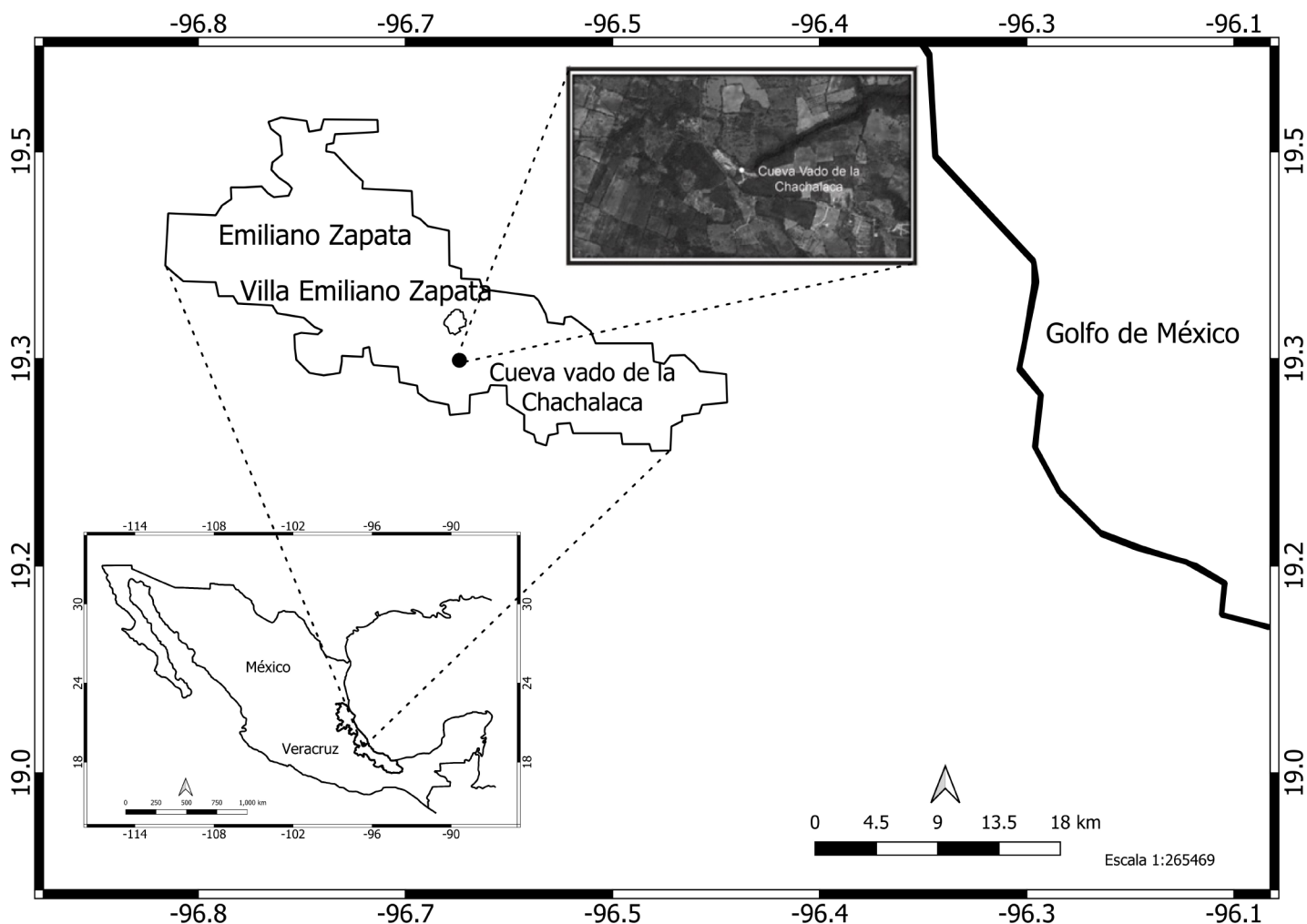


Figura 1. Mapa de ubicación de la cueva "Vado de la Chachalaca".

siguiendo las ecuaciones propuestas por [Moreno et al. \(2006\)](#) y [Gager et al. \(2016\)](#).

Con los datos obtenidos se realizaron comparaciones estadísticas con pruebas de hipótesis de *t* de Student con las variables de relación de aspecto y carga alar entre la comunidad aquí analizada y dos comunidades más, la primera de ellas compuesta de especies estrictamente cavernícolas ([Torres-Flores y López-Wilchis 2018](#)) y la segunda con especies principalmente insectívoras, pero no estrictamente cavernícolas ([Furey y Racey 2016](#)). Con estas comparaciones pretendemos identificar si es posible caracterizar la comunidad de murciélagos cavernícolas con respecto a sus características alares. Por otra parte, al considerar la hipótesis de que las especies son más ágiles y tienen mejor maniobrabilidad cuando presentan valores bajos en relación de aspecto y carga alar ([Norberg y Rayner 1987](#)), se decidió hacer una escala para cuantificar y clasificar los valores como bajos, medios y altos en función de estas variables. El intervalo estadístico de carga alar y la relación de aspecto de todas las especies encontradas en este estudio se dividieron en tres categorías. Con respecto a la carga alar, se consideró un valor alto cuando era mayor o igual al percentil 75 de la distribución,  $x \geq 8.931$  (Mg/S/Nm<sup>2</sup>); un valor medio corresponde a la media estadística,  $5.265 < x < 8.931$  (Mg/S/Nm<sup>2</sup>); y un valor bajo corresponde a valores iguales o menores al percentil 25,  $x \leq 5.265$  (Mg/S/Nm<sup>2</sup>). Para la relación de aspecto se siguió la misma metodología, los valores, de alto a bajo, fueron los siguientes:  $A \geq 6.496$ ,  $5.189 < A < 6.496$  y  $A \leq 5.189$ . Con base en este mismo criterio, se asignaron los valores altos, medios y bajos de relación de aspecto y carga alar entre los grupos de especies resultantes en el análisis de similitud por tipo de dieta y de forma inversamente proporcional, asignamos las categorías de agilidad y maniobrabilidad (baja, media y alta) para cada grupo.

**Ensamblés.** Se realizó una ordenación multivariada mediante el método de análisis de correspondencia canónico (CCA, *canonical correspondence analysis*) con el programa Past 3 ([Hammer y Harper 2006](#)). Las variables categóricas fueron el tipo de dieta y las características alares de envergadura, índice de punta, carga alar y relación de aspecto. Con respecto a los datos de dieta se realizó lo siguiente. Para las especies *M. megalophylla*, *N. mexicanus* y *P. mesoamericanus* se usaron datos cuantitativos que representan partes de insectos en el contenido estoma-

cal. Sin embargo, los datos cualitativos de dieta obtenidos por bibliografía para las especies *D. rotundus*, *D. ecaudata* y *G. soricina* fueron transformados a datos cuantitativos de la siguiente manera. A cada individuo se le asignó un valor aleatorio entre 1 y 10 dentro de su gremio alimenticio, sangre de mamíferos para *D. rotundus*, sangre de aves para *D. ecaudata* y néctar para *G. soricina*. El valor obtenido por individuo fuera de su gremio alimenticio fue igual a 0.1. Por último, para normalizar los datos de partes de insectos y los valores atribuidos a los gremios hematófagos y nectarívoros, se transformaron los datos a escala logarítmica natural y se sumaron tres unidades para evitar números negativos, estos datos son los que se usaron para el análisis CCA. Los grupos resultantes del CCA son los ensambles que se proponen en esta investigación. Estos ensambles fueron nombrados de la siguiente forma: 1) nombre de la comunidad a la que pertenecen "murciélagos neotropicales cavernícolas", 2) nombre del gremio alimenticio al que pertenecen (*i. e.*, "artropodívoros") y 3) aerósfera en la que desarrollan la actividad de forraje, (*i. e.*, "sotobosque").

Para el sacrificio de los murciélagos se emplearon las recomendaciones de [Sikes et al. \(2016\)](#) y se tomaron en cuenta los lineamientos éticos de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa ([Anónimo 2010](#)). Los permisos federales que avalan esta colecta son SGPA/DGVS Nos. 09131/14, 05853/13 y CC 08450/92.

## Resultados

Se analizaron un total de 109 individuos que representan seis especies residentes permanentes en la cueva: *Diphylla ecaudata* ( $n = 9$ ), *Desmodus rotundus* ( $n = 5$ ), *Glossophaga soricina* ( $n = 5$ ), *Mormoops megalophylla* ( $n = 30$ ), *Natalus mexicanus* ( $n = 30$ ) y *Pteronotus mesoamericanus* ( $n = 30$ ). La proporción de gremios en la comunidad analizada es de 82.6 % de especies artropodívoras, 12.8 % de especies hematófagas y 4.6 % de especies nectarívoras. Las características alares para cada especie se observan en la Tabla 1.

Con respecto al tipo de dieta de los murciélagos presentes en la comunidad, detectamos cuatro grupos bien definidos (Figura 2) por el método de Bray Curtis ([Bray y Curtis 1957](#)), los cuales fueron discriminados principalmente por gremio alimenticio, como era de esperarse, diferenciando a los hematófagos (*D. rotundus* y *D. ecaudata*), nectarívoros (*G. soricina*) y artropodívoros (*N. mexicanus*, *M. megalophylla* y *P.*

**Tabla 1.** Características alares por especies, valores promedio y error estándar.

Especie	Envergadura (S/m)	Área alar total (S/m <sup>2</sup> )	Relación de aspecto (A)	Carga alar (Mg/S/Nm <sup>2</sup> )	índice de punta (I)	N
<i>Diphylla ecaudata</i>	0.373 ± 0.003	0.0010 ± 0.00004	5.927 ± 0.250	17.189 ± 0.511	0.7011 ± 0.031	9
<i>Desmodus rotundus</i>	0.365 ± 0.006	0.0011 ± 0.00006	6.210 ± 0.146	19.380 ± 1.001	0.784 ± 0.129	5
<i>Glossophaga soricina</i>	0.248 ± 0.005	0.0005 ± 0.00002	6.530 ± 0.224	11.968 ± 0.951	0.756 ± 0.275	5
<i>Mormoops megalophylla</i>	0.325 ± 0.003	0.0010 ± 0.00002	5.677 ± 0.209	7.438 ± 0.256	0.453 ± 0.035	30
<i>Natalus mexicanus</i>	0.263 ± 0.002	0.0006 ± 0.00002	5.998 ± 0.216	4.330 ± 0.185	0.203 ± 0.014	30
<i>Pteronotus mesoamericanus</i>	0.351 ± 0.002	0.0011 ± 0.00003	5.784 ± 0.193	7.146 ± 0.251	0.164 ± 0.008	30

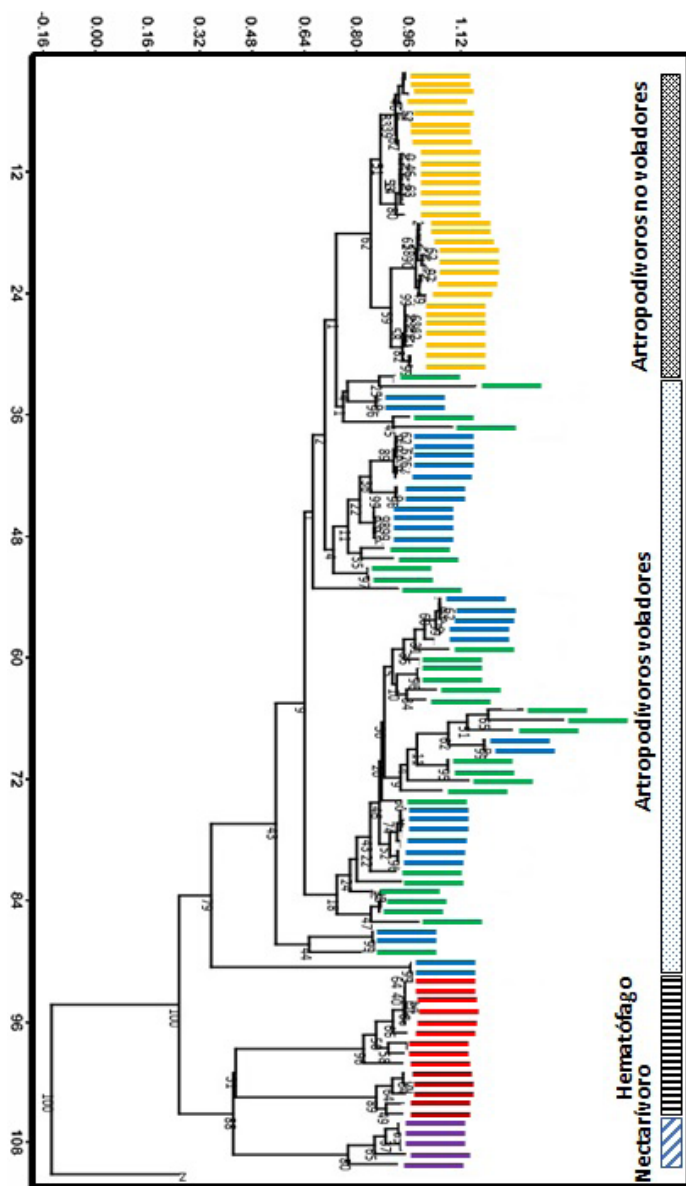
*mesoamericanus*). Sin embargo, en el gremio artropodívoro encontramos dos grupos definidos. El primer grupo lo componen únicamente individuos de *N. mexicanus* (Figura 2), el cual se denominó “Murciélagos con dieta de artrópodos no voladores”, ya que su principal fuente de alimento son opiliones, aunque también consumen insectos voladores como lepidópteros (Tabla 2). El segundo grupo, compuesto por *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*, se denominó “Murciélagos con dieta de artrópodos voladores”, ya que la principal fuente de alimento son lepidópteros, dípteros, tricópteros y hemípteros (Tabla 2). Los resultados de los contenidos estomacales analizados y la clasificación de alimento por especie se observa en la Tabla 2.

Sobre la caracterización morfométrica alar de la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales encontramos que, al comparar las características de relación de

aspecto y carga alar promedios de la comunidad analizada en este estudio respecto a una comunidad de murciélagos cavernícolas ubicada en el estado de Colima al oeste de México (Torres-Flores y López Wilchis 2018), no se encontraron diferencias significativas en los promedios de relación de aspecto ( $\bar{X} = 5.88 A$ ;  $t_{11} = -2.002$ ;  $p = 0.071$ ), y carga alar ( $\bar{X} = 8.06 \text{ Mg/S/Nm}^{-2}$ ;  $t_{11} = -1.990$ ;  $p = 0.072$ ). Cabe destacar que ambas comunidades son de murciélagos cavernícolas neotropicales; sin embargo, la composición de especies es diferente. Torres-Flores y López Wilchis (2018) reportan la presencia de *P. davyi*, *P. personatus* y *Macrotus waterhousii*, así como, la ausencia de *D. rotundus* y *D. ecaudata*. Por otra parte, observamos que no existen diferencias significativas para ambas variables relación de aspecto ( $t_7 = -2.21$ ;  $p = 0.077$ ) y carga alar ( $t_7 = -0.766$ ;  $p = 0.477$ ) al comparar nuestros datos con una comunidad dominada por organismos artropodívoros no estrictamente cavernícolas (Furey y Racey 2016). Con base en estas observaciones, podría decirse que las especies que integran la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales tienen alas con forma y tamaño similar, probablemente dominadas por características alares de individuos artropodívoros. Las alas de las especies presentes en la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales presentan valores promedio de relación de aspecto y carga alar de  $5.99 \pm 0.21 A$  y  $7.28 \pm 0.90 \text{ Mg/S/Nm}^{-2}$ , respectivamente.

Respecto al desempeño de vuelo de los cuatro grupos resultantes por selección de alimento en la comunidad se encontró lo siguiente. El primer grupo lo conforman individuos de las especies *D. rotundus* y *D. ecaudata*. Estas especies tienen el desempeño más bajo de agilidad y maniobrabilidad, ya que los promedios en relación de aspecto y carga alar de estas especies son los más altos entre todas las especies analizadas (Tabla 3). El segundo grupo está compuesto por individuos de *N. mexicanus*, que representan la especie con el mejor desempeño en maniobrabilidad y agilidad, al tener los valores más bajos en promedio de relación de aspecto y carga alar (Tabla 3). El tercer grupo lo componen individuos de las especies *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla*, el promedio obtenido para los valores de relación de aspecto y carga alar (Tabla 3) representan un desempeño de agilidad y maniobrabilidad media de vuelo en comparación con los otros grupos. El último grupo lo conforman individuos de *G. soricina*, estos individuos comparten valores altos de carga alar con el grupo uno ( $11.968 \text{ Mg/S/Nm}^{-2}$ ) y valores medios de relación de aspecto con el grupo tres ( $6.530 A$ ), debido a esto los categorizamos como murciélagos con agilidad y maniobrabilidad media-baja (Tabla 3).

Con el CCA se forman cuatro grupos definidos (Figura 3). Los primeros dos ejes del análisis explican el 99.89 % de la variación total. El eje 1 está definido por diferentes variables, dentro de tipo de alimento lo definen, araneae, hemiptera e hymenoptera y dentro de variables morfométricas los definen, carga alar, relación de aspecto e índice de punta. El eje 2 está definido por las variables de dieta, hemiptera, araneae y ephemeroptera y por la variable mor-



**Figura 2.** Agrupamiento de individuos por tipo de alimento mediante el método de Bray-Curtis. Código de colores: Amarillo *N. mexicanus*, verde *M. megalophylla*, azul *P. mesoamericanus*, rojo claro *D. ecaudata*, rojo intenso *D. rotundus* y Morado *G. soricina*.

**Tabla 2.** Dieta por especie. Para especies insectívoras, los números representan la cantidad de partes de insectos encontradas. Los círculos indican el orden de mayor a menor cantidad de partes de insectos encontradas; los cuatro círculos son el orden más consumido. NP = no presente y P = presente.

	<i>Dyphylla ecaudata</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Glossophaga soricina</i>	<i>Mormoops megalophylla</i>	<i>Natalus mexicanus</i>	<i>Pteronotus mesoamericanus</i>
Lepidoptera	NP	NP	NP	1515 <sup>oooo</sup>	940 <sup>ooo</sup>	869 <sup>oooo</sup>
Coleoptera	NP	NP	NP	369 <sup>ooo</sup>	580	281 <sup>ooo</sup>
Trichoptera	NP	NP	NP	142 <sup>o</sup>	NP	187 <sup>oo</sup>
Diptera	NP	NP	NP	151 <sup>oo</sup>	630 <sup>oo</sup>	111
Hemiptera	NP	NP	NP	103	NP	127 <sup>o</sup>
Ephemeroptera	NP	NP	NP	26	NP	118
Hymenoptera	NP	NP	NP	6	30 <sup>o</sup>	12
Aranae	NP	NP	NP	NP	970 <sup>oooo</sup>	NP
Sangre mamíferos	NP	P	NP	NP	NP	NP
Sangre aves	P	NP	NP	NP	NP	NP
Néctar	NP	NP	P	NP	NP	NP

fométrica envergadura. Existe concordancia entre el tipo de dieta de los individuos con respecto a las características alares. Los individuos hematófagos (*D. rotundus* y *D. ecaudata*) están asociados principalmente con una alta carga alar (Figura 3). Por el contrario, los individuos artrópodos con predilección por artrópodos no voladores (*N. mexicanus*) son mayormente asociados con una baja carga alar (Figura 3). Los murciélagos que tienen mayor área total alar (*M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*) se asocian con dietas artrópodívoras con predilección por el consumo de lepidópteros, dípteros, tricópteros y hemípteros (Figura 3). Por último, los individuos con alta carga alar y media relación de aspecto se asocian con individuos nectarívoros (*G. soricina*; Figura 3). También se observan los cuatro grupos que representan los ensambles que se proponen en este trabajo, los cuales componen a la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales (Figura 3).

## Discusión

**Composición de especies.** Se han registrado aproximadamente 20 especies de murciélagos neotropicales en el área de estudio pertenecientes a familias Phyllostomidae, Natalidae y Mormoopidae (Moreno et al. 2006). Seis de estas especies son residentes permanentes en la cueva que se estudió. La diferencia entre el número de especies encontradas en la cueva respecto al total de especies registradas en el área se debe a que no todos los murciélagos del área son estrictamente cavernícolas. De las especies cavernícolas reportadas para esta zona por Moreno et al. (2006) no se registraron en la cueva a *P. personatus* y *P. davyi*. Una posible explicación es que hay más cavernas en la zona que albergan murciélagos donde se pueden refugiar estas especies. Por lo tanto, las seis especies que registramos representan una fracción de la comunidad de murciélagos cavernícolas presentes en el área de estudio.

La proporción de gremios alimenticios encontrada en este estudio difiere con lo reportado por García et al. (2015) para una comunidad de murciélagos neotropicales

cavernícolas en Venezuela. Ellos reportan 16.6 % de artrópodos, 16.6 % de hematófagos y 66.0 % de frugívoros. Por otra parte, en una comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales que se localiza en el estado de Colima, México, se reportó una proporción de gremios de 71.0 % de artrópodos, 14.2 % nectarívoros y 14.2 % frugívoros (Torres-Flores y López-Wilchis 2018), que también difiere a lo encontrado en este estudio. Sin embargo, es importante destacar que el gremio artrópodívoro es el predominante en la comunidad de murciélagos cavernícolas, y es representado principalmente por las especies de las familias Mormoopidae y Natalidae a lo largo de la región neotropical en México y en algunas zonas de Centroamérica (García et al. 2015; Torres-Flores y López-Wilchis 2018; Rodríguez-Durán 2020).

**Características de vuelo de las especies neotropicales cavernícolas.** Según los datos reportados por Norberg y Rayner (1987), el intervalo de dispersión estadístico de relación de aspecto y de carga alar en murciélagos abarca de 5.4 A a 11.1 A y de 4.1 Mg/S/Nm<sup>2</sup> a 35.7 Mg/S/Nm<sup>2</sup>, respectivamente. Al comparar los promedios de relación de aspecto y carga alar obtenidos en la comunidad de murciélagos cavernícolas aquí analizada (Tabla 1) contra el intervalo de dispersión obtenido por Norberg y Rayner (1987), se observa que la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales se ubica por debajo de la media en cada una de las variables. Se sabe que los valores bajos de relación de aspecto y carga alar generan mayor agilidad y maniobrabilidad en el vuelo y que se relacionan con vuelos en zonas estructuralmente complejas (Norberg y Rayner 1987; Norberg 2002; Mancina et al. 2012; Marinello y Bernard 2014). Por lo tanto, podemos decir que, las características alares que encontramos en las especies que componen la comunidad de murciélagos neotropicales cavernícolas en general son alas redondeadas y con baja carga alar, que favorecen un forraje activo durante el vuelo y su desarrollo en aerósferas estructuralmente complejas (Norberg y Norberg 2012), posiblemente estas características podrían

estar determinadas en su mayoría por las características alares de las especies insectívoras, que como ya habíamos mencionado son el gremio predominante.

**Definición de ensambles por características de vuelo, dieta y zona de forraje.** En las características alares del cuarto grupo integrado por individuos de la especie *G. soricina* (Figura 3), se observa que tienen carga alar alta, lo que indica que necesitan bastante fuerza de sustentación para mantener el vuelo. Esto condiciona el vuelo a velocidades bajas, ya que, al disminuir la velocidad, se pierde fuerza de sustentación (Mancina et al. 2012). Por otra parte, presentan alta relación de aspecto, lo que indica que no pueden hacer cambios de dirección dentro de espacios reducidos (Findley et al. 1972), pues al intentarlo tendrían que disminuir la velocidad y, por lo tanto, perder la sustentación de vuelo. Además, debido a los valores de relación de aspecto e índice de punta que presentan, pueden volar con rapidez con poco desgaste energético, gracias a que tienen un menor arrastre del viento (Hedenströ y Johansson 2015).

Con base en las características alares antes mencionadas, se considera que este grupo de individuos tiene agilidad y maniobrabilidad media-baja en comparación con los otros grupos (Tabla 3; Figura 3). Teóricamente, los individuos de *G. soricina* debería evitar vuelos en aerósferas estructuralmente complejas que requieran giros o maniobras frecuentes y repentinas, por ejemplo, al interior del sotobosque. Sin embargo, esta especie se ha encontrado de forma natural en aerósferas estructuralmente complejas. Kalko et al. (2008) clasifican a *G. soricina* como un murciélago que vuela principalmente en espacios estrechos haciendo referencia a la aerósfera dentro del sotobosque. Por otra parte, Carvalho et al. (2013) lo describen como un murciélago que vuela principalmente alrededor del dosel. Tomando en cuenta el desempeño de vuelo que presenta esta especie, se podría decir que los espacios aéreos despejados le son más favorables, aunque tienen la facultad de desarrollar su vuelo en el interior del sotobosque, así como alrededor del dosel.

Con respecto a la dieta de *G. soricina*, Sánchez y Álvarez (2000) mencionan que cerca del 80 % de su dieta se compone del néctar producido por *Mastichodendron* sp., *Cordia alliodora*, *Ceiba pentandra*, *Crescentia alata*, *Pseudobombax ellipticum*, *Ipomoea* sp., *Mucuna* sp., *Combretum farino-*

*sum*, *Agave* sp. y *Stenocereus* sp., plantas que forman parte de dos estratos arbóreos: el sotobosque y el dosel. Por lo anterior, se puede deducir que el desempeño de vuelo de esta especie se favorece en aerósferas estructuralmente no complejas, aunque acostumbra volar entre estos dos estratos arbóreos, uno de ellos complejo, para conseguir su alimento (Norberg et al. 1993; Marinello y Bernard 2014). Por último, se ha reportado que *G. soricina* puede introducir en su dieta algunos insectos como lepidópteros, dípteros y coleópteros cuando escasea la producción de néctar, efecto que sucede principalmente en ecosistemas estacionales (Howell 1974; Clare et al. 2011). Esta conducta alterna entre nectarívoro y artrópodoívoro en la dieta de *G. soricina* puede explicar que ocupe de forma alterna las aerósferas de sotobosque y dosel, concordando con su desempeño de vuelo y características alares.

Tomando en consideración las características de vuelo, zona de forraje y dieta de este grupo, representado por *G. soricina*, se propone el ensamble denominado “Murciélagos neotropicales cavernícolas nectarívoros de vuelo facultativo” (Figura 3). Algunas especies que podrían agregarse a este ensamble, y que no encontramos en la comunidad que se analizó, son aquellas que pertenecen a la subfamilia Glossophaginae y el género *Leptonycteris*.

El grupo uno integra las características alares y de desempeño de vuelo de los individuos de *Desmodus rotundus* y *Diphylla ecaudata*. Este grupo tiene el valor más alto de carga alar y el segundo valor más alto en relación de aspecto de entre todos los demás grupos (Tabla 3; Figura 3), lo que indica que necesitan mucha fuerza de sustentación para sostener el vuelo y, además, no pueden girar a alta velocidad ni en espacios reducidos. Sin embargo, estas especies son las que tienen menos arrastre del viento, lo que les permite volar distancias más grandes en áreas despejadas (Hedenströ y Johansson 2015). Tomando en cuenta estas características, son las especies menos ágiles y maniobrables en comparación con el resto de las especies de la comunidad. Estas especies teóricamente deberían de volar en aerósferas con poca complejidad estructural, espacios que están relacionados con la periferia del dosel y senderos despejados a través de la vegetación. Sin embargo, Kalko et al. (2008) y Carvalho et al. (2013) coinciden en que *D. rotundus* vuela dentro del sotobosque, lo que no es compat-

Tabla 3. Promedio y error estándar de las características alares por grupo.

Grupo	Especie	Envergadura	Área alar total	Relación de aspecto	Carga alar	Índice de punta	Agilidad y maniobrabilidad
1	<i>D. rotundus</i> y <i>D. ecaudata</i>	0.370 ± 0.003	0.001 ± 0.00004	6.027 ± 0.169	17.971 ± 0.546	0.730±0.048	Baja
2	<i>N. mexicanus</i>	0.263 ± 0.001	0.001 ± 0.00002	5.736 ± 0.216	4.378 ± 0.185	0.392±0.030	Alta
3	<i>M. megalophylla</i> y <i>P. mesoamericanus</i>	0.340 ± 0.003	0.001 ± 0.00001	5.628 ± 0.141	6.989 ± 0.179	0.546±0.054	Media
4	<i>G. soricina</i>	0.248 ± 0.005	0.001 ± 0.00002	6.530 ± 0.224	11.968 ± 0.951	0.756 ± 0.275	Media-Baja



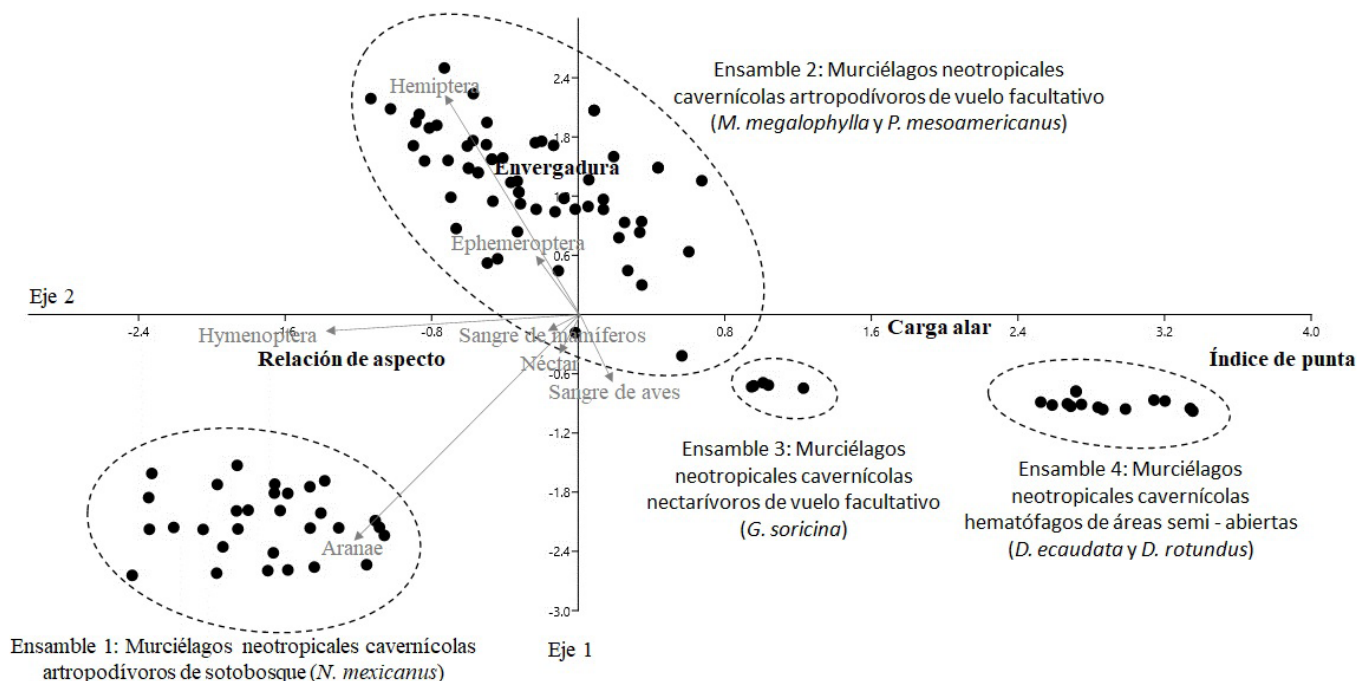


Figura 3. Análisis canónico de correspondencia entre las características alares y los contenidos estomacales de las especies de murciélagos analizadas.

ible con la inferencia teórica del desempeño de vuelo que nosotros describimos. Por otra parte, [Carvalho et al. \(2013\)](#) registraron que *D. ecaudata* vuela a la altura del dosel, lo que concuerda con lo que se describe en este estudio. A pesar de que las características alares de estos murciélagos, en teoría, favorecen el vuelo en aerósferas estructuralmente no complejas según los datos de este estudio, estas especies suelen volar dentro del espacio aéreo del sotobosque. Una posible explicación a esta contradicción es que estas especies vuelan en el espacio aéreo del sotobosque por resguardo o protección de depredadores ([Sánchez-Hernández et al. 2006](#)). Otro aspecto a considerar es que las capacidades de vuelo de ambas especies no están altamente relacionadas con la actividad de forraje, ya que consumen su alimento posados en su presa.

Con respecto a la dieta de estas especies, *D. ecaudata* tiene un tipo de alimentación especialista, consume principalmente sangre fresca proveniente de aves ([Uieda 1996](#); [Ito et al. 2016](#)). Cuando hay escasez de este alimento, se pueden alimentar ocasionalmente de sangre fresca de mamíferos como porcinos, ovinos, equinos e incluso de humanos ([Ruschi 1951](#); [Ito et al. 2016](#)). Por otra parte, *D. rotundus* no es especialista en su dieta y se puede alimentar de sangre de reptiles, mamíferos y aves ([Goodwin y Greenhall 1961](#); [Estefano et al. 2015](#)). Por lo tanto, en la actualidad, los recursos alimenticios de estas especies están principalmente confinados a corrales o encierros ([Estefano et al. 2015](#)), y las conductas de vuelo están más relacionadas con el desplazamiento hacia estos encierros y no para el forraje activo durante el vuelo. Por lo anterior, se sugiere que las características alares que presentan son más favorables para desplazarse distancias grandes con poco desgaste

energético ([Sánchez-Hernández et al. 2006](#)) en lugares semiabiertos, y así llegar a presas silvestres o a los encierros donde están las principales fuentes de alimento.

Tomando en consideración las características de vuelo, zona de forraje y dieta de este grupo, el cual es representado por las características de los individuos de *D. rotundus* y *D. ecaudata*, se propone el ensamble "Murciélagos neotropicales cavernícolas hematófagos de áreas semiabiertas" (Figura 3). Se optó por el término semiabierto porque a pesar de que este grupo de individuos es el más apto para volar en lugares abiertos con poca complejidad estructural, aún pertenecen a la comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales que, como ya se habíamos mencionado, son especies que se desarrollan en sotobosque, dosel y subdosel. La única especie que podría incluirse en este ensamble es *D. youngi*.

El grupo tres que integra las características alares y desempeño de vuelo de los individuos de *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* presenta carga alar media y relación de aspecto alto en comparación con las demás especies de la comunidad (Tabla 3). La relación de aspecto alta no les permite hacer cambios de dirección dentro de espacios pequeños a velocidades altas. Sin embargo, sí pueden realizar giros en espacios reducidos, ya que los valores medios de carga alar les permiten disminuir la velocidad sin perder sustentación, de tal forma que logran hacer giros al reducir su velocidad ([Mancina et al. 2012](#)). Por otra parte, en comparación con los dos primeros grupos definidos en esta investigación, estos son individuos que no pueden recorrer grandes distancias, ya que tienen mayor arrastre con el viento, lo que generaría mayor desgaste energético ([Hedenström y Johansson 2015](#)). Esta misma condición hace

que tengan menor velocidad de vuelo en comparación con los dos grupos antes descritos (Hopkins *et al.* 2003). Este grupo de individuos se clasificó con maniobrabilidad y agilidad media. En teoría, deberían evitar lugares que demanden alta agilidad y maniobrabilidad (Marinello y Bernard 2014). Sin embargo, pueden disminuir su velocidad y girar en espacios pequeños lo que les permite volar en aerósferas medianamente complejas. Según los datos de este trabajo, se podría inferir que las zonas de vuelo de estos individuos están relacionadas con bordes de vegetación, lugares semiabiertos e, inclusive, el interior del sotobosque. Esto concuerda con lo reportado por Kalko *et al.* (2008) y Queiroz de Oliveira *et al.* (2015) quienes registraron que *P. mesoamericanus* vuela alrededor e interior del sotobosque. También coincide con lo reportado para *M. megalophylla* que se encuentra principalmente volando por encima de arroyos y cuerpos de agua ubicados entre la vegetación (Rezsutek y Cameron 1993).

Con respecto a la dieta, los resultados indican que *P. mesoamericanus* consume principalmente lepidópteros, coleópteros y dípteros (Tabla 2). Esta composición de alimento se ha observado a lo largo de la distribución de *P. mesoamericanus* (Emrich *et al.* 2014; Salinas-Ramos *et al.* 2015). Por otra parte, también se observó que *M. megalophylla* presenta una dieta muy similar a la de *P. mesoamericanus*, al alimentarse principalmente de lepidópteros, coleópteros y dípteros (Tabla 2). Esta composición concuerda con lo reportado por Rezsutek y Cameron (1999) y Boada *et al.* (2003), con la diferencia de que ellos reportan el orden dermóptera, que no se identificó en este estudio. Sin embargo, se encontró que *M. megalophylla* también se puede alimentar de hemípteros, himenópteros y efemerópteros (Tabla 2).

Se observó que entre *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* existe una amplia sobreposición de nicho trófico. En la revisión bibliográfica no se encontró este patrón descrito para estas dos especies; sin embargo, se ha reportado sobreposición de nicho trófico entre *M. blainvilliei* y *P. quadridens*, especies filogenéticamente emparentadas con *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus*, respectivamente (Rolfe y Kurta 2012; Rolfe *et al.* 2014), además de que la composición de alimento que ellos reportan es muy similar con lo encontrado en nuestros resultados. Se puede decir que entre *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* muy probablemente no exista diferenciación de nicho trófico. Los principales componentes de la dieta de *M. megalophylla* y *P. mesoamericanus* se encuentran en áreas de pastizales, sotobosque y áreas cercanas a cuerpos de agua (MacSwiney *et al.* 2009). Por lo tanto, el requerimiento alimenticio de ambas especies se ubica dentro y alrededor del sotobosque, donde su desempeño de vuelo es óptimo.

Tomando en consideración las características de vuelo, zona de forraje y dieta de este grupo, representado por las características de *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla*, proponemos el ensamble denominado "Murciélagos neotropicales cavernícolas artropodívoros de vuelo facultativo"

(Figura 3). Se optó por el término "facultativo" porque estas especies pueden volar entre aerósferas complejas, como el sotobosque, y aerósferas semidespejadas, como el dosel o los senderos. La facultad de volar entre el sotobosque y el dosel para conseguir el alimento podría permitir la sobreposición de su nicho trófico al disminuir la competencia entre ambas especies de forma espacial; mientras que una puede realizar su actividad de forraje en el dosel, la otra lo realiza en el sotobosque o viceversa. Este fenómeno ya se ha reportado para otras especies de murciélagos del género *Myotis* (Krüger *et al.* 2014). Algunas especies que podrían pertenecer a este ensamble por sus requerimientos alimenticios y características alares son *P. davyi*, *P. gymnonotus*, *P. personatus*, *P. quadridens* y *M. blainvilliei*.

El grupo dos, formado por las características alares y desempeño de vuelo de los individuos que representan a la especie *N. mexicanus*, tiene carga alar media y relación de aspecto bajo (Tabla 3). Esta especie necesita la menor fuerza de sustentación en comparación con las especies anteriores. La baja carga alar le permite reducir la velocidad sin perder sustentación durante el vuelo, y la relación de aspecto medio le permite hacer giros o variaciones de dirección en espacios pequeños sin tener que reducir la velocidad (Mancina *et al.* 2012). Estas características permiten considerar a *N. mexicanus* como un murciélago muy ágil y maniobrable en comparación con las demás especies de esta comunidad. Sin embargo, es la especie que genera el mayor arrastre de viento, lo que le impide volar distancias grandes, así como a velocidades altas (Hedenström y Johansson 2015). Las características alares de esta especie sugieren que puede volar en lugares donde se requieran cambios de dirección, giros y alteraciones de velocidad frecuentes, características relacionadas con aerósferas estructuralmente complejas; por ejemplo, al interior del sotobosque (Kalko y Handley 2001; Kalko *et al.* 2008).

Con respecto a la dieta de *N. mexicanus*, según los datos, el 32 % de lo que consume son organismos del orden Araneae (Tabla 2). Es posible que también utilice lepidópteros como segunda fuente de alimento, que representa 30 % de la dieta, y dípteros, coleópteros e himenópteros, que en conjunto representan cerca del 38 % restante de su dieta (Tabla 3). Esto discrepa de lo encontrado por Torres-Flores y López Wilchis (2018), quienes reportan que el 70 % de la dieta de *N. mexicanus* se compone de organismos del género Araneae, y el 30 % restante son lepidópteros y dípteros. Sin embargo, es evidente que la principal fuente de alimento son los organismos del orden Opiliones.

El área de forraje de *N. mexicanus* está delimitada por la localización de su principal fuente de alimento: los opiliónidos, que se localizan generalmente entre rocas, hojas, ramas y suelo dentro del sotobosque (Acosta *et al.* 2007). Podría decirse que tanto las características alares del murciélago como la distribución de su principal alimento delimitan la zona de forraje de *N. mexicanus* al interior del sotobosque de forma exclusiva.

Tomando en consideración las características de vuelo, zona de forraje y dieta de este grupo, el cual es representado por las características de los individuos de *N. mexicanus*, se propone el ensamble denominado "Murciélagos neotropicales cavernícolas artropodívoros de sotobosque" (Figura 3). Dentro del listado de características alares de [Norberg y Rayner \(1987\)](#) no existe otro murciélago neotropical con estas características; sin embargo, pueden integrar este ensamble otras especies de la familia Natalidae que se distribuyen en el centro y sur de América como *Natalus major*, *N. primus*, *N. stramineus*, *N. tumidirostris* y *N. brevimanus*.

Mediante la descripción de estos ensamblajes es posible decir que la coexistencia entre las especies de las familias Natalidae y Mormoopidae está mayormente relacionada con la diferenciación de la zona de forraje más que con la diferenciación de nicho trófico (Figura 3). Estas especies podrían disminuir la competencia al realizar las actividades de forraje en dos aerósferas distintas. *N. mexicanus* comparte recursos alimenticios con *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla*. Sin embargo, *N. mexicanus* realiza sus actividades de forraje principalmente en aerósferas complejas como el sotobosque, mientras que *P. mesoamericanus* y *M. megalophylla* pueden buscar su alimento tanto en el sotobosque como en zonas semidespejadas o a la altura del dosel. Diferenciar el área de forraje puede disminuir la competencia a escala local y permitir la coexistencia entre estas familias.

La comunidad de murciélagos cavernícolas neotropicales se puede caracterizar por tener valores de relación de aspecto y carga alar bajos, los cuales hacen que estas especies tengan capacidades para volar en aerósferas que demandan alta maniobrabilidad y agilidad de vuelo, en comparación con otras especies del orden Chiroptera. Estas características parecen estar relacionadas con murciélagos con hábitos artropodívoros más que con la composición de especies de la comunidad, esto puede ser debido a que el gremio predominante en la comunidad es el gremio artropodívoro.

Correlacionar las características alares, composición alimenticia y zona de forraje permite definir de forma óptima ensamblajes dentro de una comunidad de murciélagos. Además, con respecto a nuestra hipótesis, se encontró que especies que comparten un gremio alimenticio aún tienen diferencias en la composición de alimento, las cuales se manifiestan en las estructuras alares, generando diferentes desempeños de vuelo, y por lo tanto entre estas especies se pueden observar diferencias en las aerósferas de forraje. Dentro de la comunidad de murciélagos neotropicales cavernícolas se lograron definir cuatro ensamblajes que distinguen las aerósferas que emplean los murciélagos para la actividad de forraje en tres zonas diferentes dentro y alrededor del sotobosque. La primera corresponde al interior del sotobosque, la segunda se compone de murciélagos que pueden volar de forma facultativa entre el sotobosque y lugares semiabierto, y, por último, murciélagos que vuelan en lugares semiabierto, ya sea alrededor del dosel o en senderos. Existen otras especies que pueden

pertenecer a estos ensamblajes o existir ensamblajes que no se pudieron identificar debido a la cantidad de especies que se analizan en este trabajo. Sin embargo, se abre la puerta a nuevas investigaciones para identificar nuevos ensamblajes o identificar otras especies dentro de los ensamblajes aquí propuestos.

Por último, se logró reconocer la diferenciación que existe en las zonas de forraje entre las especies que representan a las familias Mormoopidae y Natalidae, que podría ser el mecanismo que utilizan estas especies para disminuir la competencia que produce la superposición de nicho trófico a escala local.

## Agradecimientos

Agradecemos a E. M. Salgado-Valladares, M. C. Mejía-Rosales, E. Salgado-Mejía y M. Salgado-Mejía por el permanente apoyo emocional, económico y en especie para el desarrollo de esta investigación. También a P. Casas-Campos, J. Carlos Rodríguez-Landa y a sus respectivas familias, que nos dieron las facilidades y ayuda en el trabajo de campo. Agradecemos a A. C. Campos-Rentería y M. Flores-Romero, así como a todos los revisores por sus útiles comentarios y sugerencias. Este trabajo fue apoyado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) a través de la beca otorgada a FSM y los apoyos de investigación CB-2009-01 / 128459 (RLW), CB-2014-01 / 243138 (LMGC) y UAM-PTC-449-PROMEP (LMGC). Este trabajo es parte de los estudios de doctorado del primer autor.

## Literatura citada

- ACOSTA, L. E., A. PÉREZ-GONZÁLEZ, Y A. L. TOURINHO.** 2007. Methods for taxonomic study. Pp. 494-505 in *Harvestmen: the biology of Opiliones* (Pinto-da-Rocha, R., G. Machado y G. Giribet, eds.). Harvard University Press. Cambridge, EE. UU.
- ALDRIDGE, H. D. J. N., Y I. L. RAUTENBACH.** 1987. Morphology, echolocation and resource partitioning in insectivorous bats. *Journal of Animal Ecology* 56:763-778.
- AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS.** 2020. Mammal Diversity Database. <https://www.mammaldiversity.org>. Consultado el 7 de agosto de 2020.
- ANÓNIMO.** 2010. Lineamientos para la conducción ética de la investigación, docencia y difusión. División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa, Ciudad de México, México.
- ARLETTAZ, R.** 1999. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *Journal of Animal Ecology* 68:460-471.
- ASHRAFI, S., A. BECK, M. RUTISHAUSER, R. ARLETTAZ, Y F. BONTADINA.** 2011. Trophic niche partitioning of cryptic species of long-eared bats in Switzerland: implications of conservation. *European Journal of Wildlife Research* 57:843-849.
- BARCLAY, R. M. R., Y R. M. BRIGHAM.** 1991. Prey detection, dietary niche breadth, and body size in bats: why are aerial insectivorous bats so small? *American Naturalist* 137:693-703.

- BOADA, C., S. BURNEO, T. DE VRIES, Y D. S. TIRIRA.** 2003. Notas ecológicas y reproductivas del murciélago rostro de fantasma *Mormoops megalophylla* (Chiroptera: Mormoopidae) en San Antonio de Pichincha, Pichincha, Ecuador. *Journal of Neotropical Mammalogy* 10:21-26.
- BRAY R. J., Y J. T. CURTIS.** 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- BURGIN, C. J., J. P. COLELLA, P. L. KAHN, Y N. S. UPHAM.** 2018. How many species of mammals are there? *Journal of Mammalogy* 99:1-11.
- CARVALHO, F., M. E. FABIÁN, Y J. O. MENEGHETI.** 2013. Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. *Zoologia* 30:491-98.
- CLARE, E. L., K. L. BURTON, B. M. FENTON, Y P. D. N. HEBERT.** 2011. Neotropical bats: estimating species diversity with DNA barcodes. *Plos One* 6:1-14.
- DENZINGER, A., Y S. HANS-ULRICH.** 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology* 4:1-15.
- EMRICH, M. A., L. CLARE, W. O. C. SYMONDSON, S. E. KOENING, Y M. B. FENTON.** 2014. Resource partitioning by insectivorous bats in Jamaica. *Molecular Ecology* 23:3648-3656.
- ESTEFANO, P. D. B., R. L. MARISTERRA, Y G. ROGÉRIO.** 2015. Prey preference of the common vampire bat (*Desmodus rotundus*, Chiroptera) using molecular analysis. *Journal of Mammalogy* 96:54-63.
- FINDLEY, J. S., E. H. STUDIER, Y D. E. WILSON.** 1972. Morphologic properties of bat wings. *Journal of Mammalogy* 53:429-444.
- FUREY, N. M., Y P. A. RACEY.** 2016. Can wing morphology inform conservation priorities for Southeast Asian cave bats? *Biotropica* 48:545-56.
- GAGER, Y., E. TARLAND, D. LIECKFELDT, M. MÉNAGE, F. BOTERO-CASTRO, S. J. ROSSITER, R. H. S. KRAUS, A. LUDWING, Y D. K. N. DECHMANN.** 2016. The value of molecular vs. morphometric and acoustic information for species identification using sympatric molossid bats. *Plos One*. 11:1-24.
- GARCÍA, F. J., D. ARAUJO-REYES, O. VÁSQUEZ-PARRA, H. BRITO, Y M. MACHADO.** 2015. Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) asociados a una cueva en el parque nacional Yurubi, sierra de Aroa, estado Yaracuy, Venezuela. *Caldasia* 37:381-391.
- GOODWIN, G. G., Y A. M. GREENHALL.** 1961. A review of the bats of Trinidad and Tobago: descriptions, rabies infection. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 122:187-302.
- HAMMER, O., Y D. A. T. HARPER.** 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing. Oxford, UK.
- HEDENSTRÖM, A., Y L. C. JOHANSSON.** 2015. Bat flight: aerodynamics, kinematics and flight morphology. *The Journal of Experimental Biology* 218:653-663.
- HOPKINS, H. L., C. SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, M. DE L. ROMERO-ALMA-RAZ, L. M. GILLEY, G. D. SCHNELL, Y M. L. KENNEDY.** 2003. Flight Speeds of Four Species of Neotropical Bats. *The Southwestern Naturalist* 48:711-714.
- HOWELL, D. J.** 1974. Acoustic behavior and feeding in Glossophagine bats. *Journal of Mammalogy* 55:293-308.
- HUTCHINSON, G. E.** 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93:145-159.
- ITO, F., E. BERNARD, Y R. A. TORRES.** 2016. What is for dinner? First report of human blood in the diet of the hairy-legged vampire bat *Diphylla ecaudata*. *Acta Chiropterologica* 18:509-515.
- JONCKHERE, I., S. FLECK, K. NACKAERTS, B. MUYS, Y P. F. BARET.** 2004. Review of methods for in situ leaf area index determination part 1. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 121:19-35.
- KALKO, K. V. E., Y C. O. HANDLEY JR.** 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure and implications for conservation. *Plant Ecology* 153:319-333.
- KALKO, K. V. E., C. O. HANDLEY JR., Y D. HANDLEY.** 1996. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. Pp. 503-533 in *Long-term studies in vertebrate communities* (Cody, M. L. y J. A. Smallwood, eds.). Academic Press, San Diego, EE. UU.
- KALKO, K.V. E., S. V. ESTRADA, M. SCHMIDT, M. WEGMANN, Y C.F.J. MEYER.** 2008. *Flying High-Assessing the use of the atmosphere by bats*. Oxford University Press 40:60-73.
- KRÜGER, F., E. L. CLARE, S. GREIF, B. M. SIMERS, W. O. C. SYMONDSON, Y R. S SOMMER.** 2014. An integrative approach to detect subtle trophic niche differentiation in the sympatric trawling bat species *Myotis dasycneme* and *Myotis daubentonii*. *Molecular Ecology* 23:3657-3671.
- KUNZ, T. H., E. B. DE TORRES, D. BAUER, T. LOBOVA, Y T. H. FLEMING.** 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223:1-38.
- MACARTHUR, R., Y R. LEVINS.** 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101:377-385.
- MACSWINEY, M. C. G., B. B. CIMÉ, F. M. CLARKE, Y P. A. RACEY.** 2009. Insectivorous bat activity at cenotes in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Acta Chiropterologica* 11:139-147.
- MANCINA, C. A., L. GARCÍA-RIVERA, Y B. W. MILLER.** 2012. Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. *Journal of Mammalogy* 93:1308-1317.
- MARINELLO, M. M., Y E. BERNARD.** 2014. Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology* 92:141-147.
- MEDELLÍN, R. A., H. T. ARITA, Y O. H. SÁNCHEZ.** 2008. Identificación de los murciélagos de México. *Claves de campo*. *Revista Mexicana de Mastozoología* 2:1-83.
- MORENO, E. C., Y G. HALFFTER.** 2000. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37:149-158.
- MORENO, E. C., H. T. ARITA, Y L. SOLIS.** 2006. Morphological assembly mechanisms in Neotropical bat assemblages and ensembles within a landscape. *Oecologia* 149:133-140.
- NORBERG, R. A., Y U. M. NORBERG.** 1971. Take-off, landing, and flight speed during fishing flights of *Gavia stellata*. *Scandinavian Journal of Ornithology* 2:55-67.
- NORBERG, U. M.** 2002. Structure, form, and function of flight in engineering and the living world. *Journal of Morphology* 252:52-81.
- NORBERG, U. M., Y J. M. V. RAYNER.** 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 316:335-427.

- NORBERG, U. M., y R. Å. NORBERG.** 2012. Scaling of wingbeat frequency with body mass in bats and limits to maximum bat size. *Journal of Experimental Biology* 215:711-722.
- NORBERG, U. M., T. H. KUNZ, J. F. STEFFENSEN, Y. WINTER, y O. V. HELVERSEN.** 1993. The cost of hovering and forward flight in a nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*, estimated from aerodynamic theory. *Journal of Experimental Biology* 182:207-227.
- NORTON, S. F.** 1995. A functional approach to the ecomorphological patterns on feeding in cottid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44:61-78.
- O'NEILL, M. G., y R. J. TAYLOR.** 1989. Feeding ecology of Tasmanian bat assemblages. *Australian Journal of Ecology* 14:19-31.
- ORTEGA, J., y H. T. ARITA.** 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distribution of bats. *Journal of Mammalogy* 79:772-83.
- PAVAN, A. C., y G. MARROIG.** 2016. Integrating multiple evidences in taxonomy: species diversity and phylogeny of mustached bats (Mormoopidae: Pteronotus). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103:184-198.
- PAVAN, A. C., y G. MARROIG.** 2017. Timing and patterns of diversification in the Neotropical bat genus *Pteronotus*. *Mormoopidae*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 108: 61-69.
- QUEIROZ DE OLIVEIRA, L., R. MARCIENTE, W. E. MAGNUSON, y P. E. D. BOBROWIEC.** 2015. Activity of the insectivorous bat *Pteronotus parnellii* relative to insect resources and vegetation structure. *Journal of Mammalogy* 96:1036-1044.
- REZSUTEK, M., y G. N. CAMERON.** 1993. *Mormoops megalophylla*. *Mammalian Species* 448:1-5.
- RODRÍGUEZ-DURÁN, A.** 2009. Bat assemblages in the west Indies: the role of caves. Pp. 265-280 in *Island Bats evolution, ecology and conservation* (T. H. Fleming y P. A. Racey, eds.) The University of Chicago Press. Chicago, EE. UU.
- ROLFE, A. K., y A. KURTA.** 2012. Diet of Mormoopid bats on the Caribbean island of Puerto Rico. *Acta Chiropterologica* 14:77-369.
- ROLFE, A. K., A. KURTA, y D. L. CLEMANS.** 2014. Species-level analysis of diets of two mormoopid bats from Puerto Rico. *Journal of Mammalogy* 95:587-96.
- RUSCHI, A.** 1951. Morcegos do Estado do Espírito Santo: Descrição de *Diphylla ecaudata* Spix e algumas observações a seu respeito. *Boletim do Museu de Biologia* 3:1-6.
- RZEDOWSKI, J.** 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México 432.
- SALINAS-RAMOS, V. B., L. G. M. HERRERA, V. LEÓN-REGAGNON, A. ARRIZABALAGA-ESCUADERO, y E. L. CLARE.** 2015. Dietary overlap and seasonality in three species of mormoopid bats from a tropical dry forest. *Molecular Ecology* 24:5296-5307.
- SALSAMENDI, E., I. GARIN, I. AROSTEGUI, U. GOITI, y J. AIHARTZA.** 2012. What mechanism of niche segregation allows the coexistence of sympatric sibling rhinolophid bats? *Frontiers in Zoology* 9:1-12.
- SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, C., M. DE L. ROMERO-ALMARAZ, M. C. WOOTEN, G. D. SCHINELL, y M. L. KENNEDY.** 2006. Speed in flight of common vampire bats. *Southwestern Naturalist* 51:422-425.
- SÁNCHEZ, N., y T. ÁLVAREZ.** 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana* 81:23-62.
- SIKES, R., W. L. GANNON, y THE ANIMAL CARE USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS.** 2016. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy* 97:663-688.
- STEVENS, R. D., y H. N. AMARILLA-STEVENS.** 2012. Seasonal environments, episodic density compensation and dynamics of structure of chiropteran frugivore guilds in Paraguayan Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 21:267-279.
- STEVENS, R. D., M. R. WILLIG, y I. GAMARRA DE FOX.** 2004. Comparative community ecology of bats from eastern Paraguay: taxonomic, ecological, and biogeographic perspectives. *Journal of Mammalogy* 85:698-707.
- STONER, K.** 2005. Phyllostomid bat community structure and abundance in two contrasting tropical dry forest. *Biotropica* 37:591-599.
- SWARTZ, S. M.** 1991. Strain analysis as a tool for functional morphology. *American Zoologist* 31:655-669.
- SWARTZ, S. M., P. W. FREEMAN, y E. F. STOCKWELL.** 2003. Ecomorphology of bats: comparative and experimental approaches relating structural design to ecology. *Papers in Natural Resource* 10:257-300.
- TIRIRA, S. D.** 1998. Historia natural de los murciélagos neotropicales. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica de Ecuador. Publicación Especial 1:31-56.
- TORRES-FORES W. J., y R. LÓPEZ-WILCHIS.** 2018. Trophic niche and diet of *Natalus mexicanus* (Chiroptera: Natalidae) in a tropical dry forest of Western Mexico. *Acta Chiropterologica* 20:343-50.
- UIEDA, W.** 1996. Biología e dinâmica populacional de morcegos hematófagos. *Anais do II Curso de Atualização em raiva dos herbívoros, Curitiba* 63-87.
- WHITAKER, J. O., C. NEEFUS JR., y T. H. KUNZ.** 1996. Dietary variation in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*). *Journal of Mammalogy* 77:716-724.
- WHITAKER, J. O., G. F. MCCracken, y B. M. SIEMERS.** 2003. Food habits analysis of insectivorous bats. Pp. 567-592 in *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Kunz T. H. and S. Parson, eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.

Associated editor: Robert Owen

Submitted: September 21, 2020; Reviewed: November 29, 2020

Accepted: March 23, 2021; Published on line: April 15, 2021.

