Relación entre la Dieta y la Morfología Alar en Murciélagos de la Familia Phyllostomidae

Santiago Tafur Valencia[1]*; Danny Rojas Martin, PhD[2]

1 *Programa de Biología, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia.*
2 *Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia.*
* Correo electrónico: santitafur@javerianacali.edu.co

Resumen: La dieta es uno de los factores que permite comprender la variación de la morfología alar en vertebrados voladores. Sin embargo, estudios previos sobre la relación entre la morfología alar y la ecología trófica en murciélagos han ignorado las diferencias en la composición de la dieta de muchas especies, lo que podría haber ocultado patrones importantes. Este estudio evaluó el efecto de la dieta en la razón de aspecto y la carga alar, dos variables que caracterizan la morfología alar, en 49 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae. Se utilizaron dos criterios que consideran varios tipos de omnivoría y de especializaciones tróficas. Aunque no se encontró una relación significativa entre la razón de aspecto y la masa de las especies estudiadas, se encontraron diferencias significativas en la relación de la carga alar y la masa entre especies herbívoras o mayormente herbívoras y especies omnívoras y omnívoras-animalívoras. Este patrón sugiere que una dieta mayormente herbívora impone más restricciones a la forma de las alas y a los estilos de vuelo que una dieta con un alto consumo de animales. Ampliar la investigación a un marco macroevolutivo más amplio en el contexto neotropical permitirá evaluar el impacto relativo de la dieta y otros factores ecológicos, como la estructura del hábitat, en la diversificación de las alas en una de las mayores radiaciones de mamíferos.

INTRODUCCIÓN

El vuelo surgió de manera independiente en cuatro ocasiones en la historia evolutiva de los animales. En todos los casos, esta función proporcionó ventajas en diferentes ejes del nicho ecológico de las especies, incluyendo la dispersión y colonización de nuevos hábitats y nuevas estrategias para obtener alimento y evitar a los depredadores [1,2]. Por esta razón, se ha buscado comprender cuáles son los factores que pueden explicar la variación de las alas y del vuelo a lo largo de la diversificación de las especies.

Los murciélagos ostentan la mayor diversidad ecológica entre los mamíferos. Esta diversidad se manifiesta especialmente en la dieta y en las adaptaciones asociadas a ella [3]. La familia Phyllostomidae representa una radiación adaptativa con dietas tan diversas como la sanguivoría, frugivoría, nectarivoría, insectivoría, carnivoría o combinaciones de estas [4,5]. Estas variadas formas de alimentación se relacionan con modificaciones en la forma de vuelo que permiten a los individuos acceder a distintos tipos de alimento, lo que se refleja en las variaciones de la morfología alar [6]. Aunque las modalidades de vuelo definen en gran medida la ecología trófica de los murciélagos [7], continúan siendo escasas las investigaciones que identifican el efecto de la morfología alar en la ecología trófica y en la diversificación de las especies. En este estudio se evalúa el posible efecto de la dieta en la morfología alar de murciélagos filostómidos. La investigación incorpora la diversidad trófica de las especies, particularmente diferentes tipos de

omnivoría y de especializaciones tróficas [8], y examina las relaciones alométricas de la razón de aspecto y la carga alar con respecto a la masa en un contexto evolutivo [9].

FUNDAMENTACIÓN TEÓRICA

La morfología de las alas se ha descrito ampliamente usando variables aerodinámicas (o descriptores biomecánicos del vuelo) basadas en proporciones corporales para realizar comparaciones morfológicas entre especies [10]. Una de las variables más utilizadas ha sido la razón de aspecto, que se calcula como la proporción entre la envergadura y el área total de las alas. La razón de aspecto informa sobre la sustentabilidad y la maniobrabilidad del vuelo: valores altos indican vuelos rápidos y eficientes y valores bajos indican vuelos lentos y con mayor maniobrabilidad [6,11]. Otra de las variables más utilizadas ha sido la carga alar, que es la proporción entre el peso y el área total de las alas [7]. La carga alar se relaciona con la duración del vuelo y con la frecuencia de aleteo: valores altos indican un vuelo corto y una frecuencia de aleteo baja y valores bajos indican un vuelo sostenido prolongado con mayor velocidad y mayor maniobrabilidad [6,11].

La relación entre la variación de las alas y la ecología trófica en murciélagos se ha estudiado de manera puntual a lo largo de varias décadas. Norberg y Rayner [7] compararon la morfología alar de 257 especies de murciélagos según la familia taxonómica y la preferencia alimentaria. Los autores encontraron que las especies frugívoras y nectarívoras tienen una carga alar relativamente mayor que las especies carnívoras y piscívoras, y que la razón de aspecto promedio de los filostómidos es menor que la razón de aspecto promedio de las 18 familias analizadas. En un estudio más reciente Maucieri et al. [12] analizaron las diferencias en la morfología alar de 19 especies entre sexos y tres gremios tróficos. Los autores no encontraron dimorfismo sexual en la forma del ala, pero las especies frugívoras mostraron los valores más altos de razón de aspecto y carga alar. En cambio, Ospina-Garcés et al. [13] no encontraron una relación evolutiva significativa entre la forma del ala y las estrategias de forrajeo en 69 especies de 7 familias.

Una de las principales limitaciones en los estudios que han examinado la relación entre la morfología alar y la ecología trófica en murciélagos radica en que no han tenido en cuenta las diferencias en la composición de la dieta de muchas especies. Desde el punto de vista de la dieta se han centrado en especializaciones tróficas, es decir, insectívoros, carnívoros, sanguívoros, nectarívoros, frugívoros, y el poco preciso término de omnívoros. La asignación de las especies a estos grupos funcionales ignora las evidencias cada vez más abundantes de la complejidad de la dieta de muchas especies de murciélagos, especialmente en la familia Phyllostomidae [3]. Para detectar patrones que podrían haber quedado enmascarados en investigaciones previas que utilizaron definiciones de gremios tróficos menos precisas, cualquier análisis que explore las relaciones entre la morfología alar y la dieta en murciélagos debe integrar criterios de definición de gremios tróficos que reflejen la amplia diversidad de dietas de las especies implicadas [8].

RESULTADOS

Especies y gremios tróficos

En campo se obtuvieron datos de 90 individuos pertenecientes a 20 especies de murciélagos filostómidos. De estas especies, 11 corresponden a nuevos registros que no se han reportado en estudios previos sobre morfología alar. Una de estas especies, *Dermanura rosenbergi*, no se incluyó en los análisis comparativos debido a su ausencia del árbol filogenético utilizado. De la

literatura se obtuvieron datos para 39 especies. Los resultados se presentan para 49 especies de filostómidos distribuidas en 31 géneros y 6 subfamilias. El 42.9% de las especies analizadas pertenecen al gremio de omnívoros mayormente herbívoros (OH), mientras que el 6.1% de las especies pertenece al gremio de los omnívoros. Al considerar los principales tipos de dieta herbívora, el 30.6% de las especies pertenecen al gremio de los omnívoros mayormente frugívoros (OF) y el 12.2% al de los omnívoros mayormente nectarívoros (ON). El gremio de los omnívoros mayormente animalívoros (OA) estuvo representados por el 24.5% de las especies (Fig. 1).

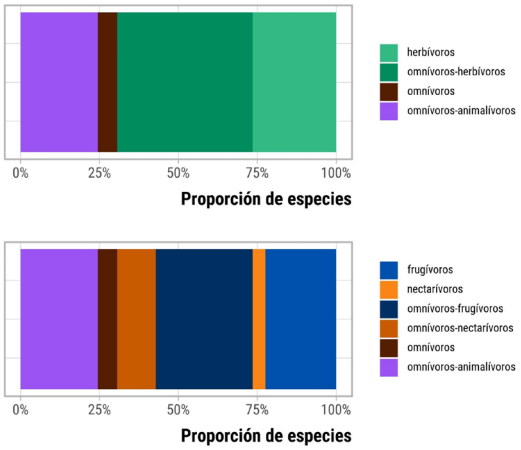

Figura 1. Distribución en gremios tróficos de 49 especies de murciélagos filostómidos. Para definir los gremios se utilizaron dos criterios que consideran distintos tipos de omnivoría. En el segundo criterio se diferencia, además, el tipo de dieta de las especies herbívoras o mayoritariamente herbívoras: la frugivoría y la nectarivoría.

Relaciones alométricas de las variables aerodinámicas

El modelo de mejor ajuste para la relación alométrica de la razón de aspecto establece que no existen efectos de la dieta en la relación evolutiva de la razón de aspecto y la masa (Tabla 1). La pendiente de la relación entre ambas variables no se diferencia significativamente de 0 (Fig. 2). En cambio, para la relación alométrica entre la carga alar y la masa se obtuvieron dos modelos con un ajuste similar a los datos. En ambos modelos se considera un grupo que está formado por las especies herbívoras y mayormente herbívoras (H-OH) y otro grupo formado por las especies omnívoras y mayormente animalívoras (O-OA). El primero de estos dos modelos (w = 0.145), asume interceptos diferentes y pendientes iguales, mientras que el segundo modelo (w = 0.147), asume el caso contrario (Tabla 2). Al examinar cómo varía la carga alar entre los dos grupos de especies (H-OH y O-OA) por medio de un análisis de varianza filogenético, no se encontraron diferencias significativas en los valores promedio ($F_{1,43}$ = 0.778, P = 0.383). Por lo tanto, se descarta el modelo que asume interceptos diferentes. El modelo que asume interceptos iguales y pendientes diferentes muestra un efecto de la dieta en la relación alométrica: en especies herbívoras y mayormente herbívoras la carga alar aumenta con la masa más rápidamente ($y = 1.415 + 0.355x$, $t = 11.253$, $P < 0.001$) que en especies omnívoras y mayormente animalívoras ($y = 1.415 + 0.327x$, $t = 10.986$, $P < 0.001$), si bien esta diferencia es pequeña (Fig. 3).

Tabla 1. Modelos alométricos evolutivos de la razón de aspecto de 49 especies de murciélagos filostómidos. Gremios tróficos: F: frugívoros, H: herbívoros, N: nectarívoros, OA: omnívoros-animalívoros, OF: omnívoros-frugívoros, OH: omnívoros-herbívoros, ON: omnívoros-nectarívoros.

Parámetros del modelo: df_n: grados de libertad del numerador, df_d: grados de libertad del denominador, λ: señal filogenética, *w*: ponderación del criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas. En los modelos con el valor de λ subrayado, la señal filogenética fue significativamente distinta de 0 y de 1; en los demás, la señal filogenética fue significativamente distinta de 0 pero no de 1. El modelo que mejor se ajusta a los datos se indica en negrita.

Modelo	r^2	*F*	df_n	df_d	*P*	λ	AICc	*w*
Sin efecto de los gremios	<0.001	0.013	1	47	0.912	0.82	-72.129	0.169
Interceptos diferentes y pendientes iguales								
H, OH, O-OA	0.086	1.405	3	45	0.254	0.97	-70.214	0.065
H, OH-O, OA	0.085	1.385	3	45	0.259	0.96	-70.302	0.068
H-OH, O-OA	<0.001	0.008	2	46	0.992	0.82	-69.860	0.054
H-OH-O, OA	0.005	0.117	2	46	0.889	0.82	-70.093	0.061
F, OF, N-ON, O-OA	0.086	1.041	4	44	0.397	0.96	-67.983	0.021
F, OF-N-ON, O-OA	0.094	1.551	3	45	0.215	0.97	-70.372	0.070
Interceptos iguales y pendientes diferentes								
H, OH, O-OA	0.126	2.170	3	45	0.105	1.00	-70.763	0.086
H, OH-O, OA	0.124	2.128	3	45	0.110	1.00	-70.641	0.080
H-OH, O-OA	0.002	0.038	2	46	0.963	0.82	-69.925	0.056
H-OH-O, OA	<0.01	0.007	2	46	0.993	0.82	-69.858	0.054
F, OF, N-ON, O-OA	0.095	1.150	4	44	0.346	0.97	-68.163	0.023
F, OF-N-ON, O-OA	0.123	2.098	3	45	0.114	1.00	-70.557	0.077
Interceptos y pendientes diferentes								
H, OH, O-OA	0.101	0.969	5	43	0.447	0.94	-66.793	0.012
H, OH-O, OA	0.104	1.002	5	43	0.428	0.90	-67.454	0.016
H-OH, O-OA	0.023	0.352	3	45	0.788	0.79	-68.573	0.029
H-OH-O, OA	0.044	0.691	3	45	0.562	0.75	-69.528	0.046
F, OF, N-ON, O-OA	0.098	0.636	7	41	0.723	0.88	-61.647	<0.01
F, OF-N-ON, O-OA	0.091	0.859	5	43	0.516	0.93	-66.418	<0.01

Tabla 2. Modelos alométricos evolutivos de la carga alar de 45 especies de murciélagos filostómidos. Gremios tróficos: F: frugívoros, H: herbívoros, N: nectarívoros, OA: omnívoros-animalívoros, OF: omnívoros-frugívoros, OH: omnívoros-herbívoros, ON: omnívoros-nectarívoros. Parámetros del modelo: df_n: grados de libertad del numerador, df_d: grados de libertad del denominador, λ: señal filogenética, *w*: ponderación del criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas. En todos los modelos la señal filogenética fue significativamente distinta de 1 pero no de 0. El modelo que mejor se ajusta a los datos se indica en negrita.

Modelo	r^2	*F*	df_n	df_d	*P*	λ	AICc	*w*
Sin efecto de los gremios	0.738	121.10	1	43	<0.001	0	-45.141	0.078
Interceptos diferentes y pendientes iguales								
H, OH, O-OA	0.758	42.81	3	41	<0.001	0	-44.008	0.044
H, OH-O, OA	0.754	41.96	3	41	<0.001	0	-43.324	0.032
H-OH, O-OA	0.758	65.70	2	42	<0.001	0	-46.382	0.145
H-OH-O, OA	0.753	64.17	2	42	<0.001	0	-45.581	0.097
F, OF, N-ON, O-OA	0.763	32.24	4	40	<0.001	0	-42.456	0.020
F, OF-N-ON, O-OA	0.759	42.99	3	41	<0.001	0	-44.153	0.048

Modelo	r^2	F	df_n	df_d	P	λ	AICc	w
Interceptos iguales y pendientes diferentes								
H, OH, O-OA	0.759	42.93	3	41	<0.001	0	-44.105	0.047
H, OH-O, OA	0.757	42.67	3	41	<0.001	0	-43.896	0.042
H-OH, O-OA	0.758	65.75	2	42	<0.001	0	-46.405	0.147
H-OH-O, OA	0.756	65.16	2	42	<0.001	0	-46.102	0.126
F, OF, N-ON, O-OA	0.766	32.68	4	40	<0.001	0	-42.927	0.026
F, OF-N-ON, O-OA	0.759	43.06	3	41	<0.001	0	-44.210	0.049
Interceptos y pendientes diferentes								
H, OH, O-OA	0.761	24.79	5	39	<0.001	0	-39.300	0.004
H, OH-O, OA	0.759	24.54	5	39	<0.001	0	-38.941	0.004
H-OH, O-OA	0.759	42.93	3	41	<0.001	0	-44.037	0.045
H-OH-O, OA	0.757	42.67	3	41	<0.001	0	-43.818	0.040
F, OF, N-ON, O-OA	0.767	17.41	7	31	<0.001	0	-34.725	<0.001
F, OF-N-ON, O-OA	0.761	24.88	5	39	<0.001	0	-39.420	0.004

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Aunque no se observó una relación significativa entre la razón de aspecto y la masa de las especies estudiadas, se encontraron diferencias significativas en la relación de la carga alar y la masa entre especies herbívoras o mayormente herbívoras y especies cuya dieta incluye animales en al menos el 50% de los ítems consumidos (Fig. 3). En un modelo de forrajeo óptimo se maximiza la ingesta neta de energía o se minimiza el tiempo de forrajeo. El costo energético del vuelo sugiere que el diseño de las alas de los murciélagos está bajo presiones selectivas extremas [14]. Mientras que investigaciones previas encontraron que la carga alar es mayor en filostómidos frugívoros que en otras especies de la familia con otras dietas [7,13], en este estudio no se detectaron diferencias significativas en la carga alar entre gremios tróficos. No obstante, los residuales de la relación entre la carga alar y la masa son, como promedio, 1.6 veces más altos en el gremio O-OA que en el gremio H-OH. Esto indica que las especies herbívoras y predominantemente herbívoras tienen más restricciones que las especies omnívoras y predominantemente animalívoras en la variación alométrica de la carga alar en función del tamaño corporal. Estas restricciones pueden explicarse desde la eficiencia energética del vuelo.

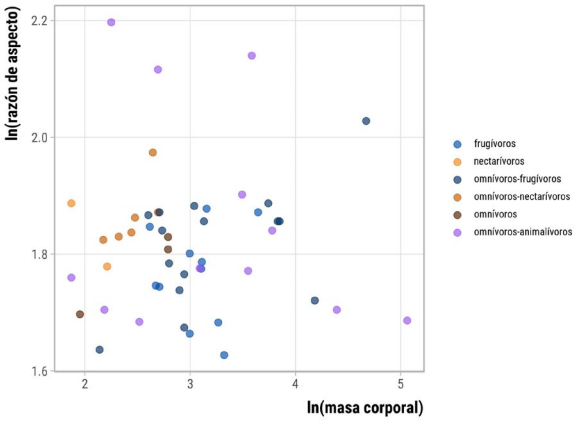

Figura 2. Relación entre la razón de aspecto y la masa corporal en 49 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae. Aunque el modelo de mejor ajuste no incorporó el efecto de los gremios tróficos, estos se resaltan en colores con fines ilustrativos.

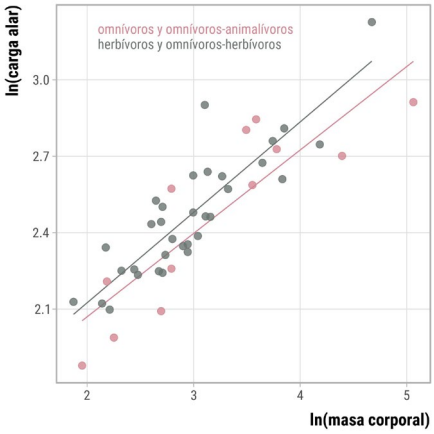

Figura 3. Relación entre la carga alar y la masa corporal en 45 especies de murciélagos de la familia Phyllostomidae.

En el Neotrópico, los recursos vegetales disponibles para los murciélagos varían en el espacio y en el tiempo [15]. Los murciélagos nectarívoros y frugívoros deben desplazarse desde sus refugios hacia los frutos y flores, y visitar a lo largo de la noche varias plantas que pueden estar separadas cientos de metros entre sí [16]. Por lo tanto, las especies herbívoras y predominantemente herbívoras requieren, resistencia y economía de recursos. Sin embargo, una presa proporciona más energía por unidad de masa que el néctar o los frutos [14]. Por consiguiente, las especies de murciélagos con una dieta omnívora o mayormente animalívora pueden desplazarse distancias más cortas y con vuelos relativamente más costosos que las especies nectarívoras y frugívoras. En términos evolutivos, esta diferencia sugiere que la variación en la morfología alar está más limitada en las especies herbívoras, debido a que deben realizar desplazamientos más largos para satisfacer sus necesidades energéticas diarias.

Además, como parte de su estrategia de alimentación, muchas especies animalívoras levantan a su presa del sustrato [17,18]. En ocasiones, la masa de la presa equivale al 50% o más de la masa del murciélago [19]. En cambio, en algunas especies frugívoras los murciélagos transportan frutos que representan entre el 10 y 20% de su tamaño corporal [20]. Las especies animalívoras requieren, por lo tanto, valores bajos de carga alar [7]. En cambio, en las especies frugívoras y nectarívoras debe existir un equilibrio entre la capacidad de maniobrar en la vegetación y de realizar vuelos rápidos para desplazarse entre sitios [21]. El primer factor requiere valores bajos de la carga alar y el segundo factor requiere valores altos de la carga alar [7]. Estos elementos explican por qué no se encontraron diferencias en este estudio en los valores de carga alar entre gremios tróficos.

La razón de aspecto no se asoció de manera significativa con la masa y tampoco varió de manera significativa entre los gremios tróficos de filostómidos (Fig. 2). Estos resultados son consistentes con otros estudios [7,13]. El hábitat predominante de las especies de murciélagos filostómidos puede explicar los resultados. Estas especies se distribuyen en bosques tropicales [22], que tienen una densidad de vegetación relativamente alta, lo que implica una cantidad alta de obstáculos. En este entorno, muchas especies se desplazan entre diferentes estratos de la vegetación independientemente de los recursos tróficos consumidos [18,23,24,25]. Estos desplazamientos dentro de la vegetación requieren una maniobrabilidad precisa. Esto se consigue con una disminución de la razón de aspecto, que es lo que ocurre con la familia Phyllostomidae [13]. Por lo tanto, la complejidad de la vegetación de los bosques tropicales puede explicar por qué la razón de aspecto no cambia significativamente entre especies de filostómidos con distintas dietas.

Este estudio abarcó el 21.6% de las especies de la familia Phyllostomidae. No obstante, se incluyeron datos de especies que no habían sido estudiadas previamente y se tomaron en cuenta las variaciones en la dieta y el efecto de la historia evolutiva de las especies. Los resultados contribuyen a comprender la variabilidad de las alas en la familia Phyllostomidae. Asimismo, se destaca la importancia de integrar otros factores asociados a la adquisición de alimento, como las condiciones del hábitat donde se encuentran los recursos tróficos. Se concluye que (i) la dieta es un factor importante que explica la variación morfológica de las alas en grupos con una alta diversidad ecológica y evolutiva y (ii) en filostómidos una dieta mayormente herbívora impone más restricciones a la forma de las alas y a los estilos de vuelo que una dieta donde los animales representan al menos el 50% de los ítems consumidos.

REFERENCIAS

1. X. Wang, J.A. Clarke, The evolution of avian wing shape and previously unrecognized trends in covert feathering, 282(1816) (2015).
2. L.H. Varzinczak, Understanding the relationship between climatic niches and dispersal through the lens of bat wing morphology, 312(4) (2020) 239-247.
3. D. Rojas, M.J. Ramos Pereira, C. Fonseca, L.M. Dávalos, Eating down the food chain: Generalism is not an evolutionary dead end for herbivores, 21(3) (2018a) 402-410.
4. P.W. Freeman, Macroevolution in Microchiroptera: Recoupling morphology and ecology with phylogeny, 2 (2000) 317-335.
5. D. Rojas, Á. Vale, V. Ferrero, L. Navarro, The role of frugivory in the diversification of bats in the Neotropics, 39(11) (2012) 1948-1960.
6. H.T. Arita, M.B. Fenton, Flight and echolocation in the ecology and evolution of bats, 12(2) (1997) 53-58.
7. U.M Norberg, J.M.V. Rayner, Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation, 316(1179) (1987) 335-427.
8. D.M. Ochoa-Sanz, F. Villalobos, D. Rojas, Efecto de la dieta en los patrones de diversificación de los murciélagos de la familia Phyllostomidae (Mammalia: Chiroptera), (en preparación).
9. D. Rojas, O.M. Warsi, L.M. Dávalos, Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) Challenge a Recent Origin of Extant Neotropical Diversity, 65(3) (2016) 432-448.
10. J.S. Findley, E.H. Studier, D.E. Wilson, Morphologic Properties of Bat Wings, 53(3) (1972) 429-444.
11. U.M Norberg, Allometry of bat wings and legs and comparison with bird wings, 292(1061) (1981) 359-398.
12. D.G. Maucieri, A.J. Ashbaugh, J.M. Theodor, Sexual dimorphism in bat wing morphology—Variation among foraging styles, 99(11) (2021) 953-960.
13. S.M. Ospina-Garcés, V. Zamora-Gutierrez, J.M. Lara-Delgado, M. Morelos-Martínez, R. Ávila-Flores, A. Kurali, J. Ortega, C.I. Selem-Salas, G.M.C. MacSwiney, The relationship between wing morphology and foraging guilds: Exploring the evolution of wing ecomorphs in bats, (2023).
14. G. Neuweiler, The biology of bats (E. Covey, Trad.), Oxford University Press, New York, 2000.
15. T.H. Fleming, N. Muchhala, Nectar-feeding bird and bat niches in two worlds: Pantropical comparisons of vertebrate pollination systems, 35(5) (2008) 764-780.

16. C.T. Sahley, M.A. Horner, T.H. Fleming, Flight Speeds and Mechanical Power Outputs of the Nectar-Feedint Bat, *Leptonycteris curasoae* (Phyllostomidae: Glossophaginae), 74(3) (1993) 594-600.
17. U.M Norberg, M.B. Fenton, Carnivorous bats?, 33(4) (1988) 383-394.
18. E.K.V. Kalko, D. Friemel, C.O. Handley, H.U Schnitzler, Roosting and Foraging Behavior of Two Neotropical Gleaning Bats, *Tonatia silvicola* and *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae), 31(2) (1999) 344-353.
19. S.E. Santana, I. Geipel, E.R. Dumont, M.B. Kalka, E.K.V. Kalko, All You Can Eat: High Performance Capacity and Plasticity in the Common Big-Eared Bat, *Micronycteris microtis* (Chiroptera: Phyllostomidae), 6(12) (2011).
20. J.D. Vandoros, E.R. Dumont, Use of the wings in manipulative and suspensory behaviors during feeding by frugivorous bats, 301A(4) (2004) 361-366.
21. U.M. Norberg, en: P.C. Wainwright, S.M. Reilly, (Eds.), Ecological morphology: Integrative organismal biology, University of Chicago Press, 1994, pp. 205-239.
22. D. Rojas, M. Moreira, M.J. Ramos Pereira, C. Fonseca, L.M. Dávalos, Updated distribution maps for neotropical bats in the superfamily Noctilionoidea, 99(9) (2018b) 2131-2131.
23. E.K.V. Kalko, C.O Handley, Neotropical Bats in the Canopy: Diversity, Community Structure, and Implications for Conservation, 153(1/2) (2001) 319-333.
24. M.H. Olaya-Rodríguez, J. Pérez-Torres, M.C. Londoño-Murcia, Use of forest strata by bats according to wing morphology and habitat complexity in a fragment of tropical dry forest (Colombia), 12(1) (2019).
25. L.V. García-Herrera, L.A. Ramírez-Fráncel, G. Guevara, B.K. Lim, S. Losada-Prado, Wing morphology is related to niche specialization and interaction networks in stenodermatine bats (Chiroptera: Phyllostomidae), 104(2) (2023) 347-360.