

Habitos alimeticos de un ensamble de murciélagos insectívoros aéreos de un bosque montano en las Yungas Argentinas

Julio Cesar Bracamonte

Instituto de Bio y Geo Ciencias del Noroeste Argentino (IBIGE) – Mendonza 2 – A4402AHB, Salta, Argentina y Centro de Investigación y Transferencia Jujuy-CONICET - Alberdi 47, Y4600DTA, Jujuy, Argentina.

Email: jcbraca@gmail.com

SHORT COMMUNICATION

Manuscript history:

Submitted in 10/Nov/2012

Accept in 27/Dec/2012

Available on line in 01/Jul/2013

Section editor: Ludmilla M.S. Aguiar

Abstract

In spite of their fundamental ecological role in the Neotropics, little is known about the diet of many bat species. Although insectivorous species have long been considered effective insect populations controllers, there has been no systematic study of the diet of insectivorous bats in Argentina. In this study, the diet of seven species of Vespertilionidae and Molossidae families of aerial insectivorous bats was analyzed seasonally at ensemble and species level in a montane forest. Lepidoptera and Coleoptera showed high contribution in terms of percent occurrence and percent volume of the diet at both the assemblage and species levels. Coleoptera dominated fecal sample of *Eptesicus chiriquinus*. No seasonal differences were observed at the assemblage level or for species analyzed in greater detail, *Histiotus macrotus* and *Myotis nigricans*. In spite of the limited sample size, data suggest a partitioning of food resources between species of different sizes. This partitioning is likely related to size of prey that a bat can actually catch and manipulate. The consumption of Lepidoptera and Coleoptera in proportions of more than 40% shows a tendency towards specialization of the entire ensemble in these orders.

Keywords. *Histiotus macrotus*, *Myotis nigricans*, Lepidoptera, Coleoptera, diet, insects.

Introducción

Cuando consideramos la información disponible sobre dieta de especies de murciélagos insectívoros en general nos encontramos con que para más de dos tercios de las especies no existe tal (Van Cakenberghe et al. 2002). Los escasos datos se deben en parte al considerable tiempo que puede tomar la determinación de restos de presas y a la dificultad de lograr una cantidad de muestras estadísticamente manejables debido a la baja tasa de captura con métodos estándares como redes de niebla siendo más práctico y sencillo la obtención de material de refugios diurnos (Kunz & Whitaker 1983; Meyer et al. 2011). Los murciélagos son los mayores predadores de insectos nocturnos y tienen el potencial de actuar como controladores biológicos naturales de plagas de cultivos (William-Guillén et al. 2008) por lo tanto, es importante conocer sus hábitos alimenticios. Estos pueden inferirse a partir del análisis de heces fácilmente obtenibles una vez capturado el

individuo aunque puede haber limitaciones en cuanto al nivel taxonómico identificatorio de las presas (Whitaker et al. 2009).

Diferentes trabajos en el Neotrópico identificaron las presas consumidas por murciélagos a nivel de orden (Fenton et al. 1999; Bernard 2002; McWilliams 2005; Zanon & dos Reis 2007; Aguiar & Antonini 2008). Estos demuestran una alta prevalencia de Coleoptera y Lepidoptera entre las presas de especies insectívoras aéreas. Hay evidencias sobre partición de recursos entre especies según su morfología (Hickey et al. 1996; Norberg & Rayner 1987; Aguirre et al. 2002) aunque hay pocos datos de variaciones en la dieta relacionados con la estacionalidad (Willig et al. 1993) pudiendo haber un recambio de ítems a lo largo del año en algunas especies (McWilliams 2005). Los datos resultantes de esos trabajos son de enorme utilidad en materia de conservación ya que aportan información relevante para implementar prácticas de manejo (Lacki et al. 2007a). En este trabajo se reportan

datos estacionales analizados sistemáticamente de un ensamble de murciélagos insectívoros aéreos de un bosque montano en el Noroeste de Argentina. Con esta información se infieren hábitos alimenticios generales del ensamble y variaciones en el uso de los principales recursos de dos especies, *Histiotus macrotus* y *Myotis nigricans*, de las cuales se obtuvieron mayor cantidad de datos.

Materiales y Métodos

El Parque Provincial Potrero de Yala (PPP de Yala) se encuentra a 28 km al NO de San Salvador de Jujuy en el Departamento Dr. Manuel Belgrano, provincia de Jujuy (24° 06' S, 65° 28' O; 1727 m snm). La región presenta un clima templado lluvioso con nevadas invernales ocasionales. Las precipitaciones son fundamentalmente de origen orográfico con una media de 1283 mm anuales distribuidos de octubre a marzo. El relieve es montañoso con alturas que van de los 1600 a 5300 m con laderas de pendiente moderadas a fuerte. La vegetación presenta especies típicas de los distritos de Selva y Bosque montanos de la provincia fitogeográfica de las Yungas con una importante cobertura de especies arbustivas (*Baccharis* spp., *Eupatorium* spp., *Senecio* spp. [Asteraceae], *Brachyotum microdon* [Melastomataceae], *Solanum* spp. [Solanaceae], *Celtis iguanaea* [Celtidaceae]) (Carranza 2003). El estrato arbóreo es laxo, conformado por *Allophylus edulis* (Sapindaceae), *Cinnamomum porphyrium* (Lauraceae), *Juglans australis* (Juglandaceae) y *Myrsine laetevirens* (Myrsinaceae) en la zona baja y por *Sambucus peruviana* (Caprifoliaceae), *Podocarpus parlatorei* (Podocarpaceae), *Alnus acuminata* (Betulaceae) y bosquecillos de *Polylepis australis* (Rosaceae) en quebradas de arroyos de la zona alta (Carranza 2003). El área sufre una fuerte presión de diversas actividades productivas incluyendo forestaciones de exóticas, cultivos frutales y ganadería (Bracamonte 2010).

Los datos dietarios se obtuvieron de murciélagos capturados en un estudio de diversidad en 2006 (Bracamonte 2010). En este estudio se capturaron murciélagos en cinco sesiones de muestreos de dos a cuatro noches cada una en los meses de estación húmeda (enero, febrero y noviembre) y seca (septiembre y octubre). Se consideró el mes de octubre como parte de la estación seca dado que ese año fue particularmente seco y la estación húmeda se retrasó considerablemente. En los muestreos se emplearon 6 a 10 redes de niebla (12 m x 2.5 m) colocadas al nivel del suelo y distanciadas entre 50 y 100 m. Estas se abrieron luego de la caída del sol por seis horas en promedio y fueron distribuidas en bordes de vegetación, caminos y sendas. Los ejemplares capturados fueron

identificados según Barquez et al. (1999). Se colectaron heces para el análisis de dieta de los animales mientras se encontraban en la red, durante la manipulación, o de bolsas de algodón limpias donde se los depositó individualmente durante dos horas como máximo antes de su liberación. Adicionalmente, se incorporaron las muestras de tres hembras de *Myotis nigricans* capturadas en estación seca con una red de mano en el interior de una vivienda.

La muestra de heces de cada individuo fue humedecida en una solución de alcohol 50% durante 15 minutos y luego se desarmó cada unidad de la muestra (pellets) con agujas de disección. Los fragmentos de artrópodos (tarsos, alas, antenas, entre otros) que se hallaron en los pellets se examinaron con una lupa binocular (10-40x), se identificaron al nivel de orden con claves de identificación de artrópodos (Borror & White 1970) y cuando fue posible se estimó el tamaño de las presas comparando los fragmentos con ejemplares de referencia colectados durante los muestreos en el lugar. Se determinó visualmente el volumen porcentual y se registró la frecuencia de aparición de cada orden de artrópodos por especie usando una modificación de la técnica de Whitaker et al. (2009). Así se analizaron muestras con al menos tres pellets y se usó el valor promedio de volumen entre los pellets para el cálculo de volumen de presas por individuo detectadas en la dieta. Se analizó el consumo estacional de las dos especies con más muestras (*M. nigricans* e *H. macrotus*), se calculó la proporción de aparición de cada orden de artrópodos respecto al número total de muestras y se analizó el consumo estacional de todo el ensamble. A este último se le aplicó una prueba Chi-cuadrado aplicando la corrección de Yate (Zar 1999).

Resultados

Los especímenes capturados con redes de niebla pertenecieron a nueve especies presentes en el área, dos frugívoros (*Sturnira erythromos* y *Pygoderma bilabiatum*; Phyllostomidae) y siete especies de insectívoros aéreos de las familias Vespertilionidae (N = 36 individuos) y Molossidae (N = 8 individuos) (Tabla 1).

Un total de 37 muestras de heces fueron analizadas, 15 pertenecientes a la estación húmeda y 22 a la estación seca. El orden más frecuente en la dieta fue Lepidoptera (94.5% de las muestras) seguido por Coleoptera (45.9%), y ambos sumaron el 98.8% del volumen de la dieta mostrando la importancia de estos ítems para el ensamble en ambas estaciones (Figura 1). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el consumo de Coleoptera, Lepidoptera y otros órdenes menores (Prueba exacta de Fisher, $X^2 = 1.746032$, $df = 2$, $p = 0.429$). Lepidoptera fue la

presa más consumida por seis de las especies excepto para *Eptesicus*

Table 1. Average percentage composition by frequencies/volume of arthropods orders found in feces of aerial insectivorous bats species in Potrero de Yala's Province Park.

Especies / Ítem	N	Lepidoptera	Coleoptera	Diptera	Hemiptera	Araneae	Acari
<i>Histiotus macrotus</i>	17	94.1 / 78.2	58.8 / 21.0			11.7 / 0.6	23.5 / 0.2
<i>Myotis nigricans</i>	7	100 / 95.0	28.6 / 4.3	14.3 / 0.7			
<i>Eptesicus furinalis</i>	2	100 / 55.0	100 / 32.0		50 / 12.5		50 / 0.5
<i>Eptesicus chiriquinus</i>	1		100 / 100				
<i>Lasiurus blossevillii</i>	1	100 / 100					
<i>Lasiurus cinereus</i>	1	100 / 100					
<i>Tadarida brasiliensis</i>	8	100 / 93.0	37.5 / 6.9	12.5 / 0.1			
Total	37	94.6/82.4	48.6/16.4	5.4/0.2	3.6/0.6	5.4/0.3	13.5/0.1

chiriquinus, cuya presa dominante fue Coleoptera (Tabla 1). La mayor variedad de ítems (cuatro) se encontró en *Histiotus macrotus* y *Eptesicus furinalis*. *H. macrotus* mantuvo las proporciones en el consumo de todos los ítems en ambas estaciones y *M. nigricans* mostró mayor consumo de Lepidoptera en estación seca (Figura 1). En tres muestras de *H. macrotus* y una de *E. furinalis* se encontraron ácaros que podrían haber sido ingeridos durante la limpieza del pelaje. El tamaño de los coleópteros y lepidópteros que pudieron ser estimados varió entre 5 y 15 mm habiéndose encontrado presas más pequeñas (5-10 mm) en muestras de *M. nigricans*, pequeñas a medianas (8-13 mm) en *T. brasiliensis* y algunas de mayor tamaño (10-15 mm) en las de especies más grandes.

Discusión

La alta dominancia de Lepidoptera y Coleoptera entre las presas de murciélagos insectívoros aéreos del PPP de Yala, tanto en valores de frecuencia como de volumen, se mantuvo en ambas estaciones y es indicio de una especialización del ensamble y de las especies en estos órdenes. Se evidencia una moderada especialización cuando al menos un orden de insectos provee más del 40% del volumen a la dieta de una especie de murciélago (Lacki et al. 2007a). El método de análisis de heces tiene sesgos y limitaciones relacionadas con la alta eficiencia de trituración y digestión de las especies insectívoras (Whitaker et al. 2009). Los restos de Lepidoptera, cuyas escamas permanecen más

tiempo en el tubo digestivo, tienden a aumentar los valores de frecuencia mientras que la presencia de insectos de consistencia blanda y fácil digestión, como Diptera y Neuroptera, tiende a subestimarse (Robinson & Stebbings 1993). La frecuencia provee una medida estandarizada de los ítems presa que una especie de murciélago incorpora comúnmente a su dieta y el volumen expresa la importancia de cada ítem en la dieta del individuo; ambas son medidas informativas y complementarias. Si bien Lepidoptera mostró altas frecuencias, al considerar los niveles de volumen se nota la importancia de Coleoptera mientras que Hemiptera, Diptera, Araneae y Acari, con altas frecuencias contribuyen muy poco a la dieta en

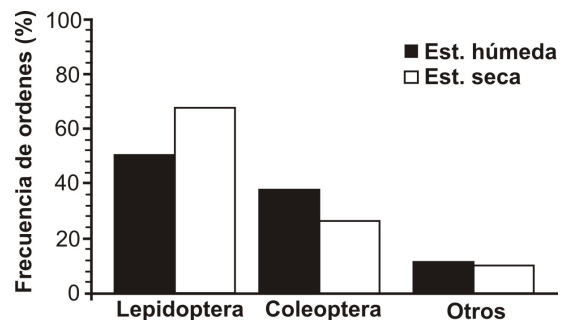


Figure 1. Frequency of occurrence (percentage) of the most important insect order consumed in rainy season and dry season (n= 15 y n= 22 respectively). Dark and light-coloured bar represent wet and dry season respectively. Col: Coleoptera, Lep: Lepidoptera, Otros: others insect orders with less than 5% of the volume of the diet of both species.

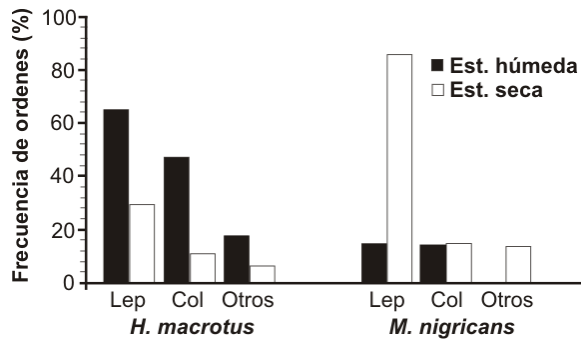


Figura 2. Frecuencia de ocurrencia (porcentaje) de los órdenes de insectos más importantes en las heces de *Histiotus macrotus* y *Myotis nigricans* en estación húmeda (n= 11 y n= 1 respectivamente) y en estación seca (n= 6 y n= 6 respectivamente) de 2006. Col: Coleoptera, Lep: Lepidoptera, Otros: ordenes representados con menos del 5% del volumen.

términos de volumen. A pesar de las limitaciones, el método de análisis empleado en este estudio provee estimaciones razonables a la dieta de las especies de murciélagos (Whitaker et al. 2009).

El ensamble del área posee especies de diferentes tamaños y características de vuelo lo que puede reflejar posibles segregaciones espaciales o de recursos alimenticios. Por un lado, *Lasiurus cinereus*, *L. blossevillii* y *Tadarida brasiliensis* son especies de vuelo rápido y poco maniobrable que se alimentan en ambientes abiertos por sobre la vegetación (Norber y Rayner 1987) y especializadas en presas de consistencia blanda (Freeman 1979; Hickey et al. 1996). Si bien *T. brasiliensis* incorporó otros ítems, todas estas mostraron una alta incidencia de Lepidoptera en concordancia con lo hallado en otros trabajos (Hickey et al. 1996; Lee & McCracken 2005; McWilliams 2005). *T. brasiliensis* consumió presas medianas (8-13 mm) mientras que no se pudo estimar el tamaño de las presas de *L. cinereus* aunque esta puede consumir presas de consistencia dura y mayor tamaño (Hickey et al. 1996; Aguirre et al. 2002). Por otro lado, las demás especies son más maniobrables y forrajean cerca de la vegetación mostrando más diversidad de ítem consumidos. Entre estas la especie más pequeña, *M. nigricans*, consumió presas menores a 10 mm mientras que las más grandes como *H. macrotus*, *E. furinalis* y *E. chiriquinus* que constituyen las especies de murciélagos insectívoros aéreos medianas a grandes de esta comunidad (Bracamonte 2010), incorporaron presas de más de 10 mm. En el caso de *E. chiriquinus*, los restos hallados en la muestra pertenecían a un coleóptero de la familia Scarabaeidae de aproximadamente 13 mm y no existiendo datos previos sobre la dieta este estudio constituye el primer registro para esta especie. Una posible partición de recursos puede darse a niveles superiores a orden (por ej. familia) aunque

esto se relacionaría más con el tamaño de presas que pueden acechar y manipular que con el taxon consumido (Freeman 1981; Hickey et al. 1996).

Trabajos recientes indican que *H. macrotus* es un insectívoro aéreo con una dieta variada (Núñez-Regueiro 2009; Bracamonte 2010; Giménez 2010). A lo reportado por estos estudios se agrega Araneae a lo consumido por *H. macrotus* a pesar del bajo porcentaje representado en las muestras. Por otro lado, *M. nigricans* es una especie de amplia distribución con una dieta flexible que puede incorporar al menos nueve ordenes de artrópodos (Aguirre 2007; dos Reis et al. 2007) incluyendo altas proporciones de Coleoptera (Aguar & Antonini 2008). En el área de estudio se observó que tiene una dieta razonablemente variada, pero con una tendencia a la especialización en Lepidoptera. Ambas especies poseen picos de actividad en las primeras horas de la noche (Bracamonte 2010), lo que coincide con el pico de actividad de los insectos (Brehn et al. 2005; Barclay 1991). Luego de las 24:00 hs tanto los niveles de actividad de murciélagos como de insectos disminuye notablemente en el área (Bracamonte 2010, pers. obs.). Los bosques montanos albergan una gran diversidad de recursos alimenticios para los murciélagos insectívoros con marcadas variaciones estacionales (Brehn et al. 2005), pudiendo ser algunos lepidópteros más consumidos en estación seca cuando son más abundantes (Hickey et al. 1996; Chalup 2003; Hilt et al. 2007). Probablemente el mayor consumo de Lepidoptera por *M. nigricans* en la estación seca pudo deberse a un aumento en la disponibilidad del recurso en esta estación.

El solapamiento en el uso de recursos alimenticios es un fenómeno común en el mundo de los murciélagos (Fenton & Thomas 1980; Findley & Black 1983; Lacki et al. 2007b) sin embargo los resultados de este trabajo arrojaron algunos indicios de partición de recursos entre especies relacionados con su tamaño y/o hábitat de forrajeo. Este constituye el primer análisis cuantitativo realizado para un ensamble de murciélagos insectívoros de Argentina. En futuros trabajos es necesario incrementar el tamaño muestral para respaldar los resultados hallados y mejorar las estimaciones sobre variabilidad intra e interespecíficas así como de las potenciales variaciones estacionales en el uso de recursos alimenticios.

Agradecimientos

Agradezco la colaboración de E. Pizarro en los trabajos de campo. A N.P. Giannini, V. Quiroga y a A. Tálamo por el apoyo y las recomendaciones en el desarrollo del trabajo y discusión de los resultados. A ambos revisores anónimos cuya predisposición y sugerencias mejoraron el

manuscrito y a David G. Buck por la revisión del inglés. Gracias a J. Díaz por las facilidades en el alojamiento en el Parque. Este trabajo fue realizado con el apoyo de Idea Wild y el Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Salta (CIUNSa). Las actividades de campo, colectas y guías de tránsito fueron autorizadas por la Dirección Provincial de Políticas Ambientales y Recursos Naturales de la provincia de Jujuy (Resolución N° 213/2007).

Referencias

- Aguiar L.M.S. & Antonini Y. 2008. Diet of two sympatric insectivorous bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25:28–31.
- Aguirre L.F. (editor). 2007. *Historia Natural, Distribución y Conservación de los Murciélagos de Bolivia*. Editorial: Centro de Ecología y Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia.
- Aguirre L.F.; Herrel A.; Van Damme R. & Matthysen E. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269:1271-1278.
- Barclay R.M.R. 1991. Population structure of temperate zone insectivorous bats in relation to foraging behavior and energy demand. *Journal of Animal Ecology* 60:165-178.
- Barquez R.M.; Mares M.A. & Brown J.K. 1999. The bats of Argentina. Special Publications. Museum of Texas Tech University. Number 42: 1-275.
- Bernard E. 2002. Diet, activity and reproduction of bat species (Mammalia: Chiroptera) in central Amazonia, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19(1): 173-188.
- Borror D.J. & White R.E. 1970. *The Peterson Field Guide Series. A Field guide to insects*. Houghton Mifflin Company. Boston.
- Bracamonte J.C. 2010. Murciélagos de bosque montano del Parque Provincial Potrero de Yala, Jujuy, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 17:361-366.
- Brehm G., Pitkin L.M., Hilt N. & Fiedler K. 2005. Montane Andean rain forests are a global diversity hotspot of geometrid moths. *Journal of Biogeography* 32:1621–1627.
- Carranza A. 2003. Estudio de la diversidad y estructura de los estratos arbóreo y arbustivo del Bosque y Selva Montanos en Yala (Provincia de Jujuy, Argentina). Editorial de la Universidad Nacional de Jujuy, Jujuy, Argentina.
- Chalup A. 2003. Redefinición del género *Prochoerodes*, con la redescipción de las especies argentinas (Lepidoptera: Geometridae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 62:91–102.
- dos Reis N.R.; Peracchi A.L.; Pedro W.A. & Lima I.P. (editors). 2007. *Morcegos do Brazil*. Universidade Estadual de Londrina, Londrina.
- Fenton M.B. & Thomas D.W. 1980. Dry season overlap in activity patterns, habitat use and prey selection by sympatric african insectivorous bats. *Biotropica* 12:81-90.
- Findley J.S. & Black H. 1983. Morphological and dietary structuring of a Zambian insectivorous bat community. *Ecology* 64:625-630.
- Freeman P.W. 1981. Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *Journal of Mammalogy* 62:166–173.
- Giménez A.L. 2009. Primeros registros de *Histiotus macrotus* (Chiroptera: Vespertilionidae) en la provincia del Chubut, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 17(2): 375-380.
- Hickey M. B. C., Acharya L. & Pennington S. 1996. Resource partitioning by two species of vespertilionid bats (*Lasiurus cinereus* and *Lasiurus borealis*) feeding around street lights. *Journal of Mammalogy* 77:325–334..
- Hilt N., G. Brehm & K. Fiedler. 2007. Temporal dynamics of rich moth ensembles in the montane forest zone in southern Ecuador. *Biotropica* 39:94–104.
- Kunz T.H. & Whitaker J.O. Jr. 1983. An evaluation of fecal analysis for determining food habits of insectivorous bats. *Canadian Journal of Zoology* 61:1317-1321.
- Lacki M.J.; Amelon S.K. & Baker M.D. 2007a. Foraging ecology of bats in forests. In: *Bats in forests: conservation and management* (edited by Lacki M.J., Hayes J.P. & Kurta A.), pp. 83-127. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Lacki M.J.; Johnson J.S.; Dood L.E. & Baker M.D. 2007b. Prey consumption of insectivorous bats in coniferous forests of North-central Idaho. *Northwest Science* 81:199-205.
- McWilliams L.A. 2005. Variation in diet of the mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Journal of Mammalogy* 86:599-605.
- Meyer C.F.J.; Aguiar L.M.S.; Aguirre L.F.; Baumgarten J.; Clarke F.M.; et al. 2011. Accounting for detectability improves estimates of species richness in tropical bat surveys. *Journal of Applied Ecology* 48:777–787.
- Norberg U.M. & Rayner J.M. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera), wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transaction Of The Royal Society of London B* 316: 335-427.

- Núñez-Regueiro M.M. 2009. Utilización de recursos por parte de dos especies simpátricas de *Histiotus* (Chiroptera: Vespertilionidae): Un estudio sobre coexistencia. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta.
- Robinson M.F. & Stebbings R.E. 1993. Food of the serotine bat, *Eptesicus serotinus* - Is faecal analysis a valid qualitative and quantitative technique? *Journal of Zoology of London* 231: 239-248.
- Van Cakenberghe V.; Herrel A. & Aguirre L.F. 2002. Evolutionary relationships between cranial shape and diet in bats (Mammalian: Chiroptera). In: *Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology* (edited by Aerts P., Aouf K.D., Herrel A. & Van Damme R.), pp: 205-236. Shaker Publishing.
- Whitaker J.O. Jr.; McCracken G.F. & Siemers B.M. 2009. Food habits analysis of insectivorous bats. In: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (edited by Kunz T.H. & Parsons S.), pp: 567-592. The John Hopkins University Press. Baltimore, United States.
- William-Guillén K.; Perfecto I. & Vandermeer J. 2008. Bats limit insects in a Neotropical agroforestry system. *Science* 320:70.
- Willig M.R.; Camilo G.R. & Noble S.J. 1993. Dietary overlap in frugivorous and insectivorous bats from cerrado habitats of Brazil. *Journal of Mammalogy* 74:117-128.
- Zanon C.M.V. & dos Reis N.R. 2007. Bats (Mammalia, Chiroptera) in the Ponta Grossa region, Campos Gerais, Paraná, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 24:327-332.
- Zar J.H. 1999. *Biostatistical Análisis*, 4th edition. Prentice Hall, New Jersey, USA.