

INTERACCIÓN ENTRE MURCIÉLAGOS FRUGÍVOROS Y PLANTAS
EN LAS SELVAS SUBTROPICALES DE ARGENTINA

Mariano Sebastián Sánchez

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INSTITUTO MIGUEL LILLO,
UNIVERSIDAD NACIONAL DE TUCUMÁN

Trabajo de Tesis presentado para optar al grado de

Doctor en Ciencias Biológicas

Director Dr. Rubén Marcos Barquez

Año 2011

ÍNDICE

RESUMEN.	1
INTRODUCCIÓN.	4
MATERIALES Y MÉTODOS.	9
ÁREA DE ESTUDIO.	9
Provincia de las Yungas.	9
Sitios de estudio.	10
Provincia Paranaense.	12
Sitios de estudio.	13
MUESTREO.	15
Muestreo de murciélagos.	15
Tratamiento de los ejemplares.	16
Datos de dieta.	16
Ecomorfología de plantas.	18
ANÁLISIS DE DATOS.	19
Definición De Grupos Funcionales.	19
Análisis de Diversidad.	21
Estructura comunitaria.	21
Análisis morfológico de frutos.	23
Análisis de Componentes Principales (PCA).	23
Estructura trófica en frugívoros.	24
Meta-análisis y exploración de patrones de frugivoría en las selvas del Neotrópico.	24

Estructura de los grupos tróficos.26
Análisis de superposición de nichos.27
Análisis de agrupamiento.	29
Análisis de patrones espacio-temporales.30
Análisis de Correspondencia (CA).	30
Análisis de Ordenamiento Canónico Filogenético (CPO).31
RESULTADOS.	32
Composición específica.32
Análisis de diversidad.33
Estructura de los grupos funcionales.35
Variaciones latitudinales y estacionales en las capturas de frugívoros.37
FRUGIVORÍA.	38
Selva de las Yungas.	38
Selva Paranaense.41
ESTRUCTURA DE LAS INTERACIONES MURCIÉLAGOS-PLANTAS.	44
Análisis de amplitud y superposición de nicho.	44
Análisis de agrupamiento.45
Morfología de frutos.46
Meta-análisis, recopilación de datos y confección de las matrices.48
CA 1: Matriz total de dietas para las selvas del Neotrópico.	49

CA 2: Matriz trópico y subtropical.	51
CPO: Matriz Neotropical y de pertenencia filogenética.	52
DISCUSIÓN.	54
ENSAMBLES DE MURCIÉLAGOS EN EL SUBTRÓPICO DE ARGENTINA.	54
Estructuras comunitarias, patrones de diversidad específica, funcional, y grupos tróficos.	54
Patrones de diversidad, variaciones latitudinales y estacionales en las capturas de frugívoros.	56
Morfología de frutos y síndromes de dispersión.	61
Dieta de murciélagos frugívoros en el subtropical de Argentina.	65
Patrones de diversidad de frutos y frugívoros.	69
Tamaño corporal y uso del hábitat.	70
Meta-análisis y patrones de frugivoría emergentes en el Neotropical.	73
CONSIDERACIONES FINALES.	77
AGRADECIMIENTOS.	80
LITERATURA CITADA.	83
APÉNDICES.	104
TABLAS.	121
FIGURAS.	148

RESUMEN

Durante este trabajo se estudió el sistema de frugivoría de murciélagos en cinco sitios del subtrópico argentino; cuatro de ellos se ubicaron a lo largo del gradiente latitudinal de las Yungas y uno en la selva Paranaense. Se realizaron cinco visitas a los sitios de Yungas y cuatro al de Paranaense, cubriendo los periodos de estacionalidad climática húmedo y seco, y se pudo concretar un total de 22 muestreos. Además, se aportó información adicional de 22 sitios distribuidos a lo largo de la selva de las Yungas más uno de la Selva Paranaense. Se muestrearon las comunidades de murciélagos con 10 redes de nieblas durante cinco noches consecutivas. En la selva Paranaense se capturaron 1861 murciélagos de 11 especies (7 frugívoros) con un esfuerzo de 12825 mhr (metros de red operadas por hora) y en los sitios de Yungas se capturaron 1087 ejemplares de 26 especies (cinco frugívoros) con un esfuerzo de 35172 mhr, además se capturaron 989 ejemplares en las localidades adicionales. En total se registraron 32 especies de murciélagos de ocho gremios tróficos, incluyendo 10 especies frugívoras. Los géneros *Sturnira* y *Artibeus* fueron los frugívoros dominantes y aportaron >90% de las capturas. Se obtuvieron 1044 registros de dietas en las Yungas y 773 en la selva Paranaense para ocho especies de frugívoros. Se realizó una descripción detallada de los cambios de la riqueza y diversidad específica de cada comunidad, considerando la importancia de las especies frugívoras en los ensambles de murciélagos y los cambios en la diversidad funcional. Como resultado se encontró que en las Yungas la diversidad funcional cae un 50% a lo largo del gradiente latitudinal, en este contexto también se redujo la diversidad de frugívoros con cinco especies de tres géneros en el norte y dos especies de un género en el sur. *Sturnira liliium* y *S. erythromos* fueron las especies más abundantes en el sitio de Catamarca, y estas dos especies más *A. planirostris* fueron las dominantes en los sitios de Salta

y Jujuy. En la selva Paranaense, Iguazú presentó una riqueza específica de frugívoros similar a las Yungas, con la diferencia de que en Iguazú la composición taxonómica es más diversa al incluirse a *Carollia perspicillata* y *Vampyressa pusilla*. En este sitio las especies dominantes fueron *S. liliium*, *A. lituratus*, *A. fimbriatus* y *Carollia perspicillata* en menor medida. Se registraron 104 especies de plantas con frutos carnosos, en las cuales se midieron 10 variables que incluyen siete de frutos, uno de infrutescencias y dos de planta completa. Con los datos continuos se confeccionó una matriz morfológica sobre la cual se realizó un análisis de PCA (Análisis de Componentes Principales), que permitió definir aquellos caracteres de importancia para la selección por parte de murciélagos (e.g., relación pulpa-semilla, número de semillas, tamaño, entre otros).

Se comparó la estructura trófica y la selección de frutos de las comunidades de frugívoros a escala local, cada sitio, y regional, entre selvas, considerando aspectos como variaciones estacionales (húmeda vs. seca), amplitud y solapamiento del nicho trófico de los ensamblajes, en este último caso se utilizaron modelos nulos para poner a prueba la significancia estadística de los resultados. La descripción de la estructura trófica de los ensamblajes se realizó mediante un análisis de agrupamiento, basado en una matriz de similitud de Morisita.

Se estudió la estructura de las interacciones entre murciélagos y plantas mediante meta-análisis que integran la información de dieta para las selvas neotropicales y la información filogenética de frugívoros. Para esto se realizó una recodificación de los datos de dieta obtenidos en este estudio más datos bibliográficos, y se construyeron dos nuevas matrices (Neotropical y tropical-subtropical). Como resultado se confeccionó una matriz con 13000 registros de dieta para 39 especies de filostomidos frugívoros y 59 géneros de plantas. A partir de la

filogenia más reciente se construyó una matriz de pertenencia de grupos filogenéticos, que fue utilizada como matriz externa. Para los análisis se aplicaron métodos multivariados que incluyeron: a) Análisis de Correspondencia (CA), para describir la estructura en gradiente de la variación interespecífica de la dieta de frugívoros (matriz total de dieta, Neotrópico) y los cambios intraespecíficos en las dietas, como producto de los cambios en la diversidad de frutos (matriz trópico-subtrópico); b) Análisis de Ordenamiento Canónico Filogenético (CPO), mediante el cual se analizó la relación entre la estructura trófica descrita en la matriz principal de dieta (matriz Neotrópico) y la historia filogenética de los frugívoros (matriz externa de pertenencia a grupos filogenéticos). Para las dietas totales se encontraron dos gradientes continuos y ortogonales de consumo que permitieron definir tres grandes grupos de murciélagos especializados en distintos frutos. El análisis de la matriz subtrópico-trópico mostró una reducción en la amplitud del gradiente de dietas, donde unos pocos géneros de plantas son importantes para todos los gremios que llegan al subtrópico (Solanáceas y Piperáceas principalmente); además, en el subtrópico las tendencias en el consumo de frutos siempre se encuentran dentro del marco de plantas con síndrome de dispersión por murciélagos, sin importar la disponibilidad local de otros frutos, lo que demuestra que se mantuvieron fieles a frutos con su síndrome de dispersión. Se halló una relación directa entre la estructura trófica en frugívoros y sus relaciones filogenéticas, de esta forma se pudo explicar los patrones actuales de dietas por ancestralidad común, lo que evidencia una fuerte relación histórica en el establecimiento actual de las estructuras tróficas en los ensamblajes comunitarios de filostómidos.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones ecológicas entre vertebrados y plantas, en los sistemas de polinización y dispersión de semillas, se definen como mutualistas por la ganancia de nutrientes esenciales y energía (en forma de polen, néctar, pulpa y semillas) por parte de los dispersores, y por la ganancia en la movilidad de los granos de polen y de las unidades de dispersión por parte de las plantas. Los frugívoros, con su actividad, proporcionan varias posibles ventajas sobre el éxito reproductivo de las plantas (Howe y Smallwood, 1982; Howe, 1984; Murray, 1988). Factores como la conducta de alimentación (remoción, transporte y manejo de los frutos), escarificación de la semilla (Howe y Smallwood, 1982), materiales depositados con las heces, o condiciones específicas de éstas (Traveset et al., 2007), son de importancia para las plantas debido a que: disminuyen la mortalidad densodependiente de la descendencia (por competencia, patógenos o predación); generan movimiento direccionado de los propágulos hacia microhábitats favorables; ayudan en la germinación y establecimiento de estos últimos; o permiten el alcance y la colonización de nuevos hábitats, con bajo nivel de competencia, pero impredecibles en el espacio y en el tiempo (Kalko et al., 1996a; Mangione y Bozinovic, 2003; Dennis, 2007; Traveset et al., 2007). De esta forma, los frugívoros afectan los patrones espaciales de las plantas, la genética de sus poblaciones y la composición de los ensamblajes en las estructuras comunitarias (Loiselle y Blake, 1990, 1993; Gibson y Wheelwright, 1995; Carlos et al., 2003; Levin et al., 2003). Hay que tener en cuenta que la dispersión de polen y semillas es el resultado de la búsqueda de nutrientes por parte de los vertebrados mutualistas (Howe y Smallwood, 1982; Fleming, 1988). Por lo tanto, las plantas responden diferencialmente a los distintos servicios de dispersión y polinización mediante caracteres morfológicos, denominados en su conjunto síndromes, que atraen a los mutualistas y facilitan la polinización de sus

flores y la dispersión de sus propágulos (e.g., color, exposición, olor, oferta nutricional; van der Pijl, 1972; Howe, 1986; Wendeln et al., 2000) o repelen a dispersores ineficientes (e.g., mediante compuestos secundarios como alcaloides, fenoles y taninos; Cipollini y Levey, 1997a, b; Levey et al., 2007).

La estructura y función de los ecosistemas tropicales del mundo dependen extensivamente de estos sistemas de interacciones y de su complejidad (Leigh, 1999; Muscarella y Fleming, 2007). En los trópicos, entre el 50 y 90% de los árboles y arbustos producen frutos carnosos (Howe y Smallwood, 1982; Howe, 1986; Levey et al., 1994), y más del 80% de la biomasa de vertebrados depende de estas plantas para obtener sus requerimientos nutricionales (Terborgh, 1986). Aves y murciélagos son componentes importantes de estos ecosistemas; su diversidad está correlacionada tres a uno con la diversidad de plantas (Fleming, 2005). En sistemas subtropicales, como las selvas del norte de Argentina, murciélagos y aves son elementos dominantes en la sistemas de dispersión de semillas, seguidos en menor grado por mamíferos terrestres y arborícolas (e.g., Giannini, 1999a, b; Cáceres et al., 2009). En estos ambientes entre el 70% y 90% de los árboles producen frutos carnosos que dependen de estos vertebrados para dispersar sus semillas (datos calculados de Digilio y Legname, 1966; Dimitri, 1974; Srur et al., 2007).

En los bosques tropicales del Neotrópico los ensambles de murciélagos están dominados por miembros de la familia Phyllostomidae, los cuales aportan con más del 90% de las capturas y con casi el 50% de la riqueza total de especies en las muestras comunitarias (Kalko et al., 1996a; Simmons y Voss, 1998; Bernard, 2001; Kalko y Handley, 2001; Aguirre, 2002; Sampaio et al., 2003). Asimismo, Phyllostomidae es una de las familias de mamíferos con mayor diversidad de hábitos alimenticios (Freeman, 2000), jugando un importante rol funcional en la estructura comunitaria como dispersores de polen

y semillas (e.g., van der Pijl, 1972; Bonaccorso, 1979; Fleming, 1988; Kalko, 1997; Muscarella y Fleming, 2007; Fleming y Muchhala, 2008; Lobo et al., 2009), o como predadores de artrópodos y vertebrados (Humphrey et al., 1983; Giannini y Kalko, 2005; Kalka et al., 2008). Numerosas investigaciones han estudiado la estructura trófica de los ensamblajes y los mecanismos de coexistencia entre especies simpátricas de Phyllostomidae (Fleming, 1986; Palmeirim et al., 1989; Marinho Filho, 1991; Gorchov et al., 1995; Hernández-Conrique et al., 1997; Giannini, 1999a; Giannini y Kalko, 2004, 2005; López y Vaughan, 2007). Muchos de estos estudios se han concentrado en especies frugívoras, en particular en miembros de los dominantes géneros *Artibeus*, *Sturnira* y *Carollia*, y en su interacción mutualista con las plantas productoras de frutos carnosos. La coexistencia de estas especies simpátricas ha sido primariamente explicada en términos de especialización de las dietas en diferentes conjuntos taxonómicos específicos de plantas, con características particulares, que incluyen extensa fenología de fructificación y morfologías particulares de los frutos; estas hipótesis postulan una especialización de *Artibeus* en frutos de Moraceae *sensu lato* (*Ficus* y *Cecropia*), de *Carollia* en *Piper* (Piperaceae), y de *Sturnira* en *Solanum* (Solanaceae) y *Piper* (Fleming, 1986). Muchos estudios desarrollados a nivel local en las selvas del Neotrópico (e.g., Fleming, 1991; Marinho Filho, 1991; Hernández-Conrique et al., 1997; Giannini, 1999a) han proporcionado soportes a estos supuestos y remarcan la coadaptación existente entre los murciélagos y las características morfológicas de frutos que conforman el síndrome de dispersión por murciélagos o síndrome de quiropterocoria (e.g., Kalko y Condon, 1998). Las especies de frutos incluidas dentro de este síndrome se caracterizan por tener colores parduzcos (e.g., verde o amarillo), aroma rancio, tamaño mediano a grande, semillas de tamaño mediano a pequeño, extensos periodos de fenología y frutos posicionados por fuera de la copa

de los arboles (van der Pijl, 1972; Lobova et al., 2009). Estos atributos por lo general están asociados a las características sensoriales, a la morfología funcional y al comportamiento de los murciélagos que los dispersan (e.g., Lomáscolo et al., 2008; Lomáscolo y Schaefer, 2010). Hay que destacar que las hipótesis de síndromes de dispersión han sido cuestionadas en varias oportunidades (e.g., Herrera, 1987; Fischer and Chapman, 1993; Jordano, 1995)

Giannini y Kalko (2004) exploraron el poder predictivo de las hipótesis de selección de frutos por murciélagos en una diversa comunidad de Phyllostomidae en la Isla de Barro Colorado, Panamá, y concuerdan con los enunciados de Fleming (1986); además, extienden los postulados desde los géneros *Artibeus*, *Carollia* y *Sturnira* a las subfamilias y tribus, donde estos están incluidos (Stenodermatini, Carrollinae y Sturnirini, respectivamente). En sus análisis, estos autores correlacionan los patrones tróficos con la estructura filogenética de Phyllostomidae y plantean la hipótesis de un componente histórico en la determinación contemporánea de la estructura trófica de estos murciélagos. Esto implicaría que los distintos hábitos tróficos habrían sido adquiridos por los ancestros en el pasado, y que estos hábitos habrían permanecido en la descendencia que conforma los ensambles contemporáneos.

En Argentina la dieta de *Sturnira* ha sido explorada de forma local por Autino y Barquez (1994), Iudica (1995) y en un contexto un poco más amplio, por Giannini (1999a, b). En general estos autores concuerdan con la importancia de las Solanáceas y Piperáceas para estos frugívoros; además, Giannini (1999a, b) describió los cambios en la dieta de *Sturnira* y su relación con la dieta de las aves frugívoras en un gradiente altitudinal. Sin embargo, la relación entre los géneros *Sturnira*, *Artibeus* y *Carollia* en el subtrópico argentino permanece desconocida y requiere de una descripción detallada con información

cuantitativa comparable a distintas escala espacial (local y regional) y temporal. Estas consideraciones son importantes ya que las selvas subtropicales argentinas (Yungas al Noroeste y Paranaense al Noreste), donde coexisten estos frugívoros, presentan características fuertemente contrastantes como una estacionalidad climática marcada en Yungas vs. leve en Paranaense; diversidad local de plantas mediana a baja vs. alta; estructura comunitaria emplazada en montaña vs. llanura; además, en las Yungas hay un extenso gradiente de diversidad latitudinal, lo que genera un número de posibles escenarios donde estos frugívoros interactúan entre sí y con sus plantas. De esta manera los sistemas subtropicales de Argentina nos ofrecen una excelente oportunidad para examinar las hipótesis de especialización dietaria de filostomidos, desarrolladas en dos sitios muy diversos del tropicales (hipótesis de Fleming, 1986; Giannini y Kalko, 2004), en el contexto de una reducción de la diversidad de frutos y a lo largo de diferentes escalas geográficas. Esto se traduce en varios posibles escenarios, por la ausencia o la disminución en la diversidad y riqueza taxonómica de plantas, que pone a los frugívoros bajo presión selectiva; lo que podría o no resultar en un cambio en su selección dietaria con respecto a los sitios tropicales, y podría revelar aspectos importantes de la selección dietaria y de las relaciones tróficas interespecífica entre estos dispersores. Sumado a que la incorporación de nueva información proveniente del subtrópico completa un importante vacío de información existente en el marco teórico; lo que ofrece la oportunidad de explorar la fortaleza de estas hipótesis en una escala continental, así como también, nos da la oportunidad de explorar posibles hipótesis evolutivas que expliquen las estructuras tróficas contemporáneas de estos ensambles.

De este modo, en este trabajo se han planteado los siguientes objetivos:

1.- Determinar la importancia que tienen las distintas especies frugívoras en los ensambles comunitarios de murciélagos del subtrópico argentino.

2.- Determinar la estructura mutualista entre murciélagos y plantas en las Yungas (selva de montaña del Noroeste de Argentina) y en la región Paranaense (selva de llanura del Noreste de Argentina), mediante el análisis cuantitativo de sus dietas en diferentes escalas espaciales y en la estación húmeda y seca; de esta manera se pretende evaluar las hipótesis de selección de dieta a nivel local, regional y temporal.

3.- Determinar las características ecomorfológicas desplegadas en los frutos consumidos por murciélagos en Argentina y su ajuste al síndrome de quiropterocoria.

4.- Explorar los patrones de frugivoría emergentes en las selvas del Neotrópico a escala continental y discriminando selvas subtropicales y tropicales, mediante análisis que integren la información de dieta obtenida en este estudio y bibliográfica mas la información filogenética de filostómidos.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Las selvas subtropicales húmedas de Argentina ocupan dos áreas disyuntas entre los 22° y 29° de latitud sur, separadas entre sí por el gran bosque xerófilo chaqueño; hacia el Noroeste se encuentra la Provincia fitogeográfica de Las Yungas y hacia el Noreste la Provincia fitogeográfica Paranaense, ambas de dominio Amazónico (Cabrera, 1976; Cabrera y Willink, 1980; Brown et al., 2001).

Provincia de Las Yungas.--En Argentina, se emplaza sobre la ladera oriental de los Andes, Sierras Subandinas y Pampeanas; a

lo largo de un gradiente latitudinal, en sentido Norte-Sur, de 700 km de longitud que atraviesa las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán y Catamarca (Brown et al., 2001). Esta selva se desarrolla por efecto de las lluvias y neblinas de origen orográfico que provienen de la vertiente oriental (Hunzinger, 1995). Presenta un clima de tipo subtropical cálido y húmedo con temperaturas promedios anuales de 19°C que varían entre 17°C y 22°C (Minetti et al., 2005). Las precipitaciones se distribuyen de forma biestacional, con un promedio anual de 1000 mm y máximos de hasta 3000 mm (e.g., Meyer, 1963); el 85% de las precipitaciones se concentra en los meses cálidos de octubre a abril (estación húmeda de verano), y el 15% restante en los meses templados de mayo a septiembre (estación seca de invierno; Brown, 1995a; Minetti et al., 2005). Según criterios ecológicos (cambios en la biodiversidad) o biogeográficos (patrones de endemismos), en el gradiente latitudinal de las Yungas argentinas se puede reconocer un sector Norte, Centro y Sur o un sector Norte y Sur, respectivamente (Morales et al., 1995; Brown et al., 2001; Szumik et al., 2007; Sandoval et al., 2010a). Además, en las laderas de estas montañas se generan un gradiente ambiental que determina tres asociaciones vegetales de carácter fisonómico-florístico. Estas son denominados Distritos de las Selvas Pedemontanas o de Transición, Distrito de las Selvas Montanas, y Bosques Montanos (Cabrera, 1976; Brown, 1995b; Brown et al., 2001).

Sitios de estudio.--El presente estudio se desarrolló en cuatro localidades de Yungas, estudiadas de forma estacional, y ubicadas a lo largo de un gradiente latitudinal que incluye a tres provincias:

a) EL Durazno (CED), 8 Km al S de la Viña por ruta 38 vieja, 28.50°S 65.60°O, 760 m, Dpto. Santa Rosa, Catamarca.

b) Río de Las Conchas (SRLC), 3.9 Km al O de Metan, 25.47°S 65.01°O, 900 m, Dpto. Metan, Salta.

c) Laja Morada (JLMO), Las Capillas 15 Km N de Finca Las Capillas por ruta 20, 24.04°S 65.12°O, 1000 m, Dpto. Dr. Manuel Belgrano, Jujuy.

d) Los Matos (JLMA), Las Capillas 7 Km N de Finca Las Capillas por ruta 20, 24.01°S 65.01°O, 1200 m, Dpto. Dr. Manuel Belgrano, Jujuy. Esta es una localidad que se incorporó con el objetivo de asegurar la obtención de datos para el área de Las Capillas durante la estación húmeda, periodo durante el cual se dificultó el ingreso al sitio de Laja Morada.

Además se incluye información de 22 localidades más, lo que dan un mayor contexto regional al estudio (ver Figs. 1, 2; Apéndice 1).

Las cuatro localidades elegidas para el desarrollo de este estudio se encuentran ubicadas en el Distrito de las Selvas Montanas. Este Distrito se ubicado entre los 700 y 1500 m y se caracteriza por la presencia de especies siempre verdes que le dan su carácter perennifolio, además es una de los sectores con mayor biodiversidad de esta región (Brown, 1995b). En estos sitios, el dosel estuvo dominado principalmente por arboles de las familia Lauraceae y Mirtaceae como *Cinnamomum porphyria* (Laurel), *Blepharocalyx salicifolius* (Horco-molle) y *Myrcianthes pungens* (Mato); también son comunes *Cupania vernalis* (Ramo), *Pisonea ambigua* (Zapallo caspi), *Juglans australis* (Nogal), *Tipuana tipu* (Tipa), *Cedrela lilloi* (Cedro), *Terminalia triflora* (Lanza) y *Parapiptadenia excelsa* (Horco-cebil). El estrato arbóreo inferior está dominado por *Eugenia uniflora* (Arrayán), *Allophylus edulis* (Chalchal) y *Zanthoxylum coco* (Cochucho) entre otras. Las lianas, epifitas y enredaderas como los miembros de la familia Ulmaceae (*Celtis*), Passifloraceae (*Passiflora*), Cucurbitaceae (*Cucurbitella*) o Cactaceae (*Rhipsalis*, *Pfeiffera*) son comunes; el estrato arbustivo en el sotobosque está dominado por especies de las Familias Solanaceae (*Solanum*, *Vassobia* y *Cestrum*), Piperaceae (*Piper*), Rubiaceae (*Psychotria*) y

Urticaceae (*Urera*). Las principales diferencias florísticas entre estas localidades están relacionadas con los cambios en la importancia de algunas especie, desaparición de otras (cambios en la diversidad y riqueza específica) y con la aparición de especies típicas del Chaco Serrano (*sensu* Cabrera, 1976). Los sitios de Jujuy se caracterizan por la presencia de *Nectandra pichurin* (Lauraceae), dos especies de *Carica* (Caricaceae), *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae), *Cordia trichotoma* (Borraginaceae), *Coccoloba tiliacea* (Poligonaceae) y *Diatenopteryx sorbifolia* (Sapindaceae). El dosel es siempre verde y el sotobosque está dominado por una combinación de Piperáceas y Solanáceas; así mismo, Vasculares epifitas y lianas son importantes. Mientras que en la localidad de Salta disminuye la abundancia de algunas especies (e.g., Caricáceas y Piperáceas) y otras desaparecen (*Nectandra pichurin*, *Diatenopteryx sorbifolia* y *Chrysophyllum gonocarpum*); el sotobosque está dominado por renovales y las Solanáceas son comunes. En el sitio de Catamarca el paisaje se caracteriza por un mosaico entre Yungas y Chaco Serrano; el dosel es semidecídulo y está dominado por *Myrcianthes pungens*, *M. cisplatensis*, *Terminalia triflora*, *Parapiptadenia excelsa*, *Acacia visco*, *Celtis tala*, *Ruprechtia apétala*, *Chrysophyllum marginatum*. El sotobosque está dominado por especies de las familias Solanaceae, Achatocarpaceae, Ulmaceae, Ramnaceae y renovales de árboles. Las Piperáceas son raras y se limitan a unos pocos ejemplares distribuidos en los márgenes de los arroyos. Las lianas y epifitas decrecen en importancia y aparecen una especie de *Ephedra* junto con cactus de tipo columnares y cladoides.

Provincia Paranaense.--Esta región fue denominada tradicionalmente como "Provincia Paranaense" por Cabrera (1976), Cabrera y Willink (1980) y Brown et al., (2001). Dichos autores, en base a criterios florísticos, la vincularon con la Provincia Atlántica y de las Yungas, todas incluidas dentro del dominio

Amazónico. Posteriormente Di Bitetti et al. (2003); Placci y Di Bitetti (2005) la consideraron una ecorregión dentro de las 15 que constituyen el complejo del Bosque Atlántico. La selva Paranaense se extiende desde las Sierras do Mar en Brasil y el este de Paraguay hasta el norte de Argentina en la provincia de Misiones, donde se emplaza en las serranías de baja altura (Sierras de Misiones) ocupando casi toda la provincia y llegando hasta el sur y este de la provincia de Corrientes (Placci y Di Bitetti, 2005). La región presenta un clima del tipo subtropical cálido y húmedo con temperaturas promedio que varían entre los 16°C y 22°C; sin embargo las temperaturas pueden alcanzar máximos absolutos de 40°C y mínimas -6°C (ver Cabrera, 1976; Placci y Di Bitetti, 2005; Srur et al., 2007). El patrón de precipitaciones es complejo, lo que genera diferentes interpretaciones en relación a la estacionalidad de lluvias (e.g., ver Cabrera, 1976; Brown et al., 2001; Placci y Di Bitetti, 2005). En el área de estudio las precipitaciones se distribuyen de manera más o menos uniformes a lo largo del año, con una disminución de las precipitaciones en los meses de invierno, lo que genera una leve estación seca; el promedio anual es de 1900 mm y puede variar entre los 1400 y 2600 mm (datos del Servicio Meteorológico Nacional, Aeropuerto de Iguazú). Las asociaciones fitosociológicas de la selva Paranaense están determinadas por diferencias a escala regional o geográfica y por factores locales (e.g., estructura, pendiente y drenaje de los suelos), lo que en Misiones determina dos grandes Distritos: Los campos y malezales; y La selva Mixta con sus variantes (selva climax, marginales, capueras y asociación de Podostemáceas; Cabrera, 1976)

Sitios de estudio.--El presente trabajo se desarrolló en la provincia de Misiones en una localidad estudiada de forma estacional en el Parque Nacional Iguazú:

a) Parque Nacional Iguazú (PNI), 500 m del Barrio de Guardaparques, sobre sendero Catiguá, 25°40'S 54°27'O, 200 m, Dpto. Iguazú, Misiones. También se incluyó información de una localidad estudiada como parte de los muestreos exploratorios en esta área (Figs. 1, 2).

El Parque Nacional Iguazú es un área protegida de 58600 hectáreas de selva Paranaense en muy buen estado de conservación que presenta una gran variedad de microambientes y asociaciones vegetales. Se pueden diferenciar 12 tipos de vegetación distribuidos en seis unidades de paisaje (Srur et al., 2007) o tres grandes tipos de comunidades (Cabrera, 1976). El sitio denominado "Iguazú" se encuentra en un bosque maduro de selva alta mixta de Laurel, Aguái y Guatambú (Cabrera, 1976; Srur et al., 2007). En está, se pueden diferenciar al menos cinco estratos arbóreos: El superior, que puede llegar a los 30 m o más, está dominado por unas pocas especies emergentes como *Balfourodendron riedelianum* (Guatambú blanco), *Nectandra megapotamica* (Laurel negro), *Holocalyx balansae* (Alecrín) y *Ocotea puberula* (Guaica blanca); le sigue un segundo y tercer estrato, muy diverso y poco definido entre los 7 y 24 m, caracterizado por la dominancia de *Chrysophyllum gonocarpum* (Aguay), *Cabrlea canjerana* (Cancharana), *Cedrela fissilis* (Cedro), *Nectandra lanceolata* (Laurel amarillo), *Ocotea diospirifolia* (Laurel blanco), *Syagrus romanzoffianum* (Pindó) y *Lonchocarpus campestris* (Rabo itá); también son comunes *Jacaratia dodecaphylla* (Jacaratia), *Alchornea iricurana* (Mora blanca), *Cupania vernalis* (Yagua-ratay) y *Ficus luschnathiana* (Higuerón). El siguiente estrato, menos de 10 m, se encuentra dominado por *Sorocea bomplandii* (Ñandipá) y *Guarea kunthiana* (Carayá-bola), además son comunes *Cordia ecalyculata* (Colita), *Inga uraguensis* (Inga colorado), *Cupania vernalis*, y varios géneros de las Familias Mirtaceae (e.g., *Eugenia*, *Brittoa*, *Campomanesia*) y Meliaceae (*Trichilia*). El sotobosque está dominado por especies de las familias Moraceae (*Sorocea*

bomplandii), Piperaceae (*Piper*), Rubiaceae (*Faramea*, *Ixora*), Melastomataceae (*Miconia*, *Leandra*) y Sapindaceae (*Allophylus*). En esta selva algunas especies de bambú de los géneros *Chusquea*, *Guadua* y *Merostachys* (Bambusoideae, Poaceae) son muy comunes y forman densos parches. Según Srur et al. (2007) en esta área de selva Paranaense se pueden encontrar abundantes lianas y enredaderas de las familias Passifloraceae (*Passiflora*), Fabaceae (*Bauhinia*, *Acacia*), Amaranthaceae (*Chamissoa*), Apocynaceae, Asteraceae, Bignoniaceae (*Bignonia*, *Dolichandra*, *Fridericia*), Cucurbitaceae (*Cayaponia*, *Melothria*, etc.). En los árboles hay grandes epifitas que cuelgan y se extienden sobre los troncos como *Philodendron bipinnatifidum* (Araceae) o *Ficus spp.*; además, existe una gran diversidad de orquídeas y bromeliáceas.

MUESTREO

Muestreo de murciélagos.--Los sitios de Yungas se muestrearon dos veces durante la estación seca y tres durante la estación húmeda entre diciembre de 2005 y abril de 2007. En la localidad de selva Paranaense se realizó dos muestreo durante la estación cálida de verano y dos a finales del invierno entre el periodo de octubre 2006 y febrero 2008. Con fines comparativos se hizo coincidir los muestreos de estación cálida y húmeda (verano), y fría y seca (invierno) entre ambas selvas.

Las capturas se realizaron con 10 redes de niebla de 6, 9 y 12 metros de longitud; separadas 40-50 m entre sí y durante 5 noches consecutivas por sitio, cambiando las redes de lugar con frecuencia. Los muestreos se hicieron en coincidencia con periodos de luna nueva (noches oscuras) para disminuir los efectos de la fobia lunar (Morrison, 1978; Lang et al., 2006; Mello, 2006). Las redes se colocaron en diferentes ambientes (e.g., ambientes primarios y secundarios, corredores de vuelo,

bordes de arroyos y sobre el agua) y a diferentes alturas (a nivel del suelo o en el dosel); estas permanecieron activas desde el anochecer y durante 6 horas, cada red fue revisada cada 30 minutos. El esfuerzo de muestreo fu estimado siguiendo el método descrito por Medellín (1993), expresado como metros-horas/red. El periodo mínimo de muestreo en cada localidad se estableció de forma arbitraria en 1000 mhr. Se utilizó el número de individuos capturados cada 500 mhr como unidad estandarizada de comparación de las abundancias relativas.

Tratamiento de los ejemplares.--Para la identificación de las especies se siguió a Barquez et al. (1993) y Barquez et al. (1999); la sistemática sigue a Barquez (2006). Para la identificación de una especie de la familia Vespertilionidae se consulto a Simmons y Voss (1998). Cada ejemplar capturado fue colocado en bolsas individuales de tela y se los dejó por una hora para que defecaran; este período excede el tiempo de tránsito intestinal documentado para muchas especies (e.g., ver en Fleming, 1986; Laska, 1990). En cada individuo se registró la longitud del antebrazo y el peso corporal en gramos, que representan dos buenos estimadores del tamaño corporal (Fleming, 1991; Kalko et al., 1996b); la edad, el sexo y el estado reproductivo de cada ejemplar se determino siguiendo a Brunet-Rossini y Wilkinson (2009), y Racey (2009). Posteriormente cada ejemplar fue marcado con un corte de pelo en el dorso y liberado en el sitio de captura, con el fin de evitar sobreestimación en la tasa de capturas. Se colectaron al menos dos especímenes de referencia por especie, un macho y una hembra con la designación del catalogo de campo MS (Mariano Sánchez) y PIDBA (Programa de Investigaciones de Biodiversidad Argentina), los especímenes fueron depositados en la Colección Mamíferos Lillo, Universidad Nacional de Tucumán.

Datos de dieta.--Las muestras de dieta se tomaron durante la manipulación de los individuos y de las bolsas de telas, y se

almacenaron en sobres de papel identificadas con un número de catálogo, donde se registró la especie y estado reproductivo del ejemplar. En laboratorio, estas fueron deshidratadas y conservadas con gel de sílice, para preservarlas del ataque de hongos hasta su análisis posterior. Para la identificación específica de las semillas se analizó las muestras con lupa binocular y se realizó comparaciones con una colección de referencia de semillas. Esta se fue creando durante el desarrollo de este proyecto, con la identificación de las especies de plantas y la medición de las variables físicas de frutos, a demás se fue incorporando a la ya desarrollada por Giannini (1999b) lo que genero una muy buena base comparativa de referencia. Se tuvieron en cuenta caracteres de la semilla como color, tamaño, forma y estructura del pericarpo; además, se consideró el estado fenológico de frutos para cada muestreo y datos adicionales que permitieron su identificación (e.g., se registraron alteraciones morfológicas en semillas con ataques de insectos u otros patógenos). Para el análisis de cada muestra se siguieron los siguientes criterios: Se considero la presencia de una especie vegetal en la muestra como un registro o evento de alimentación, sin importar su número de semillas; si en una muestra aparecieron dos o más especies de semillas, se trató a cada una como registro de alimentación separado, debido a que se consideró que el individuo seleccionó y consumió, de forma independiente, cada una de las especies de frutos; en los casos en los cuales se detectaron semillas no incluidas en las heces (e.g., adheridas en los patagios y en el pelaje) se consideraron como registros de alimentación equivalentes y sufrieron el mismo tratamiento que las encontrados en las heces.

Esta técnica puede estar sesgada hacia las especies con semillas pequeñas dado que los murciélagos pueden evitar la ingesta de grandes semillas, lo que puede generar falta de representación de algunas especies (e.g., Mello et al., 2008). Sin embargo en las muestras se pudo identificar algunas

estructuras botánicas de relevancia (e.g., epidermis de los frutos, cálices), que junto al color, olor y estación del año, hicieron posible la identificación de la ingesta de especies de frutos de tamaño mediano a grande; esto incluye a *Celtis iguanaeus* (Celtidaceae), *Psidium guajava* (Myrtaceae) y *Chrysophyllum gonocarpum* (Sapotaceae). Estas muestras se consideraron equivalentes a las que contienen semillas y sufrieron el mismo tratamiento. Cuando no fue posible definir la procedencia de pulpa y otros restos vegetales, las muestras de dieta fueron descartadas. Con esta información se confeccionó una matriz de especies de frugívoros por plantas que sirvió como base para realizar los análisis de superposición de nicho, modelos nulos, contrastes estacionales y meta-análisis.

Ecomorfología de plantas.--Se realizó una búsqueda exhaustiva de plantas con frutos carnosos en las localidades muestreadas. El esfuerzo se distribuyó en distintos micro hábitats; sin embargo, se puso especial atención en ambientes secundarios y ribereños, por poseer numerosas especies de plantas importantes para los frugívoros (Bonaccorso, 1979). Para cada especie se midió 10 variables que incluye a caracteres de frutos, infrutescencia, plantas completa y de carácter ambiental (una descripción detallada de las variables se ofrece en el Apéndice 2). A partir de las variables morfológicas en frutos, se derivaron dos índices descriptivos; los cuales fueron utilizados en los análisis morfológicos (ver análisis de datos). Los nombres botánicos siguen a Zuloaga y Morrone (1999) y para la identificación sistemático de las especies en la selva Paranaense se consultó a Dimitri et al. (1974), López et al. (1987), Ortega Torres et al. (1989), Lorenzi (1998); además se consulto el herbario del Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales, Parque Nacional Iguazú y del Instituto de Botánica Darwinion. Para las especies arbóreas de las Yungas se consulto a Digilio y Legname (1966), Legname (1982). En Piperáceas se consulto a una combinación de autores (Yuncker,

1955; Digilio y Legname, 1966; Legname, 1982; Tebbs, 1989, 1990, 1993), en Passifloraceae se siguió a Deginani (2001), en Solanáceas se siguió los enfoques de Morton (1976) y Cabrera (1983), en Moráceas a Berg et al. (1984) y a Pereira Carauta (1989).

ANÁLISIS DE DATOS

Definición de grupos funcionales.--Una forma de clasificar a las especies de murciélagos en grupos funcionales es mediante el tipo de alimento que conforma sus dietas, lo que permite diferenciar a grupos de nectarívoros, frugívoros, insectívoros, animalívoros, sanguívoros, piscívoros, omnívoros o hematófagos (e.g., Fleming, 1972; Simmons y Voss, 1998; Patterson et al., 2003). Con el objetivo de incluir otros aspectos ecológicos se han generado subdivisiones de estas categorías que intentan integrar el modo de forrajeo, hábitat de forrajeo, tipo de ecolocalización y aspectos morfológicos relacionados con la locomoción, captura y procesamiento del alimento (e.g., Bonaccorso, 1979; Freeman, 1984; Norberg y Rayner, 1987; Kalko et al., 1996b; Schnitzler y Kalko, 1998; Kalko y Handley, 2001); lo que coincide más con el concepto de gremio trófico dado por Root (1667). En este trabajo se realizó una caracterización de los grupos tróficos de murciélagos en base a la combinación de información obtenida a campo y de trabajos previos que proponen clasificaciones o aportan información ecológica de estas especies. Para definir cada gremio se siguió una combinación de las clasificación propuesta por Bonaccorso (1979), Kalko et al., (1996b), y Schnitzler y Kalko (1998); las cuales se basan en: a) habitat de forrajeo, b) forma de forrajeo, c) elemento predominante de la dieta. La primera categoría tiene en cuenta la cercanía y cantidad de obstáculos que tienen que superar los individuos durante su actividad, es decir, considera las características acústicas del medio ambiente donde los

murciélagos ecolocalizan y se subdivide en tres tipos de forrajeadores (de hábitat sin obstáculos, con moderado o alto contenido de obstáculos). La segunda categoría se refiere a la forma en que adquieren el alimento (capturándolo en el aire, tomándolo de alguna superficie sólida, o de la superficie del agua). La tercera categoría se refiere a los ítemes dietarios que consumen y conforman el elemento predominante de la dieta (e.g., insectos, polen, néctar, frutos, sangre, etc.). En base a la combinación de estas tres categorías se definieron 11 gremios tróficos que sirvieron para la caracterización de los grupos funcionales. Las posibles combinaciones son:

a) Forrajeadores de espacios cerrados con obstáculos muy cercanos (*highly cluttered space*).

b) recogen el alimento de la superficie (*gleaning*).

c)

Frugívoros de sotobosque (1).

Frugívoros de dosel (2).

Carnívoros (3).

Hematófagos (4).

Nectarívoros (5).

Insectívoros (6).

b') capturan el alimento en el aire (*Aerial*).

c)

Insectívoros (7).

a') Forrajeadores de espacios abiertos con obstáculos de fondo (*Background-cluttered space*).

b') capturan el alimento en el aire.

c)

Insectívoros (8).

b'') recogen el alimento pescando en la superficie del agua (*trawling*).

c)

Insectívoros (9).

Piscívoros (10).

a'') Forrajeadores de espacios abiertos sin obstáculos (*Uncluttered space*).

b') capturan el alimento en el aire.

c)

Insectívoros (11).

Análisis De Diversidad

Estructura comunitaria.--Para caracterizar las comunidades de murciélagos se calcularon una serie de índices y parámetros tradicionalmente usados como descriptores comunitarios.

Se realizó también un análisis de la diversidad de gremios tróficos en cada localidad, considerando a cada gremio como unidad muestral y al número de las especies de estos gremios como variable de respuesta. Además, el análisis con índices de diversidad se complementó con tres tipos de herramientas gráficas para facilitar la interpretación de los índices y la visualización de la estructura comunitaria.

Índice de Simpson:

$$D = \sum P_i^2$$

donde P_i es la proporción de la especie i dividido entre el número total de individuos de la muestra.

Este índice da mayor peso a las especies más abundantes, y poca importancia a las especies raras, por lo que es denominado índice de dominancia.

Índice de Shannon-Wiener (H'):

$$H' = \sum P_i \log_e P_i$$

donde P_i es la abundancia relativa de la especie i con respecto al número total de individuos de la muestra (n_i/N). Este es uno de los índices más ampliamente usados en ecología y tiene la ventaja de no verse afectado por especies dominantes. Sin embargo es sensible a los cambios de riqueza específica (S), y por ende, al tamaño muestral. Este puede tomar valores que van desde 0 (hay una especie en la muestra) hasta el $\log_e S$ (todas las especies están representadas por el mismo número de individuos).

Equitatividad: Es una medida de la distribución de los individuos en las especies que componen la muestra, o la relación entre la diversidad encontrada H' y la máxima diversidad posible, se calcula como:

$$J' = \frac{H'}{\ln(S)}$$

donde H' es la diversidad calculada con el índice de Shannon y $\ln(S)$ es la máxima diversidad posible, es decir cuando todas las especies de la muestra ocurren con igual abundancia.

Riqueza específica: Se calculó mediante el índice de Margalef:

$$d = \frac{(S - 1)}{\log(N)}$$

donde S es el número de especies en la muestra y N es el número total de individuos de la muestra.

Grafico de abundancias relativas: calculado para cada especie de murciélago como el número de individuos capturados cada 500 mhr (metros x (horas/red)).

Curvas de acumulación de especies: calculadas con el método de rarefacción a partir del número de individuos totales para cada ensamble. Este método calcula el número de especies esperada para cada comunidad (Moreno, 2001; Gotelli y Colwell, 2001) y permite comparar el número de especies entre comunidades cuando los tamaños muestrales no son iguales. La construcción de estas curvas se basa en un re-muestreo de Monte Carlo donde el conjunto de datos se mezcla de forma azarosa y se toman nuevas muestras re-escaladas. Las curvas de rarefacción dependen de la distribución espacial de los individuos, como también del tamaño y ubicación de la muestra (Gotelli y Colwell, 2001).

Gráficos de rangos de abundancia: Las curvas de rango-abundancia se calcularon como el $\text{Log}_{10} P_i = \text{Log}_{10} (n_i/N)$, donde P_i es la proporción de la especie i en el total de la muestra, n_i es número de individuos de la especie i y N es el número total de individuos de la muestra. En este gráfico se tuvo en cuenta la pendiente de cada curva, así como también el número y orden de las especies (nodos) que la conforman.

Análisis Morfológico De Frutos

Análisis de Componentes Principales (PCA).--PCA es un método que permite la reducción de la dimensional de los datos multivariados usando la estructura de correlación entre las variables. El número de variables original se traduce en nuevas variables teóricas (denominadas ejes o componentes) que se definen ortogonales (con correlación cero) y explican de la

mejor manera posible las relaciones entre los objetos de estudio. Estos ejes son combinaciones lineales de las variables originales, están orientados en la dirección de la mayor variación de los datos y son definidas por un número denominado autovalor, que es una medida de varianza interpretable como bondad de ajuste del componente a los datos originales. Además de este autovalor, el análisis entrega las magnitudes de un autovector por cada eje, que indica la correlación de cada variable con la dirección de variación del eje correspondiente. El análisis tiene tantos ejes como variables originales, cada uno listado en orden decreciente por la magnitud de su autovalor. Por último, la ortogonalidad permite calcular la variación explicada por cada eje de forma acumulativa. Proyectando la matriz original en la matriz de autovectores se obtienen coordenadas que permiten generar diagrama de ordenamiento. En ellos se grafican los objetos de estudio en base a su posición en cada eje. A partir de este diagrama se analizan las relaciones entre objetos aproximando la distancia euclidiana (línea recta) entre ellos. Detalles sobre este método se encuentran en Crisci y López Armengol (1983), ter Braak (1995), Rohlf (2000), ter Braak y Šmilauer (2002), Lepš y Šmilauer (2003).

Se utilizó PCA para analizar la morfología de frutos incluyendo como objetos a todas las especies y morfotipos de frutos carnosos encontrados en los sitios de estudio. Como las variables se encuentran medidas en magnitudes diferentes (índices, peso, frecuencia), para el cálculo de las matrices de autovalores y autovectores se utilizó una matriz de correlación.

Estructura trófica en frugívoros

Meta-análisis y exploración de patrones de frugivoría en las selvas del Neotrópico.--En este análisis se realizó una

recopilación de toda la información cuantitativa de dieta de murciélagos frugívoros neotropicales disponible en la literatura más la obtenida en este estudio, con el objetivo de integrar la vasta información existente en un meta-análisis para explorar las hipótesis de selección de dieta propuestas para filostómidos por Fleming (1986), y Giannini y Kalko (2004), y su relación con la historia evolutiva de este grupo de frugívoros. Debido a que los datos provienen de diferentes estudios, no son directamente comparables. Se estableció una base comparativa a partir de una nueva escala ordinal de medida de composición de la dieta. Esta aproximación se utiliza en los estudios de macroecología (ver Brown, 1999), los cuales incorporan información de una amplia escala geográfica y temporal, al costo de reducir el nivel de detalle (e.g., Giannini y Kalko, 2005; Entling et al., 2007). Así, el estudio de los componentes de una comunidad nos da la oportunidad de explorar y/o detectar patrones generales que emergen de sistemas ecológicos complejos (Brown, 1999).

Para la búsqueda bibliográfica se utilizó la información disponible en la enorme base de datos para filostómidos del *New York Botanical Garden* (NYBG, proyecto *Bat-plant Interactions in the Neotropics*) y en Lobova et al., (2009). En este análisis sólo se consideraron aquellos trabajos de tipo comunitario en los que se utilizaron metodologías similares a las de este estudio para la toma de datos de dieta (e.g., utilización de redes de niebla para las capturas de murciélagos). En la construcción de la matriz de dieta se consideró como ítemes dietarios al polen, insectos, vertebrados y a cada género de planta con fruto carnoso. Esto permitió la construcción de una matriz de datos combinados incluyendo un mayor número de frugívoros y géneros de frutos. Además, esta aproximación permite explorar las preferencias tróficas de frugívoros por distintos géneros de frutos, núcleo de los postulados de selección dietaria. Se estableció una escala ordinal de 0-4 categorías aditivas, donde se asignó valor 0 a aquellos ítemes

ausentes en los datos de todos los estudios seleccionados para una especie de murciélago; 1, para aquellos que estuvieron presentes en una proporción igual o menor al 10% del total de la dieta; 2, para aquellos ítemes que presentaron valores mayores al 10% y hasta el 25% de la dieta; 3, para aquellos que presentaron valores mayores al 25% y hasta el 50%; 4, para aquellos ítemes que conformaron más del 50% de la dieta. Siguiendo este criterio, se recodificó la información de dieta en cada una de las fuentes de información (estudios) y se realizó el consenso total por especie de frugívoro y por ítem dietario. Para el consenso y la resolución de los conflictos en la matriz se siguieron los siguientes criterios: para ítemes con varios códigos posibles, se eligió el máximo valor predominante, por ejemplo para las combinaciones (4, 3, 3, 2, 1) o (4, 4, 3, 1) se eligió los códigos 3 y 4 respectivamente. En los casos donde los ítemes presentaron sólo tres códigos con tres valores diferentes, se eligió el de valor intermedio. En los casos donde se tuvo sólo dos valores (e.g., 3 y 2), se eligió el valor proveniente del estudio con mayor número de muestras. La única restricción impuesta en el consenso de datos es la imposibilidad de que dos o más ítems tengan valor 4 (>50%) para una especie de frugívoro; en este caso, se asignó el código 3 a cada uno de los ítems. Siguiendo estos criterios se confeccionaron dos matrices denominadas Trópico y Trópico-subtrópico. La primera integra todos los datos y la segunda separa los datos de selvas tropicales de los de selvas subtropicales. Estas matrices se analizaron con un Análisis de Correspondencia (CA; ver abajo). La lista completa de las fuentes bibliográficas y de los porcentajes de cada ítem para cada especie por trabajo se ofrece en el Apéndice 5.

Estructura de los grupos tróficos.--Para la descripción de la interacción entre frugívoros y plantas se aplicó una serie de análisis con índices de superposición de nicho y métodos multivariados que permitieron evaluar las estructuras tróficas a

escala local y regional. Además se aplicó un método multivariado para determinar la relación entre la estructura de estas interacciones y la historia evolutiva de los frugívoros.

1. Análisis de superposición de nichos: Varias medidas o índices de superposición de nicho han sido propuestos. En general, todos se encuentran afectados por el tamaño de la muestra, por la heterogeneidad de los recursos, o por problemas de asimetría entre las especies (Ricklefs y Lau, 1980; Krebs, 1999; Gotelli y Graves, 1996). El índice original de Morisita y el de Morisita modificado por Horn están entre los que mejor responden a estos problemas (Krebs, 1999; Rholf, 2000). Por lo tanto, en este estudio se utilizó el índice de similitud de Morisita modificado por Horn, para medir el grado de superposición del nicho trófico en las especies frugívoras. Este índice puede tomar valores desde 0 (no existe ningún nivel de superposición) y 1 (ambas especies consumen los mismos recursos con la misma intensidad), según la fórmula:

$$C = \frac{2 \sum x_{ij} x_{ik}}{(\sum x_{ij}^2 / N_j^2 + \sum x_{ik}^2 / N_k^2) N_j N_k}$$

donde C es el índice de Morisita de superposición de nicho entre la especie j y k; x_{ij} es la proporción de un recurso i en el total de los recursos usados por la especie j; x_{ik} es la proporción del recurso i en el total de recursos usados por la especie k; N_j y N_k son los números de individuos de cada especie considerados en la muestra. Para calcular la superposición de dieta entre las especies de murciélagos frugívoros, este índice fue aplicado a nivel de especie de plantas y a nivel de familia. Ambas matrices fueron utilizadas para la construcción de un dendrograma (ver abajo) con el objetivo de explorar posibles estructuras jerárquicas en las relaciones tróficas de estos frugívoros.

También se calculó la superposición en el nicho trófico usando el índice de Pianka (Pianka, 1973; Krebs, 1999). Este es similar al índice desarrollado por MacArthur y Levins (1967), con la única diferencia que ha sido normalizado y es simétrico. El rango de este índice se aproxima a 0 para especies que no comparten recursos y se aproxima a 1 para especies que tiene idénticos patrones en el uso de los recursos. Se calcula como:

$$O_{12} = O_{21} = \frac{\sum_{i=1}^n P_{2i}P_{1i}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (P_{2i}^2) (P_{1i}^2)}}$$

donde P_{1i} es la proporción del recurso i en el total de los recursos usados por la especie 1 y P_{2i} es la proporción del recurso i en el total de los recursos usados por la especie 2. La significancia estadística para este índice fue calculada utilizando un modelo nulo, con el algoritmo de aleatorización R3, como lo propone Lawlor (1980) y Gotelli y Entsminger (2006). Este procedimiento retiene la utilización de los recursos observada, es decir, retiene la amplitud de nicho de cada especie, pero aleatoriza su posición en la matriz; además, se modifica los estados cero en la matriz (Gotelli y Entsminger, 2006). Se generaron 1000 réplicas; se comparó la superposición observada con la distribución de las superposiciones calculadas por simulación, con la expectativa nula de ausencia de superposición de nicho donde el valor observado sea menor que la mayoría (e.g., 95% para un alfa equivalente al 5%) de los valores de superposición generados por el azar. Para estos análisis se utilizó el programa EcoSim versión 7.72 (Gotelli y Entsminger, 2006).

Otra forma de medir el grado de especialización de los frugívoros es a través de la amplitud de su nicho trófico, donde la identidad taxonómica de los recursos puede ser definida como diferentes estados de recursos (Krebs, 1999). De esta forma se puede mapear la distribución de los individuos entre los estados

de recursos y obtener el valor de la amplitud del nicho para cada una de ellas. Para calcular la amplitud de nicho en murciélagos frugívoros se utilizó el índice de Levins estandarizado (Krebs, 1999):

$$BA = \frac{(B - 1)}{(n - 1)}$$

donde BA es el índice de Levins estandarizado por el número de ítemes n , $B = 1/\sum p_i^2$ que es el índice de Levins no estandarizado, y p_i es la proporción de individuos que utilizan el estado de recurso (i) o la fracción de este ítem en el total de la dieta ($\sum p_i = 1$). Este índice puede tomar valores desde 0, cuando todos los frugívoros consumen sólo un tipo de recurso (mínima amplitud de nicho, máxima especialización en los recursos), hasta 1, cuando todos los frugívoros consumen todos los recursos de forma indistinta (máxima amplitud de nicho, carácter generalista en la utilización de los recursos).

2. Análisis de agrupamiento: Para describir las posibles estructuras jerárquicas en las relaciones tróficas, se aplicó un análisis de agrupamiento, que permite realizar dendrogramas jerárquicos de los integrantes del grupo trófico, lo cual tiene mayor ajuste a la idea de estructura jerárquica de grupos funcionales y gremios alimenticios. Para la construcción del dendrograma se utilizó la matriz de Morisita como matriz de entrada y se aplicó el método de construcción de pares de grupos no ponderados (*unweighted pair-group*), usando el algoritmo de promedios aritméticos (UPGMA) donde la disimilitud entre grupos es el promedio de disimilitud entre todos los posibles pares formados por un miembro de cada grupo (Crisci, 1983; van Tongeren, 1995). Estudios anteriores han utilizado este método para describir la estructura trófica en comunidades de Perú, Panamá y Argentina (Gorchov et al., 1995; Giannini, 1999a; Giannini y Kalko, 2004). Para evaluar el ajuste de los dendrogramas a la matriz de similitud (el grado de distorsión de

éstos) se aplicó un test de permutación de datos o test de Mantel, con 9999 permutaciones irrestrictas del estadístico Z. Para el análisis se utilizó el programa NTSYS-pc (Rohlf, 2000).

3. Análisis de patrones espacio-temporales: Para evaluar las relaciones temporales y espaciales en el consumo de frutos se aplicó la prueba de chi cuadrado (χ^2) con un grado de libertad. A cada χ^2 se le aplicó la corrección por continuidad de Yates para evitar errores de tipo I por sobreestimación (Zar, 1996). Se utilizó esta prueba para explorar diferencias en el consumo de los principales tipos de frutos entre pares de especies pertenecientes a los mismos gremios tróficos; por ejemplo, se compararon las dietas de *Artibeus lituratus* vs. *A. fimbriatus* ó *Sturnira lilium* vs. *S. erythromos*. Además, se consideraron los ítemes más importantes en la dieta general y en la dieta por localidad. Esta prueba también fue utilizada para ver cambios en la importancia de los ítemes en cada frugívoro a lo largo de su distribución geográfica y en la escala temporal. Para las comparaciones regionales entre Selva de las Yungas y Paranaense se consideraron a las localidades de Laja Morada más Los Matos = Las Capillas, y se utilizaron los datos publicados por Giannini (1999b) para las Sierras de San Javier, Tucumán.

4. Análisis de Correspondencia (CA): Este es un método multivariado de ordenamiento utilizado en los casos donde las especies responden de forma unimodal a un gradiente ambiental (e.g., gradiente de temperatura o humedad) o cuando los datos de conteo, expresados como frecuencias, contienen muchos ceros (e.g., censos de vegetación, ter Braak, 1995). El algoritmo de este análisis determina los óptimos de curvas unimodales a lo largo de un gradiente y calcula la similitud entre objetos, filas y columnas, en base a distancias chi cuadrado (ter Braak, 1995). CA produce un ordenamiento y una representación gráfica simultánea de las columnas (especies de frugívoros) y las filas o variables (ítemes de las dietas), lo que permite la

interpretación de ambos en el espacio multivariado (Greenacre y Vrba, 1984). Además este método permite detectar gradientes de utilización de recursos (e.g., de dieta), así como también encontrar grupos particulares o gremios (de frugívoros en este caso). CA se aplicó a la matriz de Neotrópico y a la matriz trópico-subtrópico. Para los análisis se utilizó CANOCO 4.5 (ter Braak y Šmilauer, 2002) con las opciones de escalado simétrico de ambos gráficos (*plots* de frugívoros y plantas) y un pesado diferencial de las especies raras (*downweighting of rare species*). El ajuste de cada murciélago y género de fruto a los ejes se dedujo gráficamente a partir del diámetro de círculos proporcionales al ajuste de cada especie e ítem al plano de los ejes escogidos (e.g., CA I y II). Por último se exploraron curvas de respuesta específica de los frugívoros a los ejes I y II. Para el ajuste de las curvas a los ejes se utilizó la función *Loess smoother*. Por detalles sobre estos métodos ver ter Braak (1986, 1995); Lepš y Šmilauer (2003).

5. Análisis de Ordenamiento Canónico Filogenético (CPO):

Este es un método de comparación filogenético, derivado de los modelos lineales de regresión y/o ordenamiento canónico (Giannini, 2003), que estima los efectos históricos de una matriz externa de dicotomías binarias X (la cual está formada a partir de un árbol filogenético que contiene todos los grupos monofileticos x_j disponibles entre t taxones) sobre una matriz principal Y , que contiene datos medidos sobre los t taxa en cuestión (e.g., matriz de datos ecomorfológicos, etológicos o ecológicos). En este análisis se selecciona un subconjunto de x_j , del total presente en el árbol, que individualmente explican los patrones de Y . La selección de las variables significativas se realiza de forma manual o paso a paso (ter Braak y Šmilauer, 2002) y se genera un modelo final; éste tiene la capacidad de explicar la mayor variación posible de Y con el menor número de variables x_j , con lo que evita incluir aquellas variables colineales (e.g., grupos que se diferencian por uno o pocos

taxones con valores similares; Giannini, 2003). Cada uno de estos grupos (x_j) fue puesto a prueba mediante 9999 permutaciones irrestrictas de Montecarlo con un $P \leq 0.01$, y se probó la significancia estadística con el test F . Se aplicó CPO a la matriz total de dietas para el Neotrópico. La matriz externa 'X' se construyó a partir de la filogenia de Phyllostomidae elaborada por Dávalos et al., (en prensa). Una descripción detallada sobre la aplicación de este método y la construcción de la matrices filogenéticas se encuentra disponible en Giannini (2003).

RESULTADOS

Composición específica.--En el Parque Nacional Iguazú se capturaron 1861 ejemplares de 11 especies de murciélagos de dos familias con un esfuerzo de 12825 mhr (Tabla 1). Esto representa el 87% de los Phyllostomidae y 64% del total de especies de murciélagos mencionadas para el área por Barquez et al. (1999). Las especies frugívoras fueron las más abundantes representando el 99.6% de las capturas, el restante 0.4% estuvo conformada por especies carnívora, insectívora y hematófaga. *Sturnira lilium* fue la especie más abundante (1258 individuos) conformando el 67.6% de las capturas, le siguió *Artibeus lituratus* (418), *A. fimbriatus* (141), *Carollia perspicillata* (17), *Pygoderma bilabiatum* (15), *Vampyressa pusilla* (4), *Chrotopterus auritus* (4), *Vampyressa sp.* (1), *Desmodus rotundus* (1); también se capturó un ejemplar de *Lasiurus blossevillii* y de *Myotis riparius*. Las abundancias estandarizadas por esfuerzo de muestreo de cada especie se presentan en la Figura 3.

En las cuatro localidades de Yungas se capturaron 1087 ejemplares de 26 especies, ocho pertenecen a la familia Phyllostomidae, 11 a la familia Vespertilionidae y siete a la familia Molossidae, con un esfuerzo de muestreo de 35172 mhr

(Tabla 1). Esto representa el 66.7% de las especies de quirópteros de la región y el 85.7% de las especies de filostómidos fitófagos citadas para las Yungas por Barquez (1999), y Barquez y Díaz (2001). Los frugívoros fueron los dominantes en todo los sitios (Figs. 4, 5) y representaron el 81.5% de las capturas totales. El resto de las capturas estuvieron compuestas por murciélagos carnívoros, insectívoros, hematófagos y nectarívoros. Nuevamente, *Sturnira* con el 70.4% de las capturas, fue el género dominante (*S. liliium* con 449 ejemplares, *S. erythromos* con 302, y *S. oporaphilum* con 14). En orden de importancia le siguió *Artibeus planirostris* (119 ejemplares) *Desmodus rotundus* (58), *Chrotopterus auritus* (4), *Anoura caudifer* (2) y *Pygoderma bilabiatum* (1). También se capturaron miembros de la familia Vespertilionidae y Molossidae que incluyen a: *Tadarida brasiliensis* (57), *Eptesicus furinalis* (28), *Lasiurus blossevillii* (16), *Eptesicus diminutus* (11), *Myotis albescens* (5), *Histiotus laephotis* (4), *Myotis dinellii* (3), *Cynomops planirostris* (2), *Eumops glaucinus* (2), *Promops nasutus* (2), *Dasypterus ega* (1), *Eptesicus chiriquinus* (1), *Eumops bonariensis* (1), *Lasiurus cinereus* (1), *Myotis keaysi* (1), *M. riparius* (1), *Molossops temminckii* (1) y *Nyctinomops macrotis* (1). Como parte de los resultados de este estudio se incluyó una nueva especie (*E. chiriquinus*) para la fauna Argentina, mediante la captura de un ejemplar en la localidad de Los Matos, Jujuy (Barquez et al., 2009). La lista detallada de especie por localidad se presenta en la Tabla 2.

Análisis de diversidad.--Los valores de los índices descriptores comunitarios se presentan en las Tabla 3. Su interpretación es acompañada con los gráficos de rangos de abundancia, lo que facilita la visualización de la estructura comunitaria al expresar de forma sencilla aspectos como el orden de importancia de cada especie, la dominancia, riqueza y equidad. Los gráficos de rango abundancia se presentan en la Fig. 6. El índice de Shannon-Wiener mostró valores medios a

bajos ($H' > 1.77$) con respecto a los reportados en otros estudios: 2.88 en Espíritu, Bolivia (Aguirre, 2002); 2.85 en La Selva, Costa Rica (Laval y Fitch, 1977); 2.82 en La Candon y 2.5 en Los Tuxtlas, Méjico (Medellín, 1993; Estrada y Coates-Estrada, 2002). Esta diferencia se debe a la baja riqueza específica que exhibieron los sitios de Argentina, máximo 19 especies, en relación a otros sitios tropicales donde se registraron más de 70 especies (e.g., Simmons y Voss, 1998; Sampaio et al., 2003). En Argentina los mayores valores de índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') se registraron en Laja Morada y El Durazno (Tabla 3), como consecuencia de la mayor riqueza específica, lo que coincide con los valores expresados en el índice de Margalef (d). La mayor riqueza de estos sitios también se visualiza en las curvas y es el resultado de numerosas especies raras en la muestra, lo que queda expresado en la longitud de las colas (Fig. 6). La gran dominancia de *Sturnira lilium* en el sitio de selva Paranaense determinó el valor más alto del índice de Simpson (D) y el valor más bajo de equidad (J'). Además, esta especie frugívora dominó las curvas en las localidades de Río de Las Conchas y Laja Morada, y fue la segunda más importante, luego de *S. erythromos*, en las localidades de El Durazno y Los Matos; donde aportaron en conjunto el 68.6% y el 79.9% de las capturas. Las partes medias de las curvas de rango-abundancia estuvieron dominadas por *Tadarida brasiliensis* en El Durazno, *Artibeus planirostris* en Río de Las Conchas y Los Matos, *S. erythromos* + *Desmodus rotundus* en Laja Morada, *A. fimbriatus* en Iguazú (Fig. 6). En el NOA (Yungas), las colas de las curvas estuvieron conformadas en su mayoría por especies insectívoras de las familias Vespertilionidae y Molossidae, y en el NEA (Paranaense, Iguazú) por especies de las familias Phyllostomidae y Vespertilionidae.

Según el análisis de rarefacción, en muestreos con redes de niebla y con muestras de 100 ejemplares se esperaría registrar el 50% del total de especies capturadas en los sitios de Yungas

y el 42% en Iguazú, y con muestras de 230 individuos se esperaría incorporar entre el 95% y el 100% de las especies en los sitios de Yungas y el 55% en Iguazú. Con muestras de 230 individuos se puede observar que los mayores valores de diversidad están en las comunidades de Laja Morada y El Durazno (ver Fig. 7), y el menor en Iguazú, probablemente a causa de la extrema dominancia de *Sturnira lilium* en esta última (tres veces más común que *Artibeus lituratus*, la segunda especie más importante en esta comunidad). Además, con 230 individuos, Río de Las Conchas parece haber alcanzado la asíntota mientras que Los Matos tiene altas probabilidades de incrementar el número de especies si se incrementa el tamaño de la muestra, de hecho es en este sitio donde se capturó el ejemplar de *Eptesicus chiriquinus*.

Los frugívoros constituyeron una fracción importante en la composición específica de las cinco comunidades (entre el 14% y el 60% de las especies) y aportaron en gran medida a las capturas (entre el 67% y el 99.6% de los individuos en cada localidad), lo que representa un aporte sustancial a la composición y estructura de los ensambles de murciélagos en las comunidades. Se observó una mayor riqueza de especies frugívoras en Laja Morada y Los Matos (norte de las Yungas), donde las especies dominantes fueron *S. lilium*, *S. erythromos* y *A. planirostris*, y una menor riqueza en El Durazno (sur de las Yungas); donde sólo ocurrieron dos especies del género *Sturnira* en proporciones similares. De los cinco sitios estudiados, Iguazú es el que presentó el mayor valor de riqueza específica y taxonómica de frugívoros, en este sitio se encontraron representantes de cada uno de los grandes grupos de frugívoros presentes en los ensambles tropicales que incluye a especies representantes de los Carrollinae, Sturnirini y Stenodermatini.

Estructura de los grupos funcionales.--En las 31 especies capturadas durante este estudio se reconocieron 8 de los 11

gremios tróficos definidos a partir de las clasificaciones de Bonaccorso (1979), Kalko et al., (1996b), Schnitzler y Kalko (1998). La composición específica de cada gremio trófico por localidad se presenta en la Tabla 2.

En Laja Morada los ensamblajes de murciélagos estuvieron conformados por 19 especies distribuidas en ocho grupos funcionales que incluyen a murciélagos carnívoros (1 especie), nectarívoros (1), hematófagos (1), frugívoros de sotobosque (4) y de dosel (1) y tres tipos de insectívoros (11 especies en total). En Los Matos se registraron 10 especies distribuidas en siete gremios tróficos que incluyen a murciélagos carnívoros (1 especie), nectarívoros (1), hematófagos (1), frugívoros de sotobosque (3) y dosel (1), y dos tipos de insectívoros (3). En la localidad de Río de Las Conchas se capturaron siete especies pertenecientes a cuatro gremios tróficos que incluyen a murciélagos frugívoros de sotobosque (3 especies) y dosel (1), y a dos tipos de insectívoros (3). Por su parte, en la Localidad de El Durazno se capturaron 14 especies de murciélagos distribuidas en cuatro grupos funcionales, en este caso sólo se registró a frugívoros de sotobosque (2 especies), hematófagos (1), insectívoros de áreas abiertas (5) y de ambientes con obstáculos de fondo (6). Por último en Iguazú se capturó 11 especies de murciélagos distribuidas en seis gremios tróficos, en este sitio la comunidad estuvo constituida por frugívoros de sotobosque (3 especies) y de dosel (3), carnívoros (1), hematófagos (1) y dos tipos de insectívoros (2).

En todos los sitios los ensamblajes de murciélagos tienen como denominador común alguna especie que pertenece al gremio de los frugívoros de sotobosque (e.g., *S. liliun*, *S. erythromos*, *P. bilabiatum* o *C. perspicillata*), hematófagos (*D. rotundus*), insectívoros de aéreas abiertas (e.g., *Lasiurus blossevillii*, *Tadarida brasiliensis*, etc.) o cerradas (e.g., *Eptesicus furinalis*, *E. diminutus*, *Histiotus laephotis*, etc.). Las

localidades del norte presentaron ensambles comunitarios más complejos y se caracterizaron por tener especies frugívoras de dosel (del género *Artibeus* principalmente), carnívoras (*Chrotopterus auritus*) y nectarívoras (*Anoura caudifer*); además, en algunos de estos sitios se registraron especies muy particulares de insectívoros como *Myotis albescens*, Vespertilionidae, el cual captura sus presas en la superficie del agua "Trawling" (Fenton y Bogdanowicz, 2002), o *Molossops temminckii*, Molossidae, el cual caza sus presas en ambientes con niveles moderados de obstáculos al estilo de muchos vespertiliónidos (Guillén-Servent y Ibáñez, 2007). La mayor diversidad funcional de las localidades del norte queda evidenciada en los valores más altos del índice de Shannon y de equidad para Los Matos, Laja Morada e Iguazú respectivamente (Tabla 3). Además, en las Yungas, el número de gremios tróficos cayó en un 50% a lo largo del gradiente latitudinal, con 8 o 7 en el Norte y 4 en el Sur, mientras que la riqueza específica se vio menos afectada por este gradiente (Tabla 3).

Variaciones latitudinales y estacionales en las capturas de frugívoros.--La tasa de captura más alta se registró en la localidad de selva Paranaense, quintuplicando a las Yungas, principalmente por la alta abundancia de *S. liliium* y *A. lituratus* (Tabla 1; Fig. 6). Mientras que en las Yungas, las mayores tasas de captura se registraron en Río de Las Conchas y en Laja Morada (Tabla 1), donde *S. liliium* también fue la especie dominante. En esta selva, *Artibeus planirostris* es el segundo o tercer frugívoro más importante en las localidades de Jujuy y está ausente en la localidad del extremo sur (El Durazno). En términos de abundancia relativa y considerando las capturas totales *S. liliium* fue dominante en los sitios de mediana a baja altitud mientras que *S. erythromos* fue dominante en los sitios de mayor altitud (Figs. 8); el límite altitudinal en la dominancia de estas dos especies se encuentra afectado por la latitud y varía entre los 700 y 800 m para las localidades

muestreadas por arriba de los 26°, y los 1100 y 1200m para las localidades por debajo de los 26° (Fig. 8). Las localidades situadas en estos límites altitudinales (El Durazno en el Sur y Los Matos en el Norte) mostraron alternancia temporal en la dominancia entre estas dos especies de frugívoros (Figs. 9, 10).

Las tasas de capturas presentaron marcadas variaciones temporales, en especial en las Yungas, donde hay una fuerte diferencia estacional en la disponibilidad de frutos (ver Fig. 2 en Giannini 1999b). Allí, las tres especies más comunes de frugívoros presentaron un mínimo de capturas durante el segundo muestreo de estación seca (Agosto-Septiembre) en las localidades de El Durazno, Los Matos y Laja Morada; mientras que los picos de abundancia se registraron durante la estación húmeda o a principio de la estación seca (Figs. 9, 10, 11). La localidad de Río de Las Conchas mostró un único y gran pico de capturas para todas las especies en el primer muestreo de estación seca (Junio-Julio) y una caída abrupta en el resto de los muestreos, evidenciando un comportamiento posiblemente asociado a factores de tipo local por parte de los frugívoros como el pico de fructificación de *Solanum symmetricum*, una planta muy común en esta localidad. A diferencia de las Yungas, la localidad de selva Paranaense mostró una alta tasa en las capturas de *S. liliium* durante la estación seca y una leve disminución durante la estación húmeda, esto fue consistente entre años (Fig. 12). En las especies de *Artibeus* no se observó ningún patrón muy evidente, sin embargo, al igual que *S. liliium* mostraron un incremento en su abundancia durante el segundo período de muestreo (Fig. 12).

FRUGIVORÍA

Selva de las Yungas.--En total se obtuvieron 1044 registros de dieta de cuatro especies de murciélagos. Detalles sobre la

composición específica en la dieta de cada especie se ofrecen en la Tabla 4. *Sturnira lilium* fue la más importante con 676 registros, seguida por *S. erythromos* con 253, *Artibeus planirostris* con 106 registros y *S. oporaphilum* con 9 registros. En estas selvas los murciélagos frugívoros consumieron frutos de 28 especies de plantas pertenecientes a 9 familias (Tabla 4). *Sturnira lilium* consumió 23 especies (esto incluye a cinco *Solanum* sp. y una especie no identificada), mientras que *S. erythromos* incluyó sólo 17, *S. oporaphilum* incluyó cuatro y *A. planirostris* 12 especies. Solanaceae y Piperaceae conforman, en conjunto, entre un 50% y un 100% de la dieta total para todas las especies (Tabla 4). *Sturnira lilium*, *S. erythromos* y *A. planirostris* consumieron más *Solanum* que *Piper*, mientras que *S. oporaphilum* consumió estos dos géneros en proporciones similares; por su parte, *A. planirostris* consumió una gran proporción de *Celtis*, Ulmaceae, más otras especies de frutos (Fig. 13). Las especies de plantas individualmente importantes son pocas y las mismas en casi todos los casos: *Piper tucumanum* y *Solanum riparium* son importantes para todos los frugívoros, aportando más del 10% y hasta el 55% de los registros. *Solanum symmetricum* es importante para las tres especies de *Sturnira* (>18%); *Solanum abutiloides* es individualmente importante para *Sturnira oporaphilum* (11%) y *Celtis iguanaeus* lo es para *S. erythromos* y *A. planirostris* (>10%). A nivel local, y en concordancia con el patrón de dietas regional, *Solanum* y *Piper* son los géneros más consumidos por las especies frugívoras (Tabla 5); sin embargo, hay otros frutos que adquieren importancia local o estacional como: *Randia micracantha* para *S. erythromos* en El Durazno con el 12% de los registros totales y el 35% de los registros de la estación seca; *Urera caracasana* para *A. planirostris* y *S. erythromos* en Laja Morada y Los Matos con el 10% y 20% de los registros en la interfaz estación húmeda-seca; *C. iguanaeus* fue particularmente importante en Laja Morada donde representa el 70% de la dieta para *A. planirostris*,

el 24% para *S. liliium* y el 36% para *S. erythromos*; en contraposición, este fruto representa el 32%, 3% y 10% de la dieta total, respectivamente (Tablas 4, 5).

Sturnira liliium consumió proporcionalmente más *Piper* y menos *Solanum* que *S. erythromos*, comparando los registros totales de dietas ($\chi^2 = 9.48$, *d.f.* = 1, *p* = 0.002). Sin embargo, si se consideran los registros a nivel local las dos especies consumieron estos géneros en proporciones similares (El Durazno: $\chi^2 = 0.11$, *d.f.* = 1, *p* = 0.74; Los Matos: $\chi^2 = 0.44$, *d.f.* = 1, *p* = 0.74; Laja Morada: $\chi^2 = 0.02$, *d.f.* = 1, *p* = 0.89; Río de Las Conchas no fue puesto a prueba por falta de datos para *S. erythromos*). Esto probablemente es el resultado de las diferencias entre sitios ligados a cambios en la disponibilidad de los recursos y a los cambios en las abundancias de estos frugívoros. Por ejemplo, en los sitios de Jujuy *S. liliium* es 1.6 veces más común que *S. erythromos*, hay dos o más especies de *Piper* (Legname, 1982) que pueden alcanzar densidades poblacionales de hasta 970 individuos / ha (en Laja Morada y Los Matos; datos estimados en base a transectas de 100 m²); mientras que en el sitio de Salta y Catamarca *Piper* estuvo representado por una o dos especie; que en El Durazno, Catamarca, se limita a unos pocos ejemplares distribuidos en las quebradas más húmedas. Estas diferencias en la disponibilidad de *Piper* generan una caída en su consumo desde los sitios de Jujuy (Norte) a los sitios de Salta y Catamarca (Sur), con un concomitante incremento en el consumo de *Solanum* de Norte a Sur; siguiendo este patrón, también disminuye el consumo de otros recursos en sentido norte-sur probablemente a causa de la disminución en la disponibilidad de éstos (Figs. 14b, d). De esta forma, a nivel local, los dos frugívoros consumen las mismas especies de frutos en proporciones similares, y las diferencias totales pueden resultar de diferencias regionales en las abundancias de los frugívoros y de sus plantas preferidas. *Artibeus planirostris* mostró la misma tendencia, con una disminución del 50% en el

consumo de *Piper* y otros recurso, y un incremento en el consumo de *Solanum* en sentido norte-sur (Fig. 15). El mismo patrón es descrito por Giannini (1999a, b; Figs. 14) para el gradiente altitudinal de las Yungas en Tucumán, donde las diferencias en las dietas totales de *Sturnira* es una consecuencia de la mayor abundancia de *S. erythromos* y la ausencia de *S. lilium* en la parte alta del gradiente; donde el género *Solanum* es dominante y *Piper* está ausente.

En *Sturnira lilium* no se observaron diferencias significativas respecto al consumo de frutos de *Piper* y *Solanum* durante la estación seca y húmeda (Laja Morada: $\chi^2 = 0.03$, *d.f.* = 1, *p* = 0.86; Los Matos: $\chi^2 = 0.55$, *d.f.* = 1, *p* = 0.46; la ausencia de *Piper* durante la estación seca en El Durazno y Río de Las conchas no permitió evaluar preferencias estacionales en estas localidades). Sin embargo, *S. erythromos* mostró diferencias y consumió proporcionalmente más *Piper* y menos *Solanum* durante la estación seca en Los Matos ($\chi^2 = 5.49$, *d.f.* = 1, *p* = 0.02; las demás localidades no fueron puestas a prueba por falta de datos). La preferencia estacional de *A. planirostris* no pudo ponerse a prueba por falta de datos, sin embargo, esta especie consumió una gran proporción de *Celtis iguanaeus* durante la estación seca, >70% de los registros de dieta, mientras que *Piper* y *Solanum* fueron los géneros más consumidos en estación húmeda.

Selva Paranaense.--En esta selva se obtuvieron 773 registros de dieta para cinco especies de murciélagos (Tabla 6). *Sturnira lilium* fue la especie que más aportó a la muestra con 581 registro, seguida por *Artibeus lituratus* con 124, *A. fimbriatus* con 43, *Carollia perspicillata* con 19, *Vampyressa pusilla* con 4 y *Platyrrhinus lineatus* con 2 muestras. Las muestras de *P. lineatus* fueron tomadas del suelo en un refugio nocturno, en los alrededores de la ciudad de El Dorado, Misiones, por lo que no se incluyeron en los análisis. En Iguazú, los frugívoros

consumieron un subconjunto específico de frutos carnosos de 17 especies que incluyen a 8 familias (Tabla 6). Las familias más consumidas fueron Piperaceae (35.4% de los registros totales), Moraceae (21.2%), Solanaceae (21.1%) y Cecropiaceae (16.8%); las restantes familias conformaron en conjunto menos del 5% de las dietas.

Sturnira lilium consumió 17 especies de frutos carnosos (incluidas dos especies no identificadas de *Solanum*, una de *Piper*, una de *Ficus* y un género no identificado), *Artibeus lituratus* y *A. fimbriatus* incluyeron ocho y seis especies respectivamente, *C. perspicillata* seis y *V. pusilla* dos especies de frutos. Solanaceae y Piperaceae son ítemes predominantes en la dieta de *Sturnira* (70% de la dieta, Tabla 6); mientras que Piperaceae compone el 94% de la dieta de *C. perspicillata*. Por su parte Moraceae y Cecropiaceae componen el 90% y 96% de la dieta de *A. fimbriatus* y *A. lituratus* respectivamente, y Moraceae (*Ficus*) el 100% a la dieta de *V. pusilla*. Las plantas individualmente importantes son pocas y comunes para muchos frugívoros: *Ficus luschnathiana* y *Cecropia pachystachya* son importantes para *A. lituratus* y *A. fimbriatus*; *F. luschnathiana* es particularmente importante para *V. pusilla* (75% de los registros); *Piper aduncum*, *P. amalago* y *P. hispidum* son importantes en la dieta de *C. perspicillata*; mientras que *P. aduncum*, *P. amalago*, *Solanum granulosum-leprosum* y *Maclura tinctoria* contribuyen individualmente con >10% a la dieta de *S. lilium* (Tabla 6); por último la muestra de *P. lineatus* estuvo compuesta por 50% de semillas de *C. pachystachya* y 50% de *S. granulosum-leprosum*.

Sturnira lilium consumió proporcionalmente más *Piper* y menos *Solanum* durante la estación seca que durante la húmeda ($\chi^2 = 6.33$, *d.f.* = 1, *p* = 0.012), mientras que *A. lituratus* y *A. fimbriatus* consumieron proporcionalmente más *Cecropia* y menos *Ficus* en la estación lluviosa que durante la estación seca ($\chi^2 =$

75.4, *d.f.* = 1, $p \ll 0.05$ y $\chi^2 = 55.5$, *d.f.* = 1, $p \ll 0.05$; respectivamente). Las muestras pequeñas de *Piper* y *Ficus*, y la ausencia de registros de *Solanum* durante la estación seca no permitieron explorar diferencias estacionales en las dietas de *C. perspicillata* y *V. pusilla*. Además las especies individuales de plantas también presentaron diferencias en el consumo estacional de los frugívoros, como es el caso de *Maclura tinctoria*, *Ficus citrifolia* y *Psidium guajava* (exclusivos de la estación húmeda) o *Chrysophyllum gonocarpum* y *Passiflora amethystina* (exclusivos de estación seca, Tabla 7). Asimismo, *C. pachystachya*, *Piper amalago*, *P. hispidum* y *Solanum granulosum-leprosum* están dentro de las especies más comunes de estación húmeda, mientras que *Piper aduncum*, *F. luschnathiana* y *Ficus sp.* fueron más frecuentes durante la estación seca (Tabla 7).

Por último, *S. liliium* consumió proporcionalmente más *Piper* y menos *Solanum* en Iguazú que en las localidades de Yungas (Las Capillas: $\chi^2 = 22.9$, *d.f.* = 1, $p \ll 0.05$; Río de Las Conchas: $\chi^2 = 79.5$, *d.f.* = 1, $p \ll 0.05$; Sierra de San Javier: $\chi^2 = 12.5$, *d.f.* = 1, $p \ll 0.05$; El Durazno: $\chi^2 = 53$, *d.f.* = 1, $p \ll 0.05$). Esto aparentemente también refleja diferencias en la disponibilidad de recursos entre sitios e indica que, dentro de sus plantas preferidas, *S. liliium* consume sus frutos según las tendencias regionales en la oferta de estos, lo que genera cambios latitudinales y altitudinales en la importancia de estos ítemes en su dieta (Fig. 17). Por ejemplo, en Iguazú, fue mayor la importancia de *Piper* y otros frutos, y al parecer está relacionada con el incremento en la riqueza y densidad de Piperaceae y otras familias. En este sitio hay cuatro especies comunes y una rara de *Piper*, mientras que en el NOA una o dos especies son realmente comunes. Además, la densidad de *Piper* fue de aproximadamente 2700 individuos por hectárea en el sotobosque de Iguazú; mientras que en NOA se registró un máximo de 970 individuos por hectárea en Las Capillas (Laja morada + Los Matos). En contraposición, los frutos de *Solanum* fueron más

importantes en las selvas de montaña del NOA. Durante éste estudio se registró 11 especies de *Solanum* en Las Capillas, cuatro en Río de Las Conchas, 9 en San Javier (Giannini, 1999a), tres en El Durazno y tres en Iguazú, que representaron el 50%, 94%, 65%, 91% y 27% de las muestras por sitio, respectivamente.

ESTRUCTURA DE LAS INTERACCIONES MURCIÉLAGOS-PLANTAS

Análisis de amplitud y superposición de nicho.--El análisis de amplitud de nicho (índice de Levins [BA]) correspondiente al ensamble de Iguazú, muestra que *S. liliun* es la especie con mayor amplitud trófica (BA = 0.33) seguida por *C. perspicillata* (BA = 0.15), *A. fimbriatus*, *A. lituratus* y *V. pusilla* en orden de importancia (BA < 0.10, ver Tabla 8). En los ensambles de Yungas, los valores más altos del índice de Levins se registran en las especies de *S. liliun* y *S. erythromos*, excepto en Río de Las Conchas donde *A. planirostris* es la especie con el valor más altos de amplitud (Tabla 8).

En Iguazú, el valor de superposición de nicho fue mayor al esperado por el azar en el modelo nulo (observado O_{jk} = 0.34, esperado O_{jk} = 0.20, $P = 0.049$). Sin embargo, los pares de especies difieren ampliamente en cuanto a los valores del índice de Pianka (Tabla 9). Por un lado el valor de superposición de nicho fue mayor entre las especies de *Artibeus* ($O = 0.97$), y bajo entre las especies de *Artibeus* y *C. perspicillata* ($O = 0.01$). Mientras que el valor de superposición de nicho entre *S. liliun* y las especies de *Artibeus* se acerca mucho al valor esperado por el azar, y fue claramente mayor entre ésta especie y *C. perspicillata* (Tabla 9). Los ensambles de frugívoros en Las Yungas también mostraron valores de superposición significativamente mayores a lo esperado por el azar (El Durazno: observado O_{jk} = 0.95, esperado O_{jk} = 0.42, $P \ll 0.05$; Río de Las Conchas: observado O_{jk} = 0.51, esperado O_{jk} = 0.24, $P \ll$

0.05; Los Matos: observado $O_{jk}= 0.61$, esperado $O_{jk}= 0.23$, $P \ll 0.05$; Laja Morada: observado $O_{jk}= 0.59$, esperado $O_{jk}= 0.31$, $P \ll 0.05$). En esta selva los valores de O siempre fueron mayores a lo esperado por el azar entre las especies de *Sturnira* y fue menor a lo esperado por el azar entre *A. planirostris* y las especies de *Sturnira* en las localidades de Río de Las Conchas y Laja Morada (Tabla 10). Esta selva presentó un promedio general alto de superposición (0.64, DS: 0.20) con respecto al promedio de la selva Paranaense (0.34, DS: 0.38), lo que indica un uso compartido mayor de los recursos entre las especies de frugívoros.

Análisis de agrupamiento.--El dendrograma de análisis de agrupamiento basado en la matriz de especies de plantas (distancia de Morisita modificada por Horn) discrimina las comunidades del NOA vs. NEA, lo que constituye la principal dicotomía; además, en el NOA las especies de murciélagos se intercalan entre sitios, en especial entre las especies de *Sturnira* (Fig. 18), como es de esperar por el consumo compartido de varias especies de plantas. En cada comunidad (Paranaense y Yungas) y dentro de cada dicotomía los grupos de murciélagos preservan una aproximada afinidad taxonómica (e.g., reproduciendo la afiliación por tribus); como en Iguazú, donde los Stenodermatini (*Artibeus* más *Vampyressa*) se agrupan en base al consumo de *Ficus* más *Cecropia* o en las Yungas donde las especies de *Sturnira* se agrupan diferenciándose de *A. planirostris*. La distorsión del dendrograma con respecto a la matriz de similitud es pequeña según la prueba de permutación de Mantel ($p = 0.0001$; $r = 0.97$; $t = 6.85$; 9999 permutaciones). El análisis basado en géneros de plantas (Fig. 19) describe dos principales dicotomías: 1) murciélagos que consumen principalmente frutos de *Piper* y *Solanum* (*Sturnira* y *Carollia*), con el adicional de *A. planirostris*; y 2) murciélagos que consumen frutos de *Ficus* y *Cecropia* (*A. lituratus*, *A. fimbriatus* y *V. pusilla*). La segunda mayor dicotomía refleja las tendencias

o el grado de importancia en el consumo de *Piper* (>43% de la dieta; *C. perspicillata* + las poblaciones de *S. liliium* en Iguazú y *S. oporaphilum*) y/o de *Solanum* (>40% de la dieta; las poblaciones de *Sturnira* de Las Yungas + *A. planirostris*), en este último caso y al igual que en el análisis anterior, las especies más comunes de *Sturnira* se intercalan entre si y se diferencian de *A. planirostris*. La distorsión del dendrograma, según la prueba de Mantel, es pequeña ($p = 0.0001$; $r = 0.94$; $t = 5.55$; 9999 permutaciones).

Morfología de frutos.--Durante los muestreos se midieron 10 variables morfológicas y ecológicas en 104 especies de plantas. Además se incluyeron algunas especies encontradas fructificando en ambas selvas, con lo que se generó una matriz con 110 OTUs. Las cinco variables cuantitativas medidas en frutos se utilizaron en el análisis de PCA (el Log_{10} de: peso, número de semillas, forma, relación pulpa-semilla y peso de una semilla). Como resultado del análisis se recuperaron los dos primeros ejes con $\lambda_i \geq 1.5$, los cuales explican más del 76% de la variabilidad morfológica. El eje I es de tipo bipolar con valores altos de autovectores negativos y positivos (Tabla 11), por lo que se puede interpretar que representa un índice de forma en un sentido morfométrico. En este eje las variables relación pulpa-semilla y el número de semillas, crecen hacia el sector positivo, y peso de la semilla (= tamaño de la semilla) crece hacia el sector negativo. Esto constituye el principal gradiente morfológico, donde el extremo positivo está representado por especies de frutos con muchas semillas muy pequeñas (e.g., *Cecropia*, *Piper*, *Nicandra* y algunas especies de *Solanum*) y alta relación pulpa-semilla (e.g., las especies de *Piper*, *Rhipsalis*, *Hamelia*, *Urera*, *Maclura* en el extremo positivo), y el extremo negativo está representado por especies con pocas semilla (una o dos) de gran tamaño y con baja relación pulpa-semilla (e.g., *Euterpe*, *Guarea*, *Syagrus*, *Cinnamomum*, *Ocotea*, *Nectandra* y *Prunus* en el extremo negativo). El eje II es de tipo unipolar, con los

mayores valores de coeficientes con signo negativo (Tabla 11), las variables importantes en este componente son la forma, y el peso del fruto. Esta última es la más importante y muestra un sutil gradiente desde frutos muy pequeños, menores a 0.01 g (e.g., *Urera*, *Lantana*, *Myrcianthes*) hasta frutos grandes, mayores a 4 g (e.g., las especies de *Carica*, *Jacaratia*, *Rollinia*, *Cecropia*, *Passiflora*, *Cyphomandra*, *Pouteria*, algunas especies de *Piper* y *Solanum*).

Las especies consumidas por murciélagos (Fig. 20, Tabla 12) se distribuyeron a lo largo de la porción positiva del eje I y estuvieron representadas principalmente por bayas subsféricas (e.g., *Solanum*, *Muntingia*), siconos (*Ficus*), espádices (*Piper* y *Cecropia*), aquenios embebidos en periantos y pedicelos carnosos (*Urera*), y drupas (*Celtis*). En todos estos frutos se pudo percibió una sutil especie-específico fragancia cuando estuvieron maduros. Estas diásporas fueron unicoloreadas de color verde, amarillo o naranja; sin embargo, algunas presentaron patrones bicoloreados como ser verde con puntos blancos (*F. luschnathiana*), verde a gris-plomizo con puntos marrones (*C. pachystachya*), verde con barras blancas (*S. tenuispinum*). Otras desplegaron dos variantes de un color (e.g., verde o marrón en *F. citrifolia*, verde o azul-purpureo en *P. amethystina*). *Solanum aligerum* y *Muntingia calabura* presentaron un color inusual para frutos de murciélagos (violeta oscuro y rojo brillante, respectivamente; Fleming et al., 1985; Lobova et al., 2009). En general los frutos fueron de tamaños medianos a pequeños (<5 g), con la excepción de *C. pachystachya* y *Psidium guajaba* (43 g y 16 g, respectivamente), y presentaron un amplio rango en el número de semillas, que va desde una en *Celtis* a 4300 en *Cecropia*. No obstante, la mayoría de las especies presentaron un gran número de semillas con promedio interespecífico de 459 semillas por fruto. Estos frutos presentaron semillas muy pequeñas (< 3 mg), excepto por *C. iguanaeus*, *Chrysophyllum gonocarpum* y *Randia micracantha* (340

mg, 162.2 mg, y 21.4 mg, respectivamente). La relación pulpa-semilla por lo general fue mayor a 4, excepto en *C. pachystachya* (2.2). *Maclura tinctoria* y *Urera caracasana* presentaron valores inusualmente altos de relación pulpa-semilla (53 y 37, respectivamente). Los frutos consumidos por murciélagos tienden a estar expuestos por fuera del follaje ya sea de forma erecta, terminal o pendular; como infrutescencias simples o compuestas. Las formas de crecimiento incluyen a lianas y enredaderas (*C. iguanaeus*, *Passiflora amethystina* y *P. umbilicata*), árboles (dos especies de *Ficus*, *Chrysophyllum gonocarpum* y *Maclura tinctoria*), y muchos arbustos o árboles de mediano a pequeño tamaño (<10 m de altura, Tabla 12). La mayoría de estos arbustos y/o árboles se encuentran en ambientes secundarios o de sotobosque y algunas especies son casi exclusivas de ambientes ribereños o riparios (*S. abutiloides* y *M. calabura*).

Meta-análisis, recopilación de datos y confección de las matrices.--Para este análisis se selecciono 17 trabajos (incluido el presente estudio) que integran información de 13000 registros de dieta para ocho de los mayores biomas del Neotrópico. La matriz desarrollada para los meta-análisis incluyen 40 especies de Phyllostomidae de los géneros *Artibeus* (11 especies), *Carollia* (5), *Sturnira* (5), *Vampyressa* (2), *Chiroderma* (2), *Glossophaga* (2), *Phyllostomus* (2), *Platyrrhinus* (2), *Rhinophylla* (1), *Uroderma* (1), *Vampyrodes* (1), *Vampyriscus* (1), *Centurio* (1), *Monophyllus* (1), *Phyllops* (1), *Phyllonycteris* (1) y *Lampronycteris* (1), Apéndice 3; y representa la remoción de frutos de 59 géneros de plantas de 33 familias, Apéndice 4. Para los análisis no se consideró a *Centurio cenex*, *Phyllops falcatus* y *Artibeus concolor* por falta de datos, a *Monophyllus redmani* y *Phyllonycteris poeyi* por tratarse de dos especies nectarívoras endémicas y a *Lampronycteris brachyotis* por tratarse de un insectívoro que incluye frutos de forma marginal.

1. CA 1: Matriz total de dietas para las selvas del Neotrópico. Como resultado del primer análisis de ordenamiento los cuatro primeros ejes explican más del 40% de la variación total y los dos primeros el 24% (Tabla 13). En el eje I y II se pueden definir dos grandes gradientes dietarios (Fig. 21), lo que constituye la principal estructura del sistema. El eje I representa una clara separación de los Sturnirini (*Sturnira*) más dos Stenodermatini (*Artibeus planirostris* y *A. toltecus*) del resto de los filostomidos frugívoros. Los ajustes medianos a buenos de las especies en el sector positivo del ordenamiento indican que la variación del eje I se encuentra dominada primariamente por el fuerte consumo de *Solanum* (más del 50%) y de otros géneros de frutos como *Celtis*, *Urera*, *Conostegia*, *Randia* y *Dunalia*. El eje II muestra un gradiente que va desde los Carolliinae (*Rhinophylla* y *Carollia*), más *Sturnira tilde* y *Artibeus gnomus* en la parte positiva, a los Stenodermatini (*Artibeus*, *Chiroderma*, *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyriscus*, *Vampyressa* y *Vampyrodes*), Glossophaginae (*Glossophaga*) y Phyllostominae (*Phyllostomus*) en el extremo negativo (Fig. 21). Este eje marca un sutil gradiente con dos tendencias principales: murciélagos que consumen una gran proporción de *Piper* (>50% de la dieta; Carolliinae principalmente) mas *Philodendron*, *Vismia*, *Solanum* (entre el 26% y 50%); y murciélagos que consumen principalmente moráceas *sensu lato* (*Ficus*, *Maclura* y *Cecropia*; más del 50%) junto a *Spondias*, *Muntingia* y polen (Stenodermatini principalmente). En este eje se puede observar que *Vampyriscus nymphaea*, *Vampyressa pusilla*, *V. thyone*, *Chiroderma trinitatum*, *Platyrrhinus lineatus*, *Artibeus watsoni*, *A. obscurus* y *A. phaeotis* se agrupan en el extremo negativo del gradiente, donde se producen los mayores ajustes específicos, lo que indica que la variación en este sector del eje se encuentra dominada por el consumo de *Ficus* (>60% y hasta el 100% de la dieta,). Las especies de *Glossophaga* y *Phyllostomus* se encuentran aproximadamente en la misma región

del ordenamiento, ambos géneros se concentraron primariamente en el consumo de polen (más del 50%) y secundariamente en frutos (principalmente de *Cecropia*, *Muntingia* y *Piper*; entre el 26% y el 50%). Sólo se registraron insectos y vertebrados en las especies de *Phyllostomus* (valores inferiores al 15%, ver Bonaccorso, 1979; Giannini y Kalko, 2004; Apéndice 5). El eje III separa a *S. ludovici* y *A. toltecus* de *A. planirostris* y *S. erythromos* en base al uso de *Conostegia*, en el primer caso, o *Celtis* (10-34%), *Urera*, *Dunalia* y *Randia* en el segundo, los dos últimos géneros de frutos son consumidos sólo por *S. erythromos*. Los géneros de plantas presentaron buenos ajustes en el ordenamiento (Fig. 22), en especial aquellos clave para cada grupo de frugívoro (e.g., *Ficus*, *Cecropia*, *Maclura* para los Stenodermatini o *Solanum* para Sturnirini). *Piper* fue la excepción y presentó niveles de ajuste muy bajos, a pesar de ser un género muy importante de fruto para Carrollinae. Esto probablemente es consecuencia del amplio uso por parte de otros grupos de frugívoros (e.g., *Sturnira*), lo que además, queda evidenciado por la posición de este género de fruto a la intersección de los ejes. Por su parte, asociada a *Rhinophylla pumilio* se encuentran varios géneros con buen ajuste como es el caso de *Philodendron*, *Carludovica*, *Evodianthus*, *Asplundia* o *Rhodospatha* (Araceae y Cyclanthaceae) lo que indica que estos son importantes para este frugívoro; y al igual que los arbustos de *Piper* ofrecen espádices como recompensa nutricional, sin embargo muchas son epifitas lo que indica que este frugívoro forrajea en los estratos intermedios del bosque en contraposición a las muy similares y emparentadas especies de *Carollia* que se concentran en espádices de plantas del sotobosque.

El modelo de respuesta dietaria en el ordenamiento del CA presenta una sutil segregación entre los Carrollinae y Sturnirini; es decir, estos presentan los óptimos dietarios desplazados a lo largo de los ejes I y II, de tal forma que hay

una disminución en la superposición de sus dietas, en especial a lo largo del eje I (Fig. 23). Las curvas de óptimos dietarios para Stenodermatini presentan patrones unimodales o bimodales para el eje I y patrones unimodales para el eje II, y no muestran ningún patrón evidente para este grupo (Fig. 24).

2. CA 2: Matriz trópico y subtrópico. El resumen sobre el ordenamiento realizado de la matriz de dieta para el trópico y subtrópico (norte de Argentina y sur de Brasil [subtrópico sur]; sur de Méjico y norte de Guatemala [subtrópico norte]), se muestra en la tabla 13. Como resultado del ordenamiento los cuatro primeros ejes explican el 38.8% de la variación total y los dos primeros ejes el 22.2%. El diagrama de ordenamiento se muestra en la Fig. 25. El primer eje representa un sutil gradiente dietario desde los grupos de especies con datos para el trópico, pasando por las especies con datos para el subtrópico norte, hasta las especies con datos para el sur. Este eje representa la variación o el cambio en la diversidad de géneros de plantas que compone las dietas de los filostómidos, lo que está relacionado con los cambios en la diversidad de frutos quiropterócoros disponibles entre estas regiones. El segundo eje es similar al eje dos del CA 1 y muestra un gradiente de las especies con datos para el trópico que va desde *Carollinae* más *S. tildae* a Stenodermatini, con los Sturnirini en la parte central del gradiente. En este eje las especies con datos para el subtrópico están aproximadamente en la parte central y negativa del gradiente, y no muestran agrupamientos evidentes, lo que representa el consumo de muchos géneros de frutos en común por parte de los distintos frugívoros.

Si consideramos los dos ejes, se observa un desplazamiento hacia el mismo sector del espacio multivariado en las especies con datos para más de un área (Fig. 25), lo que representa un movimiento en el consumo de los géneros de frutos a lo largo del nicho trófico de estas. Por ejemplo, cuando se compara la

posición de las poblaciones de *C. perspicillata* y *A. jamaicensis* en el trópico con respecto a los sitios subtropicales, se observa que las poblaciones que llegan hasta las áreas subtropicales se mueven hacia el sector del espacio dominado por el sistema *Sturnira-Solanum-Piper*; es decir, los distintos grupos de frugívoros que llegan al subtrópico tienden a anidarse dentro del sistema murciélago-planta dominante. Por otra parte, los grupos de frugívoros que llegan al subtrópico también tienen la capacidad de incorporar otros frutos disponibles con síndrome de quiropterocoria (e.g., *Conostegia*, *Celtis*, *Randia*, *Dunalia* o *Urera*).

De este análisis se concluye que, cuando consideramos la dieta de los frugívoros discriminada por región tropical y subtropical, las interacciones representadas por los ejes pueden expresar las siguientes estructuras: 1) Las selvas tropical exhibe un gradiente dietario, con grupos de frugívoros especializados en distintos grupos de plantas en el eje dos; 2) Anidamiento de los grupos de frugívoros que llegan al subtrópico dentro del sistema murciélago-planta dominante y consumo de otros frutos con síndrome de quiropterocoria, lo que demuestra que estas especies se mantiene fieles al síndrome de dispersión sin importar la disponibilidad de otros recurso; 3) Gradiente entre aéreas tropicales y subtropicales en el eje uno relacionado con los cambios en la diversidad de géneros de frutos consumidos por los frugívoros, lo cual probablemente refleja los cambios en la diversidad de plantas entre estas regiones.

3. CPO: Matriz Neotrópico y de pertenencia filogenética. El CPO se aplico a la matriz total de dietas para las selvas del Neotrópico que incluye 34 especies de Phyllostomidae fitófagos, 59 géneros de plantas, y una matriz externa de información filogenética con 33 variables. Las variables utilizadas en la matriz filogenética y su significancia individual, puesta a

prueba con 9999 permutaciones irrestrictas de Montecarlo, se detallan en la Tabla 14. Sólo siete variables resultaron individualmente significativas y tuvieron importancia para explicar los patrones tróficos descritos en el ordenamiento principal, estas variables incluyen al nodo 40 que contiene a *Carollinae*, nodo 46 a *Sturnirini*, nodo 51 a *Stenodermatini*, excepto *Artibeus*, nodo 50 a todos los *Stenodermatini*, nodo 45 a todos los *Stenodermatinae*, nodo 44 a *Stenodermatinae* mas *Rhinophylla pumilio* y nodo 39 a todos las formas frugívoras (*Carollinae* mas *Stenodermatinae*). El resto de los nodos que incluyen a frugívoros como *Artibeus* (nodo 59) o formas primariamente nectarívoras y posteriormente generalistas como *Glossophaga* y *Phyllostomus* (nodo 36 y 38 respectivamente) no resultaron significativos según el valor de p. La selección de las variables por el método de paso a paso permitió seleccionar tres variables, de entre las siete individualmente significativas, con un valor preestablecido de $p \leq 0.01$ (Tabla 14, Fig. 26). Estas variables corresponden a los nodos más profundos o troncales, y marcan las principales dicotomías del árbol; por ejemplo: el primer nodo seleccionado (39) separa todas las formas frugívoras de las formas de *Phyllostomidae* nectarívoras y generalistas; el segundo nodo (50) separa *Stenodermatini*, especialistas en moráceas, del resto de *Stenodermatinae* (*Sturnirini*) y de *Carollinae*; y el ultimo nodo (45) separa a *Stenodermatinae* de *Carollinae* (*Carollia* mas *Rhinophylla*; Fig. 26). El modelo final con estas tres variables explica el 31.5% de la variación total ($F = 2.53$; $p = 0.0018$), sin embargo, si consideramos los porcentajes individuales de las 7 variables individualmente significativas, se explica el 72% de la variación total. Por ejemplo el nodo 46 explica la mayor preferencia por *Ficus* (>50% de la dieta) del clado donde se encuentran las especies de *Vampyressa*, *Vampyrodes*, *Chiroderma*, *Platyrrhinus* y *Uroderma bilobatum*; el nodo 46 explica el gran consumo de *Solanum* por parte de los *Sturnirini*; y el 40 explica

la alta preferencia del género *Carollia* por *Piper*. Por lo que una gran parte de la estructura dietaria desplegada por los Phyllostomidae frugívoros puede ser atribuida a patrones históricos en la evolución entre los ancestros de estos murciélagos y el conjunto de plantas que conforman sus núcleos dietarios.

DISCUSIÓN

ENSAMBLES DE MURCIÉLAGOS EN EL SUBTRÓPICO DE ARGENTINA

Estructuras comunitarias, patrones de diversidad específica, funcional, y grupos tróficos.--Actualmente se reconoce la presencia de 40 especies de murciélagos para las Yungas argentinas y 36 para la selva Paranaense (Barquez et al., 1993, 1999; Barquez y Díaz, 2001; Barquez, 2006; Barquez et al., 2009; Gardner, 2007; Sandoval et al., 2010b), lo que sitúa a estas selvas como las áreas con mayor riqueza específica de quirópteros del país. Esta situación es similar para el resto de los mamíferos en las selvas de Las Yungas, Paranaense y en el bosque Chaqueño Semiárido (Ojeda, 1999). Durante este estudio se registraron 26 especies y 17 géneros en las localidades de Yungas, lo que representa el 75% de las especies y 87% de los géneros citados para esta selva en Argentina (Tabla 2). Además, como resultado de los muestreos en la localidad de Los Matos, Jujuy, se capturó a *Eptesicus chiriquinus* una nueva especie para el país (Barquez et al., 2009). En la selva Paranaense se registraron 11 especies y nueve géneros, que representa el 30% de las especies y el 42% de los géneros citados para esta selva en Argentina.

En las Yungas la riqueza específica de murciélagos y de todos los mamíferos en general cae latitudinalmente hacia el sur (Barquez y Díaz, 2001; Ojeda et al., 2008). En este contexto, el número de especies de Phyllostomidae cae el 70% mientras que el

de Vespertilionidae y Molossidae cae el 50% (diferencia calculada entre el extremo sur y norte a partir de Barquez y Díaz, 2001). Las capturas con redes de niebla y los análisis comunitarios de este estudio concuerdan con el patrón de disminución en la riqueza específica y muestran una caída en los valores de diversidad entre norte y sur. En cada localidad el número de especies registrada es menor que el encontrado para el mismo grado de latitud por Barquez y Díaz (2001); 19 especies contra 30 para los 24° en Jujuy, 7 contra 29 para los 25° en Salta y 14 contra 16 para los 28° en Catamarca. Sin embargo y con la excepción de Río de Las Conchas, en cada localidad se registro más del 60% del número de especies esperado para el grado de latitud; este valor es bastante alto si consideramos que sólo se muestreo sitios de Selva Nublada, excluyendo el resto de los pisos altitudinal de Yungas, lo que indica que todas las localidades presentan una buena representación de la composición de quirópteros. Además, estos datos nos dan un marco de referencia para muestreos con redes de niebla donde se debe considerar la estacionalidad climática y el número de ejemplares capturados (e.g., mínimo un muestreo de estación seca y húmeda, y 230 individuos; ver curva de acumulación de especie) para establecer una buena representación de los ensambles.

Si analizamos los valores de los índices de diversidad, el subtrópico argentino presenta valores bajos en relación a sitios tropicales cercanos como Bolivia (Aguirre, 2002), lo que es de esperar ya que esta región representa el límite latitudinal de numerosas especies, en especial de los Phyllostomidae (ver Gardner, 2007). A pesar de esto, los Phyllostomidae de varios gremios, y puntualmente las especies frugívoras, fueron elementos dominantes en la estructura comunitaria de murciélagos en los sitios de selvas subtropicales argentinas, aportando en gran medida a las capturas y a la composición específica, lo que concuerda con sitios de selva tropical (e.g., Brosset y Charles-Dominique, 1990; Kalko et al., 1996b; Simmons y Voss, 1998;

Estrada y Coates-Estradas, 2001a, b, 2002; Sampaio et al., 2003). Los mayores cambios en los ensamblajes se dan a nivel de su estructura funcional; las comunidades del Norte son más compleja y diversas funcionalmente, con más gremios tróficos, mientras que las del sur son relativamente simples, con todas las especies agrupadas en unos pocos gremios tróficos (Tabla 2). Esta afirmación debe ser tomada con cautela ya que varios aspectos como diferencias en las dietas de insectívoros (e.g., especies que consumen insectos duros vs. blandos), características morfológicas de estos (e.g., tamaño corporal, morfología del cráneo, de dientes y alas) o ecológicas como la fuerza de mordida, no fueron considerados en los análisis. Estas variables podrían permitir una discriminación más refinada de los distintos gremios tróficos y una descripción más detallada de los ensamblajes comunitarios; de esta manera la diversidad funcional seguramente incrementaría en cada uno de estos grupos (e.g., ver Humphrey et al., 1983; Freeman, 1984; Giannini y Kalko, 2005). Por último, se deben utilizar métodos de capturas complementarios (e.g., trampas arpa, medios acústicos o búsqueda activa de refugios) para obtener muestras de las comunidades de murciélagos bajo un amplio rango de situaciones (Kunz et al., 2009); lo que seguramente permitiría la incorporación de especies raras, que por sus características ecológicas son difíciles de capturar con redes (Kunz et al., 2009; Hayes et al., 2009); esto generaría una comprensión más integral de la estructura funcional, composición espacial y variaciones temporales de estos ensamblajes de mamíferos.

Patrones de diversidad, variaciones latitudinales y estacionales en las capturas de frugívoros.--Las especies de los géneros *Artibeus*, *Carollia* y *Sturnira* son elementos predominantes en los ensamblajes de murciélagos frugívoros en los sistemas tropicales de América (e.g., Brosset y Charles-Dominique, 1990; dos Reis y Muller, 1995; Ascorra et al., 1996; Kalko et al., 1996b; Kalko, 1997; Simmons y Voss, 1998; Bernard,

2001; Kalko y Handley, 2001; Aguirre, 2002; Bernard y Fenton, 2002; Estrada y Coates-Estrada, 2002; Sampaio et al., 2003; Giannini y Kalko, 2004; Klingbeil y Willig, 2010). Las capturas en los sitios subtropicales de Argentina reflejan la dominancia de estos tres géneros (en especial de los géneros *Sturnira* y *Artibeus*, en orden de importancia; ver Figs. 3, 4, 5); sin embargo, la diversidad específica de los filostomidos es marcadamente menor en relación a los sitios tropicales. Sólo *S. liliium*, *S. erythromos*, *A. lituratus*, *A. fimbriatus* y *A. planirostris* fueron realmente abundantes en las capturas; esto también estuvo reflejado en la frecuencia de registros de dieta obtenidos (Tabla 5 y 6). Además, ninguno de los frugívoros muestreado es exclusiva del subtrópico de Argentina, sino que son especies tropicales con áreas marginales de distribución geográfica en Argentina (ver Gardner, 2007). Por otra parte, las especies de estos géneros difieren en su representación entre los sitios: en el sur de las Yungas, sólo el género *Sturnira* estuvo presente con dos especies y conformó más del 90% de las capturas totales en El Durazno; de forma similar, Giannini (1999a, b) capturó tres especies de *Sturnira* en San Javier, Tucumán. Entre los frugívoros de esta selva, *A. planirostris* sólo fue registrado una vez en San Javier (Capllonch et al., 1997), mientras que aportó el 7% de las capturas totales en Río de Las Conchas, Salta, y el 12-30% de las capturas en Las Capillas, Jujuy. En la selva Paranaense, *Sturnira liliium*, *Artibeus lituratus* y *A. fimbriatus* fueron los géneros y especies dominantes; mientras que *Carollia perspicillata*, *Pygoderma bilabiatum* y *Vampyressa pusilla* presentaron baja frecuencia. En comparación a los sitios de Argentina, los ensambles de sitios tropicales presentan dos o más especies de *Sturnira* y *Carollia*, y cuatro o más especies de *Artibeus* incluyendo a *Dermanura*, junto a una gran cantidad de especies comunes de otros géneros de filostomidos frugívoros con *Uroderma*, *Chiroderma*, *Platyrrhinus* y *Rhinophylla* (Bonaccorso, 1979; Kalko, 1997;

Estrada y Coates-Estrada, 2002; Sampaio et al., 2003; Giannini y Kalko, 2004; Lobova et al., 2009). De ésta forma el subtrópico de Argentina es dominado primariamente por el género *Sturnira* seguido de *Artibeus* y exhibe un gradiente en la composición específica desde sitios como El Durazno (Catamarca) y San Javier (Tucumán) donde sólo un género de frugívoro es dominante (*Sturnira*), a sitios con representantes de cada uno de los principales grupos de frugívoros (Carollinae, Sturnirini y Stenodermatini), como la comunidad de Iguazú, que es una versión empobrecida de los sistemas tropicales. Este patrón de diversidad es importante para interpretar la selección de dietas en Argentina (ver más abajo).

Si analizamos los patrones de capturas totales para *S. lillium* y *S. erythromos*, se puede observar que en el subtrópico argentino los bosques por encima de los 700 m o 1200 m, según la latitud, están dominados por *S. erythromos* (e.g., Los Matos y parte alta de San Javier; Fig. 8), mientras que los bosques por debajo de estas altitudes tienden a estar dominados por *S. lillium*, la cual va incrementando en importancia desde las altitudes medias (e.g., Laja Morada [1000 m], Río de Las Conchas [900 m], la parte baja de San Javier [700 m]) hasta llegar a ser la única especie del género en las tierras bajas en Iguazú (200 m), donde además domina las capturas totales aportando el 67.6% de los individuos. En las Yungas, el punto altitudinal donde cambia la dominancia entre estas dos especies de *Sturnira* es dependiente de la latitud, y puede estar entre los 700 m y 800 m en el sector sur (latitudes mayores a 26°) o a los 1000 m y 1100 m en el sector norte (latitudes menores a 26°, Fig. 8).

De acuerdo a Simmons (2005) y Gardner (2007) hay nueve especies de *Sturnira* de montañas y tres de llanuras, una con distribución altitudinal amplia de 200m a 2000m de altura, más una endémica de las Antillas. Giannini (1999a, b) propone que la distribución continental del género (especies de montaña vs. de

llanura) podría explicar la segregación altitudinal entre *S. erythromos* y *S. liliium* en la montaña de San Javier; de esta manera, las diferencias en la abundancia local de estas especies es el resultado de un factor regional, de mayor escala, más que de factores de tipo local como la segregación competitiva por hábitat y alimento entre las especies (Ricklefs, 1987). Los resultados del presente estudio concuerdan con Giannini (1999a, b), en el sentido de que la abundancia y distribución de las especies de *Sturnira*, en las selvas subtropicales de Argentina, responden primariamente al patrón de distribución continental del género; sin embargo, a lo largo de su distribución geográfica el límite altitudinal entre estas especies se encuentra afectado por un efecto de tipo latitudinal probablemente relacionado con los desplazamientos de las isolíneas de temperatura y su asociación con los rangos de temperatura. Una situación similar ocurre con los límites altitudinales de las selvas nubladas de montaña, a lo largo de su distribución latitudinal, donde se extienden hasta los 3500 m en aéreas tropicales de baja latitud y llega a los 1500 m y 2500 m en aéreas subtropicales de latitudes altas (Brown y Kappelle, 2001).

Durante este estudio, en los sitios de Yungas se detectó una disminución en las tasas de capturas a finales de la estación seca, en coincidencia con la menor disponibilidad de frutos; momento en el cual sólo una o dos especies de *Solanum* produjeron frutos, probablemente debido a la escasez de agua en el suelo en esa época. El mismo patrón es descrito por Giannini (1999a, b) para San Javier; este autor también encuentra una relación directa entre la fenología de fructificación y las tasas de capturas de *S. erythromos*. En contraposición a las Yungas, en Iguazú las menores tasas de captura se registraron entre enero y marzo (período equivalente a la estación húmeda en las Yungas), mientras que en los muestreos de octubre 2006 y septiembre 2007 (equivalentes al final de la estación seca en las Yungas) se

registraron las mayores tasas de captura; además, en Iguazú el número de especies de frutos detectados en las muestras parece ser independiente de las tasas de captura (Tabla 7). En este sitio, la disponibilidad de frutos y agua es más uniforme a lo largo del año (ver Placci et al., 1994; Placci y Di Bitetti, 2005) por lo que la fluctuación temporal de las capturas puede estar asociada a otros factores. Por ejemplo, en los bosques Atlánticos (geográfica y florísticamente muy relacionado a la selva Paranaense) las bajas temperaturas de invierno (entre mayo y agosto) parecen ser más importantes en determinar las fluctuaciones poblacionales de *S. liliium* que la disponibilidad de frutos; éstas bajas temperaturas pueden forzar a los murciélagos a migrar a tierras bajas más cálidas (Mello et al., 2008). En el bosque Atlántico, al igual que en Iguazú, el pico de captura de *S. liliium* ocurrió en septiembre y el mínimo de captura se registró en enero (ver Fig. 2 en Mello et al., 2008). Las bajas temperaturas de invierno también fueron utilizadas por Giannini (1999b) y por Blake y Rougés (1997) para explicar la disminución en la abundancia de murciélagos y aves en los sectores altos de las Yungas. De esta manera los patrones de captura descritos en este estudio para las selvas de Yungas y Paranaense, primariamente se interpretan como una respuesta de los frugívoros a la disponibilidad local de frutos; no es casual que en Río de Las Conchas las tasas de captura muestren niveles muy bajos en cuatro de los cinco muestreos y que el único y gran pico de captura se encuentre asociado al pico fenológico de *Solanum symmetricum*, una planta muy común en este sitio pero con baja producción de frutos durante casi todo el muestreo. Sin embargo, la temperatura es otro factor que juega un papel central en los patrones de actividad de frugívoros, por lo que se necesita de un muestreo minucioso que incluyan datos mensuales de temperatura, disponibilidad real de frutos y patrones en el uso de hábitat de los frugívoros (ver Fleming y Heithaus, 1986; Bonaccorso et al., 2006; Mello et al., 2008)

para dilucidar los patrones de actividad en un ciclo estacional (en el caso de la selva Paranaense) y evaluar el impacto de estos dos factores en la fluctuación poblacional de frugívoros en ambas selvas.

Morfología de frutos y síndromes de dispersión.--Los frutos consumidos por murciélagos han sido clasificados según un conjunto de características anatómicas, llamado síndrome de quiropterocoria, que incluyen aspectos como color, olor, accesibilidad, tamaño y composición nutricional (van der Pijl, 1972; Fleming, 1988; Kalko et al., 1996a; Korine et al., 2000; Lobova et al., 2009). Dentro de los frutos con este síndrome, Lobova et al. (2003, 2009) y Lobova y Mori (2004) reconocieron distintos tipos según la forma de transporte o dispersión de las semillas, como ser estomatócoria (los frugívoros no tragan las semillas), endozoócoria (las semillas son tragadas y luego dispersadas), epizoócoria (las diásporas se adhieren al cuerpo del dispersor por barbas o ganchos); por características anatómicas que definen cada morfotipo (drupas, arilos, bayas o espádices); o por características particulares de las semillas (e.g., frutos con pocas semillas grandes y resbaladizas o con numerosas semillas pequeñas).

En el subtrópico argentino la gama de frutos que conforman la dieta de murciélagos son de tamaño medianos a grandes, de colores verdes o amarillos, perfumados con fragancia especie específica, y por lo general están expuestos por fuera del follaje en largas infrutescencias (Tabla 13). Una fracción minoritaria de éstos frutos presentan dispersión por estomatócoria (*Celtis iguanaeus*, *Psidium guajava* y *Chrysophyllum gonocarpum*), mientras que el resto de las especies son dispersadas por endozoócoras, inclusive *Randia micracantha* una de las tres especies con semillas de gran tamaño (Tabla 13). Especies con epizoócoria no fueron detectadas, lo cual es de esperar, ya que este medio de dispersión es raro en murciélagos,

sólo conocida para *Sturnira liliun* y *S. tildae* por ocho muestras que contenían una especie de Amaranthaceae (*Cyathula prostrata*) en las Guayanas Francesas (Lobova y Mori, 2004). La gran mayoría de las especies de frutos son bayas o espádices con un gran número de pequeñas semillas, sólo *C. iguanaeus* presenta diásporas del tipo drupa, mientras que *C. gonocarpum* es el único fruto con semillas grandes y resbaladizas. Una gran parte de estas especies de frutos ofrecen como recompensa nutricional pulpa originada del pericarpo como la baya de *Solanum*, *Maclura*, o *Randia*; mientras que una fracción minoritaria ofrece como recompensa otras estructuras como pedicelos y perianto carnoso en el caso de *Urera caracasana* y *Cecropia pachystachya*, o arilos que rodean a las semillas como *Passiflora amethystina* y *P. umbilicata*; además, la drupa de *C. iguanaeus* ofrece como recompensa el mesocarpo carnoso (Digilio y Legname, 1966; Deginani, 2001; Lobova et al., 2003). En contraposición, comunidades de sitios tropicales, como las Guayanas Francesas, exhibieron una mayor proporción de plantas que ofrecen parte del pericarpo, partes carnosas de las semillas y otras estructuras como periantos y receptáculos carnosos (Lobova et al., 2009), lo que probablemente refleja la mayor diversidad morfológica de frutos en estas comunidades.

Las variables morfológicas, analizadas con PCA, muestran un gradiente continuo de especies de frutos disponibles en las selvas de Argentina. Hay una covariación negativa del tamaño de las semillas con el número de semillas y la relación pulpa semillas a lo largo del eje I del PCA, lo que implica, que frutos con semillas grandes, van a tener un bajo número de semillas y de relación pulpa-semilla. Lo que en otras palabras significa que los frutos con pocas y grandes semillas ofrecen poca pulpa al agente dispersor; contrariamente aquellos frutos que tienen muchas semillas pequeñas ofrecen mayor cantidad de pulpa a sus dispersores. Los murciélagos frugívoros seleccionaron principalmente frutos con alta relación pulpa-

semilla y con muchas semillas pequeñas; la tendencia en la selección de frutos con estas características se refleja en la posición de las especies consumidos por murciélagos en el ordenamiento (Fig. 20), lo cual coincide en primer término con la clasificación tratada en Lobova et al. (2009). Por otra parte en el eje II la covariación se encuentra entre el tamaño y la forma del fruto; en este caso los murciélagos eligieron frutos medianos a grandes (comparado con el promedio de todas las especies muestreadas) que van desde formas esféricas en los más pequeños (e.g., bayas de *Solanum* y siconos de *Ficus*) a formas alargadas en los más grandes (e.g., espádices de *Cecropia* y *Piper*); lo que coincide con las descripciones de Fleming (1988) para este síndrome. Por lo consiguiente, en las selvas subtropicales de Argentina, los murciélagos consumieron frutos con la combinación de caracteres esperada manteniendo su fidelidad por el síndrome de quiropterocoria (van der Pijl, 1972; Lomáscolo et al., 2008; Lobova et al., 2009; Lomáscolo y Schaefer, 2010; contra Herrera, 1987; Fischer y Chapman, 1993; Jordano, 1995) con pocas excepciones relegadas a caracteres particulares de los frutos. Por ejemplo los frutos de *Muntingia calabura* y *Solanum aligerum* mostraron colores no considerados dentro del síndrome de murciélagos (rojo y violeta respectivamente; Fleming et al., 1985; Giannini, 1999b). Lobova et al. (2009) encontraron que el 12% de los frutos consumidos por murciélagos en las Guayanas Francesas presentan colores considerados para el síndrome de dispersión por aves (ornitocoria); además, numerosos trabajos reportaron el consumo, en baja frecuencia, de frutos con síndrome de dispersión por aves (e.g., Palmeirim et al., 1989; Autino y Barquez, 1994; Gorchov et al., 1995; Kalko et al., 1996a; Passos et al., 2003; Mancina et al., 2007; Mello et al., 2008). Gorchov et al. (1995) proponen que estos frugívoros podrían haber estado muestreando otros recursos disponibles estacionalmente. Una situación opuesta sucedió en varias especies consideradas dentro del

síndrome de quiropterocoria, pero utilizada por otros grupos de dispersores, como *Cecropia pachystachya* que en este estudio también fue utilizada por aves (*Coereba flaveola*, *Tangara seledon*, *Thraupis sayaca* y *Turdus* sp.) y mamíferos no voladores (*Nasua nasua* y *Cebus apella*), o *Celtis iguanaeus* usadas intensamente por *Penelope dabbeni* (aves, familia Cracidae). El consumo compartido de algunas especies de frutos por parte de distintos grupos de dispersores, se podría interpretar como una disminución en la integración fenotípica de los caracteres que conforman los síndromes de dispersión. De hecho, en la Península Ibérica, Valido et al. (2010) encontraron que los frutos consumidos por aves y mamíferos o por mamíferos presentaron una menor integración fenotípica con respecto a los consumidos exclusivamente por aves. Un punto importante a considerar es que en ésta región no hay mamíferos frugívoros especializados (Herrera, 1995), a diferencia de las selvas neotropicales, lo que podría afectar la integración de frutos con este síndrome.

A pesar de que la disponibilidad real de frutos no fue medida, la evidencia basada en los patrones de dieta indica que los murciélagos seleccionan sus frutos independientemente de la abundancia de otros recursos disponibles. Este punto es importante, ya que una hipótesis de selección debe discriminar si la composición de la dieta es el producto de la selección o el reflejo de los rangos de abundancia de los recursos (Fleming et al., 1987), varias observaciones adicionales permiten fortalecer la idea de que hay selección de dieta independientemente de la disponibilidad local. Por ejemplo la ausencia de *Ocotea diospirifolia*, *O. puberula*, *Nectandra lanceolata*, numerosos rubiáceas (*Ixora*, *Hamelia*, *Geophylla*, *Faramea*), meliáceas (*Miconia*, *Leandra*) y mirtáceas (*Eugenia*, *Campomanesia*), *Sorocea bomplandii* y *Allophylus edulis* en la dieta de murciélagos en Iguazú, donde estos recursos son muy abundantes; o la ausencia de *Myrcianthes pungens*, *M. cisplatensis* (Myrtaceae), *Cinnamomum porphyria* y *Nectandra*

pichurin (Lauraceae) en algunas localidades de Yungas, donde éstas plantas produjeron grandes cosechas, apoyan esta idea y fortalecen la hipótesis de selección de frutos con síndrome de quiropterocoria por parte de murciélagos.

Dieta de murciélagos frugívoros en el subtrópico de Argentina.--Durante este estudio el género *Sturnira*, conformado por especies frugívoras de sotobosque, seleccionan de forma consistente frutos con síndrome de quiropterocoria de los géneros *Solanum* y *Piper* principalmente, más frutos de otras taxa (e.g., *Ficus*, *Maclura*, *Cecropia*, *Celtis*, *Randia*, *Urera*). La importancia de *Solanum* o *Piper* es dependiente de la disponibilidad local, la cual está relacionada con los patrones de distribución latitudinal y altitudinal de estos frutos. Por un lado *Piper* es más común y diverso en el sector norte y en las tierras de baja altitud (donde *S. liliium* es abundante) mientras que *Solanum* es más diverso y presenta mayores densidades poblacionales al sur del subtrópico y en las tierras altas (donde *S. erythromos* es la especie abundante). Estos patrones de distribución tanto de frutos como de frugívoros generan las diferencias en las dietas totales, sin embargo, a nivel local tanto *S. liliium* como *S. erythromos* consumen los mismos ítemes en proporciones similares. *Sturnira oporaphilum*, el cual es muy escaso, consume de forma exclusiva frutos de *Piper* y *Solanum* en proporciones similares. Los Stenodermatini de los géneros *Artibeus*, frugívoros de dosel, seleccionan de forma consistente frutos quiropterócoros de moráceas *sensu lato* (Moraceae + Cecropiaceae, >90% de las muestras) en la selva Paranaense, mientras que en las Yungas la única especie de este género (*A. planirostris*) selecciona principalmente frutos de *Solanum*, *Piper* y *Celtis* (ver Tabla 5, 6). En Iguazú, otros Stenodermatini como *Vampyressa pusilla* solo consume frutos de *Ficus* mientras que *Platyrrhinus lineatus* consume frutos de *Solanum* y *Cecropia*; el único Carollinae (*Carollia perspicillata*) presente en el área se

especializa en frutos de *Piper* (94% de las muestras), pero también incluye frutos de *Solanum* en menor medida.

Ítemes como hojas, artrópodos, polen o néctar no se registraron en los sitios de estudio, lo que podría señalar que estos recursos no son importantes para los filostómidos frugívoros en el subtrópico argentino; a diferencia de otras selvas tropicales con fuerte estacionalidad climática donde néctar y polen conforman entre el 38% y el 54% de la dieta de *Sturnira*, *Artibeus* y *Carollia* (Heithaus et al., 1975). Por su parte, las hojas como ítem dietario conforman una fracción minoritaria de los registros en la literatura e incluyen sólo algunas especies de *Artibeus* (*amplus*, *jamaicensis* y *lituratus*) y a *Platyrrhinus lineatus* (Zortéa, 1994; Kunz y Díaz, 1995; Ruiz-Ramoni et al., 2009; Duque-Márquez et al., 2009). Según éstos autores, las hojas podrían ser utilizadas como fuente de proteínas y calcio, importantes para las hembras en el periodo de gestación o como fuentes de hormonas que regulan el ciclo reproductivo de estos frugívoros; no obstante es necesario un análisis detallado de la composición química (nutrientes y anti nutrientes) de hojas y frutos para aseverar éstos supuestos.

Los estudios previos (Autino y Barquez, 1994; Iudica, 1995; Giannini, 1999a, b) desarrollados para el subtrópico argentino se nuclean en la selva de Las Yungas (cuatro localidades de Tucumán y una de Jujuy) y se enfocan exclusivamente en las especies más comunes de *Sturnira* (*S. liliium* y *S. erythromos*); éstos trabajos coinciden en la importancia de los frutos de *Solanum* y *Piper* para *S. liliium* y *S. erythromos*. Giannini (1999a, b) realizó un estudio detallado en tres sitios de un gradiente altitudinal de Tucumán considerando la estacionalidad climática; en base a más de 500 muestras, principalmente de *S. erythromos*, concluyó que estas especies son frugívoros especialista de sotobosque, las cuales responden espacial y temporalmente a la disponibilidad de sus frutos. Por su parte, Iudica (1995)

analizó la dieta de *S. liliium* en un área de baja altitud y comparó la composición dietaria de ambientes secundarios y primarios; en ambos sitios *Solanum riparium* y *Piper tucumanum* fueron las especies más importantes, además éstas son plantas colonizadoras importantes para los primeros estadios sucesionales y para la regeneración de los bosques. La información recopilada para *Sturnira* en 28 localidades del subtrópico argentino (Apéndice 1) coincide con los estudios previos en la importancia de *Solanum* y *Piper* en la dieta de las especies y dan a este estudio una fuerte perspectiva regional de la forma en que se estructura y compone la dieta de estos frugívoros en el subtrópico. Por otra parte, se incorpora un gran volumen de datos que complementan la escasa información disponible para *S. oporaphilum* y *S. liliium* en Argentina (dietas solo conocida a partir de 2 y 123 muestras respectivamente) y se aporta por primera vez información para *C. perspicillata*, *A. planirostris*, *A. lituratus*, *A. fimbriatus*, *V. pusilla* y *P. lineatus*.

En este estudio, los resultados para *Sturnira* se ajustan fuertemente con las hipótesis de Fleming (1986) sobre la preferencia de estos frugívoros por un subconjunto específico de plantas para Costa Rica. También los datos de otros estudios en el trópico apoyan la hipótesis de especialización de *Sturnira* en frutos de *Solanum* y *Piper* (e.g., Heithaus et al., 1975; Marinho-Filho, 1991; Muller y dos Reis, 1992; Gorchov et al., 1995; Passos et al., 2003; Lou y Yurrita, 2005; Gonçalves Da Silva et al., 2008; Mello et al., 2008; Lobova et al., 2009) lo que genera un soporte a escala Neotropical de estos supuestos. De la misma forma los resultados para los Carollinae y los Stenodermatini soportan fuertemente las hipótesis de Fleming (1986) y Giannini y Kalko (2004) sobre la especialización dietaria, como un mecanismo de coexistencia entre frugívoros simpátricos. Por ejemplo, la especialización de *Carollia* por *Piper* es confirmada en éste y otros estudios (e.g., Palmeirim et

al., 1989; Fleming, 1988, 1991, Marinho-Filho, 1991; Gorchov et al., 1995; Thies et al., 1998; Thies et al. 1998; Thies y Kalko, 2004; Lobo et al., 2009). El mismo soporte se da para las hipótesis que predicen la preferencia de los Stenodermatini como *Artibeus lituratus*, *A. fimbriatus* y *V. pusilla* por frutos de Moraceae (e.g., Passos et al., 2003; Giannini y Kalko, 2004; Lobo et al., 2009; este estudio). Estas hipótesis no implican el consumo exclusivo de los frutos que conforman su núcleo dietarios, sino que también contemplan la habilidad de los murciélagos para usar otros frutos con síndrome de quiropterocoria disponibles, como es el caso de *A. planirostris* en las Yungas de Argentina, *A. lituratus* en la mata atlántica de Brasil o *A. toltecus* en las selvas subtropicales de Méjico (Hernández-Conrique et al., 1997; Passos y Graciolli, 2004; este estudio). Esta partición de los recursos o mecanismos de coexistencias entre frugívoros quedan reflejados en la baja amplitud de nicho que presentaron durante este estudio (BA = <0.44), en especial entre los Stenodermatini (<0.10, Tabla 8), y en el ordenamiento de las especies a lo largo del nicho trófico (índice de superposición de Pianka,) dependiente de su afinidad taxonómica, es decir que las especies más relacionadas entre sí tiene mayor superposición (ver Tabla 9 y 10). El análisis de agrupamiento por un lado refleja la diferencia florística entre selvas (NOA vs. NEA, Fig. 18), sin embargo algunas estructuras sistemáticas pueden ser observadas (e.g., las especies más comunes de *Sturnira* se agrupan en los sitios del NOA separadas de *Artibeus* y todos los Stenodermatini se agrupan en el NEA). Cuando se realiza el análisis a nivel de género de planta se observa una estructura jerárquica donde siempre aparecen agrupadas las especies de *Sturnira* con un Carollinae o un Stenodermatini como grupo hermano, y donde los Stenodermatini (*Artibeus lituratus*, *A. fimbriatus* y *Vampyressa pusilla*) aparecen agrupados y quedan por fuera del sistema *Sturnira*-*Carollia* (Fig. 19).

Patrones de diversidad de frutos y frugívoros.--La exacta relación entre diversidad local de frutos con factores regionales tales como la latitud son desconocidos, en el subtrópico, las especies de Phyllostomidae de afiliación tropical encuentran una reducción en la diversidad de sus plantas. A pesar de esto, las especies de esta familia aparecieron en los sitios de estudio manteniendo de forma consistente su preferencia por un subconjunto específico de frutos, como lo predicen las hipótesis de selección de frutos desarrolladas en sitios tropicales ricos en especies de plantas (Fleming, 1986; Giannini y Kalko, 2004). La representación de estos conjuntos de plantas difieren entre las selvas subtropicales argentinas (Tabla 5, 6); donde algunas del núcleo dietario son raras o están ausentes, como *Ficus* y *Cecropia* en las Yungas, la única especie de Stenodermatini presente en esta selva (*A. planirostris*) cambio a otros frutos. Sin embargo, los mismos fueron típicamente quiropterócoros e intensamente usados por los murciélagos del género *Sturnira*. Mientras que en la selva Paranaense *Artibeus lituratus* y *A. fimbriatus* consumieron casi de forma exclusiva frutos de tres especies de *Ficus* y una de *Cecropia*. A pesar de que estos dos géneros de plantas presentan valores de diversidad bajos en comparación con sitios tropicales (e.g., 18 especies de *Ficus* en la isla de Barro Colorado o 15 de *Cecropia* en las Guayanas Francesas; Kalko et al., 1996b; Lobo et al., 2003). El número de especies de murciélagos en un determinado sitio responde al número de plantas perteneciente a su respectivo núcleo dietario con una interrelación muy cerca a 3:1 ($y = -0.19 + 0.76X$; $r^2 = 0.63$, $P < 0.01$), una relación murciélago-especie de frutos predicha para sitios del Neotrópico (Fleming, 2005). Esto soporta la idea de que los ensambles de Phyllostomidae dependen fuertemente de sus conjuntos de plantas y que responden a la variación en los recursos por adición de especies a lo largo del gradiente de diversidad de plantas, y que eventualmente pueden cambiar a

recursos alternativos si están disponibles (e.g., algún fruto con síndrome de ornitocoria como *Solanum aligerum* u otros con síndrome de dispersión por murciélagos o mamíferos como *Celtis*, *Urera*, *Randia*, *Psidium*, *Chrysophyllum*, entre otros), como una forma de ajustar la disminución o rareza de sus plantas preferidas o de sus núcleos dietarios y como una respuesta a los cambios en la disponibilidad local de frutos con síndrome de quiropterocoria. Un claro ejemplo es el incremento en el número de especies en la dieta de *S. liliium* en distintos sectores del subtrópico argentino (e.g., 9 especies registradas para el sector sur y 15 para el Norte de Yungas, y 17 especies registradas para la selva Paranaense) o la incorporación de *Celtis iguanaeus*, *Urera caracasana*, *Solanum riparium*, *Piper tucumanum* y *Muntingia calabura* en la dieta de *A. planirostris*.

Tamaño corporal y uso del hábitat.--En general se han propuesto una serie de factores extrínsecos (atributos de plantas y frutos) e intrínsecos (atributos de murciélagos) como determinantes en la ecología de forrajeo y selección dietaria en murciélagos frugívoros (Fleming, 1986; Freeman, 1988; Dumont, 2007). El tamaño corporal ha sido utilizado por Fleming (1991) para explicar en parte la dieta (calidad nutricional y diversidad) y selección de hábitat (bosque secundario y primario) en tres especies simpátricas de *Carollia*, las cuales difieren en un rango de 8 g. La especie grande (*C. perspicillata*) tiene dieta diversa y la especie mediana (*C. brevicauda*) y chica (*C. subrufa* o *C. castanea*) consumen unos pocos tipos de frutos. De modo contrario entre los Stenodermatini los grandes *Artibeus* tuvieron dietas restringidas a unos pocos tipos de frutos mientras que las especies pequeñas mostraron dietas amplias en comunidades de Costa Rica (Dinerstein, 1986; Fleming, 1986). En este grupo la calidad nutricional también parece estar relacionada de forma negativa con el tamaño corporal (Fleming, 1986; Wendeln et al., 2000). Especies grandes de Stenodermatini parecen preferir frutos

nutricionalmente pobres pero de tamaño grande y con un gran número de frutos disponibles en cada planta por noche (Kalko et al., 1996a); en contraposición a los *Carollinae* y *Sturnirini* que seleccionan frutos del sotobosque de alta calidad nutricional pero con baja disponibilidad por noche en cada parche de plantas, solo unos pocos frutos por planta (Fleming, 1986). En Argentina las dos especies más comunes de *Sturnira* son simpátricas y presentan diferencias corporales similares a las de *Carollia* (ver Tabla 2). Sin embargo, estas no difieren en el uso de los recursos a nivel local pero si en el uso del hábitat (especie de montaña vs. llanura); lo que genera diferencias cuando se analizan los patrones de dieta a mayor escala como la altitudinal (Giannini, 1999a, b) o la regional (gradiente latitudinal de las Yungas en Argentina). Por su parte, la especie rara de *Sturnira* (*S. oporaphilum*), es la más grande del género en Argentina y mostro una dieta restringida a *Solanum* y *Piper*, lo que puede ser el resultado de una dieta más especializada o solo es la consecuencia del bajo número de muestras. De forma similar, en este trabajo se obtuvo pocas muestras de *Carollia perspicillata* (ver Tabla 6) y a diferencia de lo encontrado por Fleming (1991), su dieta estuvo conformada casi exclusivamente por *Piper*; lo que puede resultar de una respuesta a la baja diversidad de otros recursos. *Artibeus lituratus* y *A. fimbriatus* (peso promedio 72 y 57g respectivamente) mostraron una dieta restringida (ver Tabla 6 e índice de amplitud de nicho Tablas 8) estos prefieren frutos medianos a grandes de arboles del dosel con cosechas masivas y sincrónicas en cada individuo pero asincrónicas entre los individuos de la población, en concordancia con Fleming (1986), Kalko et al. (1996a) y Wendeln et al. (2000). *Artibeus planirostris* (en promedio 54g de peso) es el único ejemplo de *Stenodermatini* distribuido ampliamente en áreas donde los recursos preferidos de esta tribu (moráceas *sensu lato*) son muy escasos o están ausente, sin embargo puede llegar a ser el

segundo frugívoro más importante a nivel local (Figs. 4, 5). Esta especie selecciona de forma diferencial frutos pertenecientes al sistema de *Sturnira*; por ejemplo consume una gran proporción de *Solanum riparium* y una baja proporción de otros *Solanum* comunes e importantes para *Sturnira* (e.g., *S. symmetricum*, *S. abutiloides*, *S. pseudocapsicum*). ¿Qué factores influyen en la selección de algunas especies de *Solanum* en desmedro de otras? una posible explicación surge a partir de las características de las plantas. Por ejemplo *S. riparium* es el *Solanum* con síndrome de quiropterocoria de mayor porte o tamaño disponible en el área de estudio (arbolito de <10 m de altura) es una especie común de ambientes secundarios, primarios y ribereños; presenta fenología extendida importantes para murciélagos (Fleming, 1986) y produce una oferta importante de frutos por noche (varios cientos durante los picos fenológicos obs per.); aunque estas plantas no pueden ser comparadas con las especies de *Ficus* y sus estrategias de dispersión, estas parecen remplazar a *Ficus* en el NOA. En contraposición, las otras especies de *Solanum* a pesar de ser comunes, son en su mayoría arbustos menores a 2 m que producen cosechas pequeñas por noche. De forma similar *Urera caracasana* y *Celtis iguanaeus* son importantes para *A. planirostris* durante la estación seca, estas también parecen remplazar a *Ficus* en el NOA, pero ciertamente de forma incompleta dada la baja diversidad de los murciélagos especializados en higos; solo una especie de *Artibeus* (u otro *Stenodermatini*) está presente en esta región. Además, la selección de plantas con ciertas características también pueden estar relacionada con la capacidad morfológica y etológica de *A. planirostris* para explotar los recursos disponibles. Por ejemplo el tamaño, tres veces mayor que el de *Sturnira*, es un factor clave que impacta en las características aerodinámicas como la envergadura, carga alar y maniobrabilidad (Norberg y Rayner, 1987) lo que podría limitar la capacidad de *A. planirostris* para volar en ambientes muy cerrados como el sotobosque; el mayor

tamaño también impacta en la fuerza de mordida lo que permite acceder a frutos más duros (Aguirre et al., 2003) y podría explicar la mayor proporción de *Celtis iguanaeus* en la dieta de *A. planirostris* con respecto a *Sturnira*. De esta manera el uso de ciertas plantas por parte de este frugívoro probablemente esté relacionado con el uso del hábitat, con sus capacidades morfológicas y con sus características etológicas (e.g., tiempo de búsqueda y manejo del fruto, área de forrajeo, etc.). En este estudio no se consideraron las características nutricionales y de antinutrientes (compuestos secundarios) de frutos, sin embargo estos factores pueden ser decisivos a la hora de seleccionar una especie de frutos en desmedro de otra (Levey y Karasov, 1989; Cipollini y Levey, 1997a, b; Cipollini, 2000) lo que podría explicar los patrones de selección entre las especies de murciélagos y sus diferencias con otros ensambles de frugívoros muy importantes como el de aves.

Meta-análisis y patrones de frugivoría emergentes en el Neotrópico.--Según el análisis de correspondencia (CA I) en el Neotrópico la estructura trófica de murciélagos frugívoros está determinada por dos gradientes; El primero se da a lo largo del eje I y separa las especies de *Sturnira* del resto de los frugívoros, lo que no implica que otros géneros puedan ocupar el espacio multivariado de *Sturnira* (Fig. 21) como es el caso de *Artibeus planirostris* y *A. toltecus*, dos Stenodermatini que habitan en las selvas subtropicales del sur y norte respectivamente; donde los géneros *Ficus* y *Cecropia* son raros o están ausentes. En estos ambientes estas especies se anidan dentro del sistema trófico de *Sturnira* (e.g., este estudio; Hernández-Conrique et al., 1997) e incorporan otros frutos con síndrome de quiropterocoria como *Conostegia*, *Urera* o *Celtis*. En Costa Rica, Dinerstein (1986) describe a *Artibeus toltecus* (15 g de peso) como un frugívoros que habita bosques primarios y consume frutos de *Eugenia* y *Solanum* principalmente, mientras que Fleming (1988) registra frutos de *Solanum* y *Piper* para la misma

área y al parecer es un ejemplo de forma "generalista" dentro de los Stenodermatini al igual que *A. planirostris*. Esta flexibilidad para moverse dentro de los diferentes núcleos dietarios o para explotar otros recursos localmente disponibles quizás son el motivo por el cual ambas especies se registran en el subtrópico norte y sur. Por otro lado, el segundo gradiente se da en el eje II y va desde los Carrollinae a los Stenodermatini, con los Sturnirini en el sector medio. En el extremo positivo del eje II se encuentra *Rhinophylla pumilio*, un pequeño Carrollinae (8 g) considerado una especie típica de hábitat de sotobosque (Bernard, 2001). En el ordenamiento esta especie se concentra en frutos de *Vismia*, *Philodendron*, *Piper* y *Marcgravia*, en orden de importancia. Cockle (2001) menciona la importancia de algunas epifitas de las familias Araceae y Cyclanthaceae en la dieta de esta especie, por su parte Gorchov et al. (1995) remarcan la importancia de *Vismia* y Guttiferae para este frugívoro y marca una clara diferencia con las especies simpátricas de *Carollia*. Lobova et al. (2009) mencionaran la importancia de *Philodendron* para *R. pumilio* en las Guayanas Francesas, sin embargo consideran a esta especie generalista en base al consumo periódico de *Senna*, un género utilizado por otras especies de frugívoros. Al parecer *Rhinophylla* consume plantas de sotobosque al igual que *Carollia*, sin embargo se especializa en espádices y bayas de epifitos (*Philodendron*, *Anthurium*, *Aechmea*) más que en arbustos (*Piper*, *Solanum*) por lo que se la puede considerar un especialista en frutos de epifitos. Además incluye bayas de *Vismia*, una planta que adquiere importancia en la dieta de *Carollia perspicillata*, *C. castanea* y *C. brevicauda* en la región Amazónica (Gorchov et al., 1995; Lobova et al., 2009). *Artibeus gnomus* y *Sturnira tilda* se ubican en el sector positivo del eje II, como resultado del consumo de *Banara* + *Vismia* y *Philodendron* respectivamente; sin embargo la posición de estas especies en el ordenamiento es discutible ya que en otros estudios se considera

a *A. gnomus* como un frugívoro de dosel especializado en frutos de *Ficus* y *Cecropia* (e.g., Gorchov et al., 1995; Bernard, 2001; Delaval et al., 2005), asimismo esta especie es analizada con un bajo número de muestras (n = 18); por lo que se espera un desplazamiento de su posición hacia el sector negativo del eje II con la incorporación de más evidencia. Por otra parte *S. tildae* es una especie que consume principalmente frutos de *Solanum* y *Piper* (e.g., Passos et al., 2003). Sin embargo, en las Guyana Francesas esta especie incluye una gran proporción de *Philodendron* como respuesta a la disminución de sus núcleos dietarios (Lobova et al., 2009), por lo que el origen del conjunto de datos y el bajo número de registros disponibles para otras áreas, probablemente estén influenciando la ubicación de la misma en el ordenamiento. La parte negativa del eje II se encuentra dominada por los Stenodermatini más los géneros *Glossophaga* y *Phyllostomus*. Estos últimos se encuentran asociados al intenso consumo de polen además de frutos e insectos, lo que les da un carácter de tipo generalista según Giannini y Kalko (2004). Además en el sector negativo del eje II los Stenodermatini muestran un gradiente desde las especies que consumen *Ficus* y *Cecropia* primariamente (>50% de la dieta) a especies especializadas solo en *Ficus*. Lo que concuerda con la extensa evidencia encontrada en la literatura (e.g., Heithaus et al., 1975; Bonaccorso, 1979; Bonaccorso y Humphrey, 1984; Fleming, 1986, 1988; Palmeirim et al., 1989; Gorchov et al., 1995; Lobova et al., 2003; Passos et al., 2003; Giannini y Kalko, 2004; Delaval et al., 2005; Pinto y Filho, 2006; Gonçalves Da Silva et al., 2008). De esta manera los patrones observados en el CA I concuerdan con las hipótesis de selección propuesta para los principales grupos de Phyllostomidae frugívoros por Fleming (1986), y Giannini y Kalko (2004); lo que claramente evidencia un forma de división o especialización en distintos subconjuntos de plantas como un mecanismo de

coexistencia entre los diferentes grupos de Phyllostomidae frugívoros en el Neotrópico.

En el CA II (matriz trópico-subtrópico) los frugívoros cuya distribución incluyen al subtropical (e.g., *Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium*, *S. tildae*, *Artibeus lituratus*, *A. jamaicensis*, etc.) muestran una alta fidelidad dietaria por aquellos frutos con síndrome de dispersión por murciélagos. En este caso los gradientes dietarios que se observan en las regiones tropicales se ven reducidos en su amplitud y todas las especies se vuelcan paulatinamente hacia la parte positiva del eje I, donde *Solanum* es el género de fruto importante. De esta manera, cuando los frugívoros de un determinado sistema (e.g., *Artibeus-Ficus*) pasan del trópico al subtrópico tienden a anidarse dentro del sistema siguiente (en este caso *Sturnira-Solanum-Piper*) como respuesta a los cambios en la diversidad y disponibilidad de los frutos quiropterócoros disponibles.

Los análisis que incluyen datos filogenéticos claramente demuestran una fuerte influencia de los factores históricos (filogenéticos) en el establecimiento de las estructuras tróficas en Phyllostomidae frugívoros. En todos los casos los nodos que resultaron significativos son troncales y/o profundos dentro del árbol (ver Tabla 14, Fig. 26). Estos explican por ancestralidad común los patrones de dietas descritos a partir de la matriz principal de dietas (Neotrópico). Por lo cual las hipótesis de especialización y partición del nicho trófico basadas en la ancestralidad común de los principales grupos de frugívoros (Giannini y Kalko, 2004), son soportadas como el principal camino en la evolución de los hábitos alimenticios y probablemente represente el mecanismo clave para favorecer la coexistencia de estos frugívoros simpátricos en el Neotrópico.

CONSIDERACIONES FINALES

Durante este estudio se ha realizado una descripción detallada de la estructura comunitaria de murciélagos en el subtrópico argentino. En todos los casos las comunidades mostraron valores de diversidad medianos a bajos con respecto a sitios tropicales (e.g., Laval y Fitch, 1977; Medellín, 1993; Simmons y Voss, 19998; Aguirre, 2002; Estrada y Coates-Estrada, 2002; Sampaio et al., 2003). Esto es el resultado de una caída de hasta un 50% de la riqueza específica en las áreas subtropicales de Argentina (Barquez y Díaz, 2001; Ojeda et al., 2008). En el gradiente latitudinal de las Yungas la diversidad sufre una disminución hacia el sur, lo cual se ve reflejado fuertemente en los cambios de riqueza específica de los Phyllostomidae, esto impacta fuertemente en la diversidad funcional de las comunidades. En el Norte se registró 8 gremios mientras que en el sur las especies se agruparon en 4 gremios tróficos. Las capturas en base a redes de niebla mostraron un predominio de frugívoros en cuanto al número de individuos en ambas selvas (>70% de las capturas), estos aportan una fracción importante a la composición específica de las comunidades (14-60% de las especies). De esta manera y al igual que en los sitios tropicales (e.g., Kalko et al., 1996a; Simmons y Voss, 1998; Bernard, 2001; Kalko y Handley, 2001), los Phyllostomidae frugívoros y de otros gremios son elementos predominantes de las estructuras comunitarias del subtrópico donde aportaron una parte importante de la diversidad funcional.

Las comunidades de frugívoros subtropicales se encuentran dominadas por algunas especies de los géneros *Sturnira*, *Artibeus* y *Carollia* en menor medida. En el sur de las Yungas se registró solo dos especies de *Sturnira* mientras que en el norte de las Yungas y en la selva Paranaense aparecen miembros de los restantes géneros. La comunidad de Iguazú muestra representantes de cada uno de los grupos de frugívoros, sin embargo es una

versión empobrecida de los sistemas tropicales (e.g., ver Bonaccorso, 1979; Kalko, 1997; Giannini y Kalko, 2004). Se ha observado una segregación altitudinal difusa entre las especies más comunes de *Sturnira* (*S. liliium* y *S. erythromos*) el cual se atribuye a los patrones continentales de distribución del género (especies de montaña vs. llanura); en las Yungas, el límite altitudinal entre estas especies es dependiente de la latitud. Los patrones de capturas son contrastantes en ambas selvas, en los sitios de Yungas hay un mínimo de capturas a finales de la estación seca que coincide con la mínima oferta de frutos; mientras que la selva Paranaense muestra un patrón más homogéneo de capturas, al igual que la disponibilidad de frutos (Tabla 7 y Fig. 12). Al parecer, en estos ambientes (selvas de llanura) otros factores como la temperatura, son determinantes en los patrones de actividad de los frugívoros (Mello et al., 2008). Los datos de dietas provenientes de cinco localidades estudiadas de forma estacional, más 23 localidades adicionales muestran un patrón consistente en la selección de frutos por parte de estos frugívoros. Todas las especies se alimentan de frutos quiropterócoros de la familia Solanaceae, Piperaceae y Moraceae *sensu lato* (*Ficus* + *Cecropia*). En las comunidades de Yungas, donde *Ficus* y *Cecropia* son raros o están ausentes, *Piper* y *Solanum* conforman más del 50% de las dietas. Mientras que en la selva Paranaense cada grupo de frugívoro se concentra en un subconjunto específico de plantas, este patrón se mantiene siguiendo las afinidades taxonómicas de cada grupo de frugívoros. Esto concuerda con las hipótesis de especialización dietaria desarrolladas por Fleming (1986) para un sitio tropical en Costa Rica. La importancia de *Solanum* o *Piper* en la dieta de *Sturnira* es dependiente de la disponibilidad local y sigue patrones de distribución altitudinales y latitudinales de las mismas. Al sur de las Yungas y en los sectores altos *Solanum* es dominante, mientras que *Piper* domina el norte del subtrópico argentino y las tierras de baja altitud. En las Yungas *Sturnira*

no muestra diferencias estacionales en el consumo de frutos, sin embargo *A. planirostris* consume más *Solanum* y *Piper* en la estación húmeda. En Iguazú, *S. liliium* consume más *Piper* que *Solanum* en la estación seca mientras que las especies de *Artibeus* consumen más *Cecropia* que *Ficus* durante la estación húmeda.

Los frutos disponibles en los sitios de estudio presentan gradientes morfológicos continuos relacionados principalmente con la oferta de pulpa (relación pulpa/semilla), tamaño y número de semillas en el eje I del PCA, además del tamaño y la forma de los frutos en el eje II. En este contexto los murciélagos seleccionan frutos de tamaños medianos a grandes con alta relación pulpa/semilla y con un gran número de semillas de pequeño tamaño. Aparte de la morfología, los frutos consumidos por murciélagos presentan la combinación de caracteres esperados para el síndrome de quiropterocoria (ver van der Pijl, 1972; Fleming, 1988; Kalko et al., 1996a; Korine et al., 2000; Lobova et al., 2009), con pocas excepciones restringidas a caracteres individuales de color.

Los análisis de correspondencia muestran que las estructuras tróficas de Phyllostomidae en el Neotrópico se ordenan a lo largo de dos gradientes continuos y ortogonales. Por un lado los Sturnirini se separan de los Carrollinae y de los Stenodermatini, mientras que en el segundo eje el gradiente va desde los Carrollinae a los Stenodermatini, con los Sturnirini en la parte media. Esto responde a un gradiente de consumo que va desde especies que consumen principalmente frutos de *Piper* más otros géneros (e.g., *Vismia* y *Philodendron*) a especies cuyo núcleo dietario se basa en *Ficus* y *Cecropia* mas otros frutos (e.g., *Maclura*, *Spondias*, *Muntingia*) con especies en el centro del gradiente que se concentran en el consumo de *Solanum* y *Piper* mas otras otros ítemes (e.g., *Randia*, *Urera*, *Celtis*, *Conostegia*). Esto apoya las hipótesis de especialización dietaria como

mecanismo de coexistencia entre especies simpátricas de Phyllostomidae (Fleming, 1986; Giannini y Kalko, 2004) en el marco de un análisis integral, que considera evidencia proveniente de diferentes regiones tropicales y subtropicales. Por otra parte el análisis de correspondencia (matriz trópico-subtrópico) muestra una reducción en la amplitud de estos gradientes dietarios cuando se pasa de un sistema tropical a un subtropical. De esta manera los frugívoros que llegan al subtrópico tienden a anidarse dentro del sistema murciélagofrutos dominantes (en este caso *Sturnira-Solanum*) sin importar su afinidad taxonómica, pertenencia a otra tribu o la disponibilidad de frutos con otros síndromes (e.g., de dispersión por aves).

Por último se pudo explicar los patrones de dietas emergentes a partir de meta-análisis mediante datos filogenéticos con los análisis de CPO. De esta forma se puede explicar los patrones de estructura trófica por ancestralidad común lo que evidencia una fuerte relación histórica en el establecimiento actual de las estructuras tróficas de los ensamblajes comunitarios de Phyllostomidae y apoya las hipótesis evolutivas propuestas por Giannini y Kalko (2004).

AGRADECIMIENTOS

Dedico este trabajo a mis padres Marta y Carlos, por su ejemplo de vida. Ambos supieron inculcar en mí el deseo constante de superación, la constancia y fortaleza necesaria para afrontar, día a día, los desafíos que se presentan en este camino de la vida.

Se me dificulta describir con palabras la gratitud que siento para con aquellas personas que me ayudaron durante el desarrollo de este trabajo.

Muchas personas me asistieron durante los muestreos de campo, con ellos compartí inolvidables noches de fogón, mientras recorriamos el tiempo entre redes, murciélagos y semillas. El muestreo en las Yungas fue particularmente dificultoso y planteó un gran desafío (por las distancias, accesibilidad, infraestructura de apoyo e impedimentos climáticos). Quiero agradecer a aquellas personas con las cuales supere algunos de los más difíciles viajes, sin su apoyo poco podría haber hecho. Estas personas son: Luz Carrizo, María Sandoval, Ignacio Ferro "Nachito", Norberto Giannini, Miriam Morales y Gabriel Rodríguez. También agradezco enormemente la compañía y colaboraron que me brindaron durante los viajes Lucia Krapovickas, Joaquín Brunet, Marcos Mollerach, Valentina Segura, David Flores "El Turko", Cesar Bracamonte, Walter Villafaña "El Almita", Omar Varela y Pedro Paulineli. A todos ellos gracias por su entusiasmo, buena predisposición y generosidad. Todos han hecho de aquellos días, momentos inolvidables que guardare por siempre en mi memoria.

Por su parte los muestreos en Iguazú se plantearon de una forma más relajada, gracia a las facilidades que brindó la Administración de Parques Nacionales y el Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales (CIES). Sin que esto no signifique un arduo trabajo de campo. Quiero agradecer con todo mi corazón a Luz Carrizo por acompañarme durante los dos largos muestreos de verano, y a Lucia Krapovickas y Joaquín Brunet por su compañía durante los muestreos de estación seca (gracias chicos por aguantar el calor, las avispas, los mosquitos y los cientos de *Sturnira* que con frecuencia teníamos en las redes). Patricio Ramírez Lloren y Fabián Gatti me ayudaron de forma desinteresada con la identificación de plantas. Durante mi estadía en el CIES Mónica Camposanos siempre me hizo sentir en casa, cuando regresábamos cansados de andar en el monte siempre nos esperaba con algo para comer o tomar (negrita, siempre te recordare con gran cariño). Eduardo Lestani "Mosquito" me ayudo

con el traslado de varias muestras, junto a Martín Morales, colaboraron de una forma u otra con la obtención de datos. Ambos fueron responsables de la parte social de mi estadía en Iguazú, a los dos, muchas gracias por brindarme su amistad.

Algunas de las personas que más influenciaron en este trabajo fueron Norberto Giannini, Ignacio Ferro, María Sandoval y Omar Varela. A ellos por sus aportes, discusiones, sugerencias y estímulo.

A mi pareja Luz por bancarme durante el desarrollo y escritura de este manuscrito.

Agradezco a mi director, Rubén Barquez, por brindarme un lugar de trabajo en el PIDBA lo que me permitió acceder a literatura especializada y a la infraestructura necesaria para el desarrollo de este trabajo; también le doy las gracias por el trabajo realizado en la corrección y edición de este manuscrito, por sus comentarios, observaciones y discusiones lo que contribuyó enormemente en la mejora y calidad de este trabajo.

Agradezco a mis compañeros del PIDBA por su compañía y constante apoyo. Con algunos de ellos viví muchos momentos y quehaceres cotidianos, como ser los incontables almuerzos compartidos con Analía Autino y Miriam Morales, las tardes arreglando redes, los preparativos del equipo (ya sea para una salida o por una llegada del campo) y tantos otros menesteres. Ellos siempre estuvieron dispuestos a brindar su ayuda de una forma u otra.

Agradezco a la Administración de Parques Nacionales y a la Delegación Técnica Regional NEA, por otorgarme con celeridad los permisos de estudio en el Parque Nacional Iguazú. En especial quiero destacar la colaboración brindada por los Guardaparques Justo Herrera, Cecilia Bellone y Martín Morales. El Sr. Juan J. Correa y B. Maximiliano me permitieron realizar los muestreos en Finca Las Capillas y El Durazno, respectivamente. Quiero

destacar la buena disposición y apoyo que me brindó René Díaz en varios viajes a Las Capillas.

Este trabajo se desarrolló gracias al apoyo económico brindado por el CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) y por Idea Wild. Muchos de los datos de Yungas, se tomaron en el marco de los proyectos del PIDBA (bajo la responsabilidad de mi director), y durante los muestreos de tesis del Dr. Ignacio Ferro y de la Lic. Daniela Miotti. Estos estuvieron financiados por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, y por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica.

Por último agradezco a la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo y a la Universidad Nacional de Tucumán por abrirme sus puertas y permitirme realizar mis estudios de Grado y Postgrado en su casa.

LITERATURA CITADA

- Aguirre, L.F. 2002. Structure of a Neotropical savanna bat community. *Journal of Mammalogy*, 83:775-784.
- Aguirre, L.F., A. Herrel, R. Van Damme y E. Matthysen. 2003. The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology*, 17:201-212.
- Ascorra, C., S. Solari y D.E. Wilson. 1996. Diversidad y ecología de los quirópteros en Pakitza. Pp. 593-612, en: *Manu. The biodiversity of Southeastern Peru* (D.E. Wilson y A. Sandoval, eds.). Editorial Horizonte, Lima, Perú.
- Autino, A.G. y R.M. Barquez. 1994. Patrones reproductivos y alimenticios de dos especies simpátricas del género *Sturnira* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mastozoología Neotropical*, 1:73-80.

- Ayarde, H. 1995. Estructura de un sector de selva premontana. Reserva Fiscal Parque la Florida, Tucumán, Argentina. Pp. 69-78, en: Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña (A.D. Brown y H.R. Grau, eds.). LIEY, Tucumán, Argentina.
- Barquez, R.M. 2006. Orden Chiroptera Blumenbach, 1779. Pp. 56-86, en: Mamíferos de Argentina, Sistemática y Distribución (R.M. Barquez, M.M. Díaz y R.A. Ojeda, eds.). San Miguel de Tucumán: Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos.
- Barquez, R.M. y M.M. Díaz. 2001. Bats of the Argentina Yungas: a systematic and distributional analysis. Acta Zoológica Mexicana (n.s.), 82:29-81.
- Barquez, R.M., M.A. Mares y J.K. Braun. 1999. The Bats of Argentina. Special Publications, Museum of Texas Tech University, 42:1-275.
- Barquez, R.M., M.S. Sánchez y J.C. Bracamonte. 2009. Nueva especie de *Eptesicus* (Chiroptera, Vespertilionidae) para Argentina. Mastozoología Neotropical, 16:199-203.
- Barquez, R.M., N.P. Giannini y M.A. Mares. 1993. Guide to the bats of Argentina. Oklahoma Museum of natural History. Norman, 119 pp.
- Berg, C.C., M.A. Vázquez y F. Kooy. 1984. *Ficus* species of Brazil Amazonia and the Guianas. Supl. Acta Amazonica, 14:159-194.
- Bernard, E. 2001. Vertical stratification of bat communities in primary forests of central Amazon, Brazil. Journal of Tropical Ecology, 17:115-126.
- Bernard, E. y M.B. Fenton. 2002. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in forest fragments, primary forests, and savannas in Central Amazonia, Brazil. Canadian Journal of Zoology, 80:1124-1140.
- Blake, J.C. y M. Rougés. 1997. Variation in capture rate of understory birds in the El Rey national Park, Northwestern Argentina. Ornitología Neotropical, 8:185-193.

- Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in the Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum of Biological Science*, 24:359-408.
- Bonaccorso, F.J. y S.R. Humphrey. 1984. Fruit bat niche dynamics: their role in maintaining tropical forest diversity. Pp. 169-183, en: *Tropical rain-forest: the Leeds symposium* (A.C. Chadwick y S.L. Sutton, eds.). Leeds Philosophical & Literary Society, Leeds.
- Bonaccorso, F.J., J.R. Winkelmann, D. Shin, C.I. Agrawal, N. Aslami, C. Bonney, A. Hsu, P.E. Jekielek, A.K. Knox, S.J. Kopach, T.D. Jennings, J.R. Lasky, S.A. Menesale, J.H. Richards, J.A. Rutland, A.K. Sessa, L. Zhaurova y T.k. Kunz. 2006. Evidence for exploitative competition: comparative foraging behavior and roosting ecology of short-tailed fruit bats (Phyllostomidae). *Biotropica*, 39:249-256.
- Brosset, A. y P. Charles-Dominique. 1990. The bats from French Guianas: a taxonomic, faunistic and ecological approach. *Mammalia*, 54:509-560.
- Brown, A.D. 1995a. Fenología y caída de hojarasca en las selvas montanas del Parque Nacional El Rey, Argentina. Pp. 93-102, en: *Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña* (A.D. Brown y H.R. Grau, eds.). Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de Las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán.
- Brown, A.D. 1995b. Fitogeografía y conservación de las Selvas de Montaña del Norte de Argentina. Pp. 663-672, en: *Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña* (A.D. Brown y H.R. Grau, eds.). Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de Las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán.
- Brown, A.D. y M. Kappelle. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotrópico: una síntesis regional. Pp. 25-40, en: *Bosques nublados del Neotrópico* (M. Kappelle y A.D.

- Brown, eds.). Instituto Nacional de Biodiversidad, San José de Costa Rica.
- Brown, A.D., H.R. Grau, L.R. Malizia y A. Grau. 2001. Argentina. Pp. 623-659, en: Bosques nublados del Neotrópico (M. Kappelle y A.D. Brown, eds.). Instituto Nacional de Biodiversidad, San José de Costa Rica.
- Brown, J.H. 1999. Macroecology: progress and prospect. *Oikos*, 87:7-14.
- Brunet-Rossinni, A.K. y G.S. Wilkinson. 2009. Methods for age estimation and the study of senescence. Pp. 316-325, en: Ecological and behavioral methods for the study of bats (T.H. Kunz, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Cabrera, A. y A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. OEA, Serie de Biología, 13:1-122.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas de la República Argentina. Enciclopedia de Agricultura, Jardinería y Floricultura, 2:1-85. Acme, Bs. As.
- Cabrera, A.L. 1983. Solanaceae. Pp- 292-493, en: La flora ilustrada de la provincia de Jujuy, República Argentina (A.L. Cabrera, ed.). Colección Científica del INTA, parte VIII, Buenos Aires, Argentina.
- Cáceres, N.C., L.Z. Prates, I.R. Chizoni Jr. y M.E. Graipel. 2009. Frugivory by the black-eared oposum *Didelphis aurita* in the Atlantic forest of southern Brazil: roles of sex, season and sympatric species. *Biotemas*, 22:203-211.
- Capllonch, P., A.G. Autino, M.M. Díaz, R.M. Barquez y M. Goytia. 1997. Los mamíferos del Parque Biológico Sierra de San Javier, Tucumán Argentina: observaciones sobre su sistemática y distribución. *Mastozoología Neotropical*, 4:49-71.
- Pereira Carauta, J. 1989. *Ficus* (Moraceae) no Brasil: Conservação e Taxonomia. *Albertoa* 2, 365 pp.
- Carlos, T.A., J.A. Collazo y M.J. Groom. 2003. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern

- consistency and implications for seed removal. *Oecologia*, 134:119-131.
- Cipollini, M.L. 2000. Secondary metabolites of vertebrate-dispersed fruits: evidence for adaptive functions. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73:421-440.
- Cipollini, M.L. y D.J. Levey. 1997a. Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *American Naturalist*, 50:346-372.
- Cipollini, M.L. y D.L. Levey. 1997b. Why are some fruits toxic? Glycoalkaloids in *Solanum* and fruit choice by vertebrates. *Ecology*, 78:782-798.
- Cockle, A. 2001. The dispersal and recruitment of *Cyclanthaceae* and *Philodendron* (Araceae) understory root-climbing vine. Pp. 251-263, en: *Nouragues: dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest* (M. Bongers, M. Charles-Dominique, P.M. Forget y M. Thery, eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Crisci, J.V. y M.F. López Armengol. 1983. Introducción a las teorías y prácticas de la taxonomía numérica. *OEA, Serie de Biología*, 26:1-131.
- Deginani, N.B. 2001. Las especies argentinas del género *Passiflora* (Passifloraceae). *Darwiniana*, 39:43-129.
- Delaval, M., M. Henry y P. Charles-Dominique. 2005. Interspecific competition and niche partitioning: example of a Neotropical rainforest bats community. *Review Ecology-Terre Vie*, 60:149-165.
- Dennis, A.J. 2007. Frugivores and Frugivory. Pp 1-3, en: *Seed dispersal, theory and its application in a changing world* (A.J. Dennis, E.W. Schupp y D.A. Westcott, eds.). CABI North American office.

- Di Bitetti, M.S., G. Placci y L.A. Dietz. 2003. A biodiversity vision for the upper Paraná Atlantic Forest Ecoregion: Designing a biodiversity conservation landscape and setting priorities for conservation action. Washington, D.C., World Wildlife Fund.
- Digilio, P.L. y P.R. Legname. 1966. Los arboles indígenas de la provincia de Tucumán. Opera Lilloana XV, 130 pp.
- Dimitri, M.J., I.R. Volkart de Hualde, C. Ambrosium de Brizuela y F.A.T. Fano. 1974. La flora arbórea del Parque Nacional Iguazú. Anales de Parques Nacionales, Tomo XII. Servicio de Parques Nacionales, Buenos Aires, 180 pp.
- Dinerstein, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican Cloud Forest. *Biotropica*, 18:307-318.
- dos Reis, N.R. y M.F. Muller. 1995. Bat diversity of forest and open areas in a subtropical region of south Brazil. *Ecología Austral*, 5:31-36.
- Dumont, E.R. 2007. Feeding mechanisms in bats: variation within the constraints of flight. *Integrative and Comparative Biology*, 47:137-146.
- Duque-Márquez, A., D. Ruiz-Ramoni y M. Muñoz-Romo. 2009. Preliminary study of the dynamic of folivory in the frugivorous bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Venezuela. IMC10, Mendoza, Argentina.
- Entling, W., M.H. Schmidt, S. Bacher, R. Brandl y W. Nentwig. 2007. Niche properties of Central European spiders: shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Global Ecology and Biogeography*, 16:440-448.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic hábitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*, 103:237-245.

- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2001a. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 17:627-646.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2001b. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography*, 24:94-102.
- Fenton, M.B. y W. Bogdanowicz. 2002. Relationship between external morphology and foraging behavior: bats in the genus *Myotis*. *Canadian Journal of Zoology*, 80:1004-1013.
- Fischer, K.E. y C.A. Chapman. 1993. Frugivores and fruit syndromes: Differences in patterns at the genus and species level. *Oikos*, 66:472-482.
- Fleming, T.H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pp. 105-118, en: *Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada y T.H. Fleming, eds.). Dr. Junk Publishers, Dordrecht. Netherlands.
- Fleming, T.H. 1988. *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. Wildlife Behavior and Ecology Series. Chicago University Press, 365 pp.
- Fleming, T.H. 1991. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 72:493-501.
- Fleming, T.H. 2005. The relationship between species richness of vertebrate mutualists and their food plants in tropical and subtropical communities differ among hemispheres. *Oikos*, 111:556-562.
- Fleming, T.H. y E.R. Heithaus. 1986. Seasonal foraging of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy*, 67:660-671.
- Fleming, T.H. y N. Muchhala. 2008. Nectar-feeding bird and bat niche in two worlds: pantropical comparisons of vertebrate pollination systems. *Journal of Biogeography*, 35:764-780.

- Fleming, T.H., C.F. Willians, F.J. Bonaccorso y L.H. Herbst. 1985. Phenology, seed dispersal and colonization in *Muntingia calabura*, a Neotropical pioneer tree. *American Journal of botany*, 72:383-391.
- Fleming, T.H., E.T. Hooper y D.E. Wilson. 1972. Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology*, 53:555-569.
- Fleming, T.H., R. Breitwisch y G.H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18:91-109.
- Freeman, P.W. 1984. Functional cranial analysis of large animal-eating bats (Microchiroptera). *Biological Journal of Linnean Society*, 21:387-408.
- Freeman, P.W. 1988. Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera): dental and cranial adaptations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 33:249-272.
- Freeman, P.W. 2000. Macroevolution in microchiroptera: recoupling morphology and ecology with phylogeny. *Evolutionary Ecology Research*, 2: 317-335.
- Gardner, A.L. 2007. Family Phyllostomidae Gray, 1825. Pp. 207-363, en: *Mammals of South America*, volume 1, Marsupials, Xenarthrans, shrew, and bats (A.L. Gardner, ed.). The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Giannini, N.P. 1999a. Selection of diet and elevation by sympatric species of *Sturnira* in an Andean rainforest. *Journal of Mammalogy*, 80:1186-1195.
- Giannini, N.P. 1999b. La interacción de aves-murciélagos-plantas en el sistema de frugivoría y dispersión de semillas en San Javier, Tucumán, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, 160 pp.

- Giannini, N.P. 2003. Canonical Phylogenetic Ordination. *Systematic Biology*, 52:684-695.
- Giannini, N.P. y E.K.V. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos*, 105:209-220.
- Giannini, N.P. y E.K.V. Kalko. 2005. The guild structure of animalivorous leaf-nosed bats of Barro Colorado Island, Panama, revised. *Acta Chiropterologica*, 7:131-146.
- Gibson, J.P. y N.T. Wheelwright. 1995. Genetic structure in a population of a tree *Ocotea tenera* (Lauraceae): influence of avian seed dispersal. *Oecologia*, 103:49-54.
- Gonçalves Da Silva, A., O. Gaona y R.A. Medellín. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon forest, México. *Journal of Mammalogy*, 89:43-49.
- Gorchov, L.G., F. Cornejo, C.F. Ascorra y M. Jaramillo. 1995. Dietary overlap between frugivorous birds and bats in the Peruvian Amazon. *Oikos*, 74:235-250.
- Gotelli, N.J. y R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4:379-391.
- Gotelli, N.J. y G.L. Entsminger. 2006. EcoSim: null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence & Kelsey-Bear, Jericho. Disponible en: <http://garyentsminger.com/ecosim/index.htm>.
- Gotelli, N.J. y G.R. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian institution press, Washington and London, 359 pp.
- Greenacre, M.J. y E.S. Verba. 1984. Graphical display and interpretation of antelope census data in African wildlife areas, using Correspondence Analysis. *Ecology*, 65:984-997.
- Guillén-Servent, A. y C. Ibáñez. 2007. Unusual echolocation behavior in a small molossid bat, *Molossops temminckii*, that forages near background clutter. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61:1599-1613.

- Hayes, J.P., H.K. Ober y R.E. Sherwin. 2009. Survey and monitoring of bats. Pp. 112-129, en: Ecological and behavioral methods for the study of bats, second edition (T.H. Kunz y S. Parsons, eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Heithaus, E.R., T.H. Fleming y P.A. Ople. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 56:841-854.
- Hernández-Conrique, D., L.I. Iñiguez-Dávalos y J.F. Storz. 1997. Selective feeding by Phyllostomid fruit bats in a subtropical montane cloud forest. *Biotropica*, 29:376-379.
- Herrera, C.M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruits characteristics. *Ecological Monographs*, 57:305-331.
- Herrera, C.M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: Ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 26:705-727.
- Howe, H.F. 1984. Constraints on the evolution of mutualisms. *American Naturalist*, 123:764-777.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pp. 123-190, en: Seed dispersal (D.R. Murray, ed.) Academic Press, New York.
- Howe, H.H. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:201-238.
- Humphrey, S.R., F.J. Bonaccorso y T.L. Zinn. 1983. Guild structure of surface-gleaning bats in Panama. *Ecology*, 64:284-294.
- Hunzinger, H. 1995. La precipitación horizontal: su importancia para el bosque y a nivel de cuencas en la Sierra de San Javier, Tucumán, Argentina. Pp. 55-58, en: Investigación, Conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña (A.D. Brown y H.R. Grau, eds.). Laboratorio de

- Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Iudica, C.A. 1995. Frugivoría en murciélagos: el frutero común (*Sturnira lilium*) en las Yungas de Jujuy, Argentina. Pp. 123-128, en: Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña; (A.D. Brown y H.R. Grau, eds.). Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers - A comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *The American Naturalist*, 145:163-191.
- Kalka, M.B., A.R. Smith y E.K.V. Kalko. 2008. Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science*, 320:71.
- Kalko, E.K.V. 1997. Diversity in tropical bats. Pp:13-43, en: *Tropical Biodiversity and Systematics* (H. Ulrich, ed.). Zool Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany.
- Kalko, E.K.V. y M.A. Condon. 1998. Echolocation, olfaction and fruit display: how bats find fruit of flagellichorous cucurbits. *Functional Ecology*, 12:364-372.
- Kalko, E.K.V. y C.O. Handley Jr. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*, 153:319-333.
- Kalko, E.K.V., E.A. Herre y C.O. Handley Jr. 1996a. The relation of fig fruit characters to fruit-eating bats in the New and Old World Tropics. *Journal of Biogeography*, 23:593-607.
- Kalko, E.K.V., C.O. Handley Jr. y D. Handley. 1996b. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. Pp:503-553, en: *Long-term studies*

- in vertebrate communities (M. Cody y J Smallwood, eds.). Academic Press, Los Angeles.
- Klingbeil, B.T. y M.R. Willing. 2010. Seasonal differences in population-, ensemble- and community-level response of bats to landscape structure in Amazonia. *Oikos*, 000:001-011.
- Korine, C., E.K.V. Kalko y E.A. Herre. 2000. Fruit characteristics and factors affecting fruit removal in Panamanian community of strangler figs. *Oecologia*, 123:560-568.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological methodology*. 2nd ed. Addison-Welsey Educational Publishers Inc., Menlo Park, Calif.
- Kunz, T.H. y C.A. Díaz. 1995. Folivory in Fruit-Eating Bats, with New Evidence from *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Biotropica*, 27:106-120.
- Kunz, T.H., R. Hodgkison y C.D. Weise. 2009. Methods of capturing and handling bats. Pp. 3-35, en: *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, second edition (T.H. Kunz y S. Parsons, eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Lang, A.B., E.K.V. Kalko, H. Römer, C. Bockholdt y D.K.N. Dechmann. 2006. Activity levels and katydidis in relation to the lunar cycle. *Oecologia*, 146:659-666.
- Laska, M. 1990. Food transit time and carbohydrate use in three Phyllostomid bat species. *Z. Säugetierkunde*, 55:49-54.
- Laval, R.K. y H.S. Fitch. 1977. Structure, movement, and reproduction in three Costa Rican bat communities. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 69:1-28.

- Lawlor, L.R. 1980. Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *The American Naturalist*, 116:394-408.
- Legname, P.R. 1982. Árboles indígenas del noroeste argentino. *Opera Lilloana*, 34, 155pp.
- Leigh, E.G. Jr. 1999. Tropical forest ecology. A view from Barro Colorado Island. Oxford University Press.
- Lepš, J. y P. Šmilauer. 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge.
- Levey, D.J. y W.H. Karasov. 1989. Digestive responses of temperate birds switched to fruit or insect diets. *Auk*, 106:657-686.
- Levey, D.J., J.J. Tewksbury, I. Izhaki, E. Tsahar y D.C. Haak. 2007. Why fruit secondary compounds are of primary importance. Pp: 37-58, en: *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (A. Dennis, E.W. Schupp, R.J. Green y D.W. Westcott, eds.). CAB International Publishing. Wallingford, U.K.
- Levey, D.J., T.C. Moermond y J.S. Denslow. 1994. Frugivory: An overview. Pp. 282-294, en: *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rainforest* (L. McDade, K.S. Bawa, H.A. Hespenheide y G.S. Hartshon, eds.). University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Levin, S.S., H.C. Muller-Landau, R. Nathan y J. Chave. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review Ecology and Evolution Systematic*, 34:575-604.
- Lobova, T.A. y S.A. Mori. 2004. Epizoochorous dispersal by bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 20:581-582.

- Lobova, T.A., S.A. Mori, F. Blanchard, H. Peckham y P. Charles-Dominique. 2003. *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany*, 90:388-403.
- Lobova, T.A., C.K. Geiselman y S.A. Mori. 2009. Seed dispersal by bats in the Neotropics. *Memoirs of The New York Botanical Garden*, Volumen 101, The New York Botanical Garden, 473 pp.
- Loiselle, B.A. y J.G. Blake. 1990. Diets of understory fruit-eating birds in Costa Rica: seasonality and resource abundance. *Studies in Avian Biology*, 13:91-103.
- Loiselle, B.A. y J.G. Blake. 1993. Spatial distribution of understory fruit-eating birds and fruiting plants in a neotropical lowland wet forest. Pp. 177-189, en: *Frugivory and seed dispersal vegetatio: Ecological and evolutionary aspects* (T.H. Fleming y A. Estrada, eds.). *Vegetatio*, 107-108.
- Lomáscolo, S.B., y H.M. Schaefer. 2010. Signal convergence in fruits: a result of selection by frugivores?. *Journal of Evolutionary Biology*, 23:614-624.
- Lomáscolo, S.B., P. Speranza y R.T. Kimball. 2008. Correlated evolution of fig size and color supports the dispersal syndromes hypothesis. *Oecologia*, 156:783-796.
- López, J.A., E.L. Little, G.F. Ritz, J.S. Rombold y W.J. Hahn. 1987. *Árboles comunes del Paraguay, Ñande Yvyra Mata Kuera*. ed. Cuerpo de Paz, U.S., Asunción.
- López, J.E. y C. Vaughan. 2007. Food niche overlap among Neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical (Int. J. Trop. Biol.)*, 55:301-313.

- Lorenzi, H. 1998. Árvores brasileiras. Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. Vol. 1, 2ª ed. Nova Odessa. São Paulo: Plantarum.
- Lou, S. y C.L. Yurrita. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 21:83-94.
- Mancina, C.A., L. García-Rivera y R.T. Capote. 2007. Habitat use by phyllostomid bat assemblages in secondary forests of the 'Sierra del Rosario' reserve, Cuba. *Acta Chiropterologica*, 9:203-218.
- Mangione, A.M. y F. Bozinovic. 2003. Ecología nutricional y estrategias de digestión: compromisos entre obtención de energía y eliminación de toxinas. Pp. 15-150, en: *Fisiología ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudio en animales* (F. Bozinovic, ed.). Ediciones Universidad Católica de Chile.
- Marinho-Filho, J.S. 1991. The coexistence of two frugivorous bats species and the phenology of their food plant in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 7:59-67.
- Medellín, R.A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. Pp. 333-354, en: *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México. Publicaciones Especiales* (R.A. Medellín y G. Ceballos, eds.). Asociación Americana, aspecto de su biogeografía, ecología y utilización. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, Venezuela.
- Mello, M.A.R. 2006. "Interações entre o morcego *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae) e plantas da Família Solanaceae". Tesis Doctoral, Universidade Estadual de Campinas, Brasil. 139pp.
- Mello, M.A.R., E.K.V. Kalko y W.R. Silva. 2008. Diet and abundance of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a Brazilian montane Atlantic forest. *Journal of Mammalogy*, 89:485-492.

- Meyer, T. 1963. Estudios sobre la selva tucumana. La selva de Mirtáceas de Las Pavas. Opera Lilloana X, 144 pp.
- Minetti, J.L., M.E. Bobba y C. Hernández. 2005. Régimen espacial de temperaturas en el Noroeste de Argentina. Pp. 141-161, en: El clima del Noroeste Argentino (J.L. Mineti, ed.). Laboratorio Climatológico Sudamericano (LCS), Editorial Magna.
- Morales, J.M., M. Sirombra y A.D. Brown. 1995. Riqueza de árboles en las Yungas Argentinas. Pp. 163-174, en: Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña (A.D Brown y H.R. Grau, eds.). Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de Las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán.
- Moreno, C.E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Manual & Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 86 pp.
- Morrison, D.W. 1978. Lunar phobia a Neotropical bats, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Animal Behavior*, 26:852-855.
- Morton, C.V. 1976. A revision of the argentine species of *Solanum*. Academia de Ciencias de Córdoba, Argentina, 260 pp.
- Muller, F.M. y N.R. dos Reis. 1992. Partição de recursos alimentares entre quatro species de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae). *Revta Brasileira Zoologia*, 9:345-355.
- Murray, G.K. 1988. Avian seed dispersal of three Neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monograph*, 58:271-298.
- Muscarella, R. y T.H. Fleming. 2007. The Role of Frugivorous Bats in Tropical Forest Succession. *Biological Reviews*, 82:573-590.
- 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 of London,
Series B, 316:335-427.

- Ojeda, R.A. 1999. Biodiversidad y conservación de mamíferos de la interface tropical-templada de la Argentina. Pp. 443- 462, en: Biodiversidad y Uso de la Tierra: Conceptos y Ejemplos de Latinoamérica (S.D. Matteucci, O.T. Solbrig, J. Morello y G. Halffter, eds.). Buenos Aires: Eudeba, Universidad de Buenos Aires
- Ojeda, R.A., R.M. Barquez, J. Stadler y R. Brandl. 2008. Decline of Mammal Species Diversity along the Yungas Forest of Argentina. *Biotropica*, 40:515-52.
- Ortega Torres, E., L. Stutz de Ortega y R. Spichiger. 1989. Flora del Paraguay. Noventa especies forestales del Paraguay. Editions of Conservatoire the Jardin botaniques de la Ville de Genève. Missouri Botanical Garden. Genève, Suiza, Saint Louis, USA, 218 pp.
- Palmeirim, J.M., D.L. Gorchov y S. Stoleson. 1989. Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats?. *Oecologia*, 79:403-411.
- Passos, F.C. y G. Graciolli. 2004. Observações da dieta de *Artibeus lituratus* (Olfers) (Chiroptera, Phyllostomidae) em duas áreas do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 21:487-489.
- Passos, F.C., W.R. Silva, W.A. Pedro y M.R. Bonin. 2003. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 20:511-517.
- Passos, J.G. y M. Passamani. 2003. *Artibeus lituratus* (Chiroptera, Phyllostomidae): biologia e dispersão de sementes no Parque do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão, Santa Teresa (ES). *Natureza on Line*, 1:1-6.

- Patterson, B.D., M.R. Willig y R.D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of Ecological organization. Pp. 536-579, en: Bat ecology (T.H. Kunz y B. Fenton Eds.) Univ. Chicago Press.
- Carauta, P.P., y J. Pedro. 1989. *Ficus* (Moraceae) no Brasil: conservação e taxonomia. *Albertoa*. 2: 64-365.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:53-74.
- Pinto, D. y H.O. Filho. 2006. Dieta de quartos species de filostomídeos fruívoros (Chiroptera, Mammalia) do Parque Municipal do Cinturão Verde de Cianorte, Paraná, Brasil. *Chiroptera Neotropical*, 12:274-279.
- Placci, L.G., S.I. Arditi y L.E. Cioteck. 1994. Productividad de hojas, flores y frutos en el Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Yvyrareta* 5: 49-56.
- Placci, L.G. y M. Di Bitetti. 2005. Situación ambiental en la Ecorregión del Bosque Atlántico del alto Paraná (selva Paranaense). *La Situación Ambiental Argentina 2005*.
- Racey, P.A. 2009. Reproductive assessment of bats. Pp. 249-264, en: *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, 2^{da} edición (T.H. Kunz y S. Parsons, eds.). The Johns Hopkins University Press.
- Rohlf, F.J. 2000. NTSYS-pc: Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.1, User Guide. Department of Ecology and Evolutions, State University of New York, Stony Brook, 44pp.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative role of local and regional process. *Science*, 235:167-171.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350.
- Ruiz-Ramoni, D., P. Ramoni-Perazzi, A. Duque-Márquez, L.E. Gámez y M. Muñoz-Romo. 2009. First report of folivory in the large

- fruit-eating bat, *Artibeus amplus* (Chiroptera: Phyllostomidae). IMC10, Mendoza, Argentina.
- Sampaio, E., E.K.V. Kalko, E. Bernard, B. Rodríguez-Herrera y C.O. Handley Jr. 2003. A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38:17-31.
- Sandoval, M.L., C.A. Szumik, y R.M. Barquez. 2010a. Bats and marsupials as indicators of endemism in the Yungas forest of Argentina. *Zoological Research*, 31:633-644.
- Sandoval, M.L., M.S. Sánchez y R.M. Barquez. 2010b. Mammalia, Chiroptera Blumenbach, 1779: New locality records, filling gaps, and geographic distribution maps from Northern Argentina. *Check List*, 6:64-70.
- Schnitzler, H.U. y E.K.V. Kalko. 1998. How echolocating bats search for food. Pp. 183-196, en: *Bats, phylogeny, morphology, echolocation and conservation biology* (T.H. Kunz y P.A. Racey, eds.) Smithsonian Institution Press.
- Simmons, N.B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312-529, en: *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference, Third Edition, Volumen 1* (D.E. Wilson y D.M. Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press.
- Simmons, N.B. y R.S. Voss. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237:1-219.
- Srur, M., F. Gatti, V. Benesovsky, J. Herrera, R. Melzew y M. Camposano. 2007. Identificación, caracterización y mapeo de los ambientes del Parque Nacional Iguazú. Informe final. Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales, Delegación Técnica Regional NEA. Administración de Parques Nacionales, Argentina.

- Szumik, C.A., S. Nomdedeu, A. Panizza, L. Aagesen, D. Casagrande, F. Navarro, J.M. Díaz Gómez, M.L. Sandoval, D. Baldo, G. Sanblas, F. Cuezco, L. Taher, P. Goloboff, M. Lizarralde y F. Zuloaga. 2007. Biogeografía del Norte argentino (paralelo 21 a 32): primer ensayo utilizando vertebrados, insectos y plantas. *Drawiniana*. 45:49-51.
- Tebbs, M.C. 1989. Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World 1. Review of characters and taxonomy of *Piper* section *Macrostachys*. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botanic*, 19:117-158.
- Tebbs, M.C. 1990. Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World 2. The taxonomy of *Piper* section *Churumayu*. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botanic*, 20:193-236.
- Tebbs, M.C. 1993. Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World 3. The taxonomy of *Piper* section *Lepianthe* and *Radula*. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Botanic*, 23:1-50.
- ter Braak, C.F.J. 1995. Ordination. Pp. 91-173, en: *Data analysis in community and landscape ecology* (R.H.G. Jongman, C.F.J. ter Braak y O.F.R. van Tongeren, eds.). Pudoc, Wageningen, The Netherlands.
- ter Braak, C.J.F. 1986 Canonical Correspondence Analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67:1167-1179.
- ter Braak, C.J.F. y Šmilauer, P. 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca NY, USA), 500 pp.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. Pp. 371-384, en: *Frugivores and seed dispersal* (A. Estrada y T.H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk.

- Thies, W. y E.K.V. Kalko. 2004. Phenology of Neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos*, 104:362-376.
- Thies, W., E.K.V. Kalko y H. Schnitzler. 1998. The role of echolocation and olfaction in two Neotropical fruit-eating bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea*, feeding on *Piper*. *Behavior Ecology Sociobiology*, 42:397-409.
- Traveset, A., A.W. Robertson y J. Rodríguez-Pérez. 2007. A review on the role of endozoochory in seed germination. Pp 78-102, en: *Seed dispersal, theory and its application in a changing world* (A.J. Dennis, E.W. Schupp y D.A. Westcott, eds.). CABI North American office.
- Valido, A., H.M. Schaefer y P. Jordano. 2010. Colour, design and reward: phenotypic integration of fleshy fruit displays. *Journal of Evolutionary Biology*, 24:751-760.
- van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag Berlin, 153 pp.
- van Tongeren, O.F.J. 1995. Cluster Analysis. Pp. 174-212, en: *Data analysis in community and landscape ecology* (R.H.G. Jongman, C.F.J. ter Braak y O.F.R. van Tongeren, eds.). Pudon, Wageningen, The Netherlands.
- Wendeln, M.C., J.R. Runkle y E.K.V. Kalko. 2000. Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica*, 32:489-501.
- Yuncker, T.G. 1955. The Piperaceae of Argentina, Bolivia and Chile. *Lilloa* 27:97-303.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 662 pp.
- Zortéa, M. 1994. Folivory in *Platyrrhinus (Vampyrops) lineatus*. *Bat Research News*, 34:59-60.

Zuloaga, F.O. y O. Morrone (eds.). 1999. Catálogo de las Plantas Vasculares de la Argentina. Dicotyledoneae. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 74:1-1246.

APÉNDICES

Apéndice 1.--Lista de las localidades estudiadas durante el periodo 2004-2008, se marcan con "*" las estudiadas de forma estacional durante 2006-2008. En los restantes sitios se tomaron datos de dieta durante los muestreos preliminares y durante el desarrollo de los estudio de la Lic. Mioti M.D., Dr. Ferro L.I. y el Dr. Barquez R.M. Las localidades se organizan de Norte a Sur para las Yungas, y al final se listan las dos localidades estudiadas para el Parque Nacional Iguazú, selva Paranaense.

1 - Campo Largo, km 74.5 sobre Ruta Prov. (Salta, Gral. José de San Martín) 22.03°S 63.93°O, 900 m.

2 - Finca Falcón, app. 3 km al NO del pozo de agua N° 5, cercanías del Río Seco (Salta, Gral. José de San Martín) 22.31°S 63.97°O, 850 m.

3 - 12.6 Km O de Piquirenda Viejo (Salta, Gral. José de San Martín) 22.33°S 63.83°O, 750 m.

4 - App. 20 km (por ruta) al O NO de Vespucio, sobre Río Seco (Salta, Gral. José de San Martín) 22.54°S 64.00°O, 570 m.

5 - 18 Km al NO del cruce de rutas 50 y 19 por ruta 19, sobre arrollo Arrazayal (Salta, Santa Victoria) 22.65°S 64.42°O, 450 m.

6 - Finca Río Seco, 37 km al NNO de Embarcación (Salta, Gral. José de San Martín) 22.88°S 64.05°O, 400 m.

- 7 - 43,7 Km del cruce de ruta 50 y 18 camino a Isla de Cañas sobre ruta 18 (Salta, Oran) 23.00°S 64.55°O, 650 m.
- 8 - Finca Los Dos Ríos 11 Km N y 11 Km O de Oran (Salta, Oran) 23.09°S 64.44°O, 400 m.
- 9 - Río Colorado, 25 Km O del Oculito, Camino a San Andrés (Salta, Oran) 23.10°S 64.74°O, 1008 m.
- 10 - 40 Km de la intercepción de ruta 50 y 18, Los Naranjos camino a San Andrés (Salta, Oran) 23.13°S 64.63°O, 613 m.
- 11 - 44 km al O de ruta 34 camino a San Borja pasando Normenta (Jujuy, Ledesma) 23.83°S 65.01°O, 1100 m.
- 12* - Las Capillas, arrollo Los Matos, 7 Km N de Finca Las Capillas por ruta 20 (Jujuy, Dr. Manuel Belgrano) 24.01°S 65.01°O, 1200 m.
- 13* - Las Capillas, Laja Morada 15 Km N de Finca Las Capillas por ruta 20 (Jujuy, Dr. Manuel Belgrano) 24.04°S 65.12°O, 1000 m.
- 14 - Ruta N° 6, 21.7 Km al E de Santa Clara camino a El Fuerte (Jujuy, Santa Bárbara) 24.31°S 64.50°O, 1800 m.
- 15 - 7 Km al N de ruta 5 por camino a El Piquete (Salta, Anta) 24.86°S 64.48°O, 710 m.
- 16 - 5 km NO de Pulares (Salta, Cerrillos) 25.09°S 65.61°O, 1450 m.
- 17 - Bonete Puco 13 Km al S de los Baños por ruta prov. N° 13 (Salta, Rosario de la Frontera) 25.40°S 64.87°O, 817 m.
- 18 - 15 Km N de Metan por ruta 9 y 5 Km al O (Salta, Metan) 25.40°S 64.98°O, 986 m.
- 19* - Río de Las Conchas 3.9 Km al O de Metan (Salta, Metan) 25.47°S 65.01°O, 900 m.

20 - 6 Km al O de El Naranjo (Salta, Rosario de la Frontera)
25.68°S 65.01°O, 988 m.

21 - Río Los Sauces 12 Km NO Del Jardín (Salta, Candelaria)
26.08°S 65.48°O, 993 m.

22 - Pie de la cuesta a Chasquivil 5 Km arriba de La Hoyada
sobre río Hoyada (Tucumán, Tafí Viejo) 26.65°S 65.55°O, 1700 m.

23 - 5 Km del Siambón, en balneario del Río Blanco (Tucumán,
Tafí Viejo) 26.77°S 65.47°O, 920 m.

24 - App. 10 km al NNO de Potrero Las Tablas, sobre ruta al
Siambón (Tucumán, Lules) 26.81°S 65.45°O, 920 m.

25 - Río Las Piedras, Horco Molle, Parque Biológico Sierra de
San Javier (Tucumán, Yerba Buena) 26.78°S 65.33°O, 700 m.

26* - El Durazno 8 Km al S de la Viña por ruta 38 vieja
(Catamarca, Santa Rosa) 28.50°S 65.60°O, 760 m.

27* - Parque Nacional Iguazú, 500m del Barrio de guardaparques,
sobre sendero Catiguá (Misiones, Iguazú) 25° 40'S 54°27'O, 200
m.

28 - Parque Nacional Iguazú, 15 Km al O de Andresito, sobre
arroyo Yacuý, por ruta nacional 101 (Misiones, Iguazú) 25°40.9'S
54°0.9'O, 300 m.

Apéndice 2.--En este estudio se adopto un enfoque
ecomorfológico para frutos y plantas a partir de los trabajos de
Herrera (1987); Gorchov et al. (1995); Giannini (1999a, b);
Korine et al. (2000).

Ecomorfológicas de frutos: se calcularon cinco variables
continuas en las especies de frutos halladas durante este
estudio, las cuales fueron utilizadas en el análisis morfológico
(PCA). Además se registraron siete variables de tipo cualitativa

las cuales se utilizo para describir los síndromes de dispersión desplegados por las comunidades de plantas y/o para describir aspectos ecológicos particulares de estas como ser el habitat donde viven, su forma de crecimiento, etc.

VARIABLES CONTINUAS.-

1) Índice de forma: La forma del fruto se determino mediante el cociente entre el diámetro polar y el diámetro mayor a nivel ecuatorial. Este índice es adimensional, cuando toma valores cercanos a 1 indica frutos de forma esférica, valores mayores a 1 indican frutos alargados y menores a uno frutos comprimidos.

2) Peso: Se calculo el peso fresco de cada fruto utilizando balanza de precisión de 0.0001 y 0.001 g.

3) Número de semillas: se considero el promedio de semillas para cada especie de fruto.

4) Peso de una semilla: se refiere al promedio del peso fresco para cada tipo de semilla, en aquellos casos donde el tamaño de la semilla fue demasiado pequeños para el nivel de precisión del instrumental (e. g., *Rhipsalis lorentziana*), se midió el peso de 10 semillas en conjunto y se calculo el peso individual de forma indirecta.

5) Relación pulpa/semilla: esta variable resulta del cociente entre el peso fresco de la pulpa y el peso fresco de la masa de semillas, cuanto mayor es el valor de esta variable mayor es la cantidad de pulpa que ofrece el fruto en términos relativos.

VARIABLES CUALITATIVAS.-

6) Color: Para cada fruto se definió su color predominante cuando estuvo maduro (e.g., amarillo, blanco, naranja, negro, rojo, roza, verde o violeta), así mismo se considero por separado a los despliegues bicolores, los cuales pueden ser

exclusivos del fruto o una combinación de fruto más otras estructuras (e.g., pedicelo, perigonio o mucilago).

7) Tipo de fruto: Se definió la estructura botánica de cada unidad de dispersión presente en las especies de plantas con frutos carnosos o variantes de esto (esto incluye a frutos más otras estructuras como pedicelos, perianto o mucilago). Para las unidades de dispersión se registró morfotipos que incluyen a: baya con menos de 5 semillas, bayas con más de 5 semillas, drupa, aquenio mas estructuras anexas (e. g., pedicelos carnosos, mucilago), espádices, siconos y semilla arilada.

8) Exposición: se tuvo en cuenta la posición y orientación de frutos e infrutescencia en la planta, así como también la exposición con respecto a las hojas de la copa (e.g., axilar, pendular, erecto, terminal, etc.).

9) Habitación: Para cada especie se registro el habitad de ocurrencia, definido en cuatro categorías: secundario, primario, secundario-primario y ribereño.

10) Forma de crecimiento: Se definieron 5 categorías según las formas de crecimiento siguiendo criterios morfológicos y botánicos, los cuales incluyen a: lianas, enredaderas, epifitas, arbustos, árboles <10m y árboles >10m.

11) Abundancia: La abundancia relativa de las especies consumidas por murciélagos se calculo siguiendo los métodos propuestos por Ayarde (1995) y Giannini (1999a, b). Estas se calcularon a partir de transectas de 50 x 2 m.

Apéndice 3.--Lista sistemática de las especies de Phyllostomidae utilizadas en los meta-análisis. Entre paréntesis se ofrece los códigos para cada especie utilizados en los diagramas de ordenamiento (CA1 y CA2). Para el tratamiento sistemático de las especies se sigue a Simmons (2005). Para la

división en tribus y subfamilias se sigue la clasificación propuesta por Wetterer et al. (2000). En este trabajo se mantiene la identidad de *A. intermedius*, considerado como especie sinónimo de *A. lituratus* por Simmons (2005).

Familia Phyllostomidae

Subfamilia Carolliinae

Rhinophylla pumilio (Rpum)

Carollia brevicauda (Cbre)

Carollia castanea (Ccas)

Carollia perspicillata (Cper)

Carollia sowelli (Csw)

Carollia subrufa (Csub)

Subfamilia Glossophaginae

Glossophaga commissarisi (Gcom)

Glossophaga soricina (Gsor)

Monophyllus redmani (Mred)

Subfamilia Phyllonycterinae

Phyllonycteris poeyi (Ppoe)

Subfamilia Phyllostominae

Lampronycteris brachyotis (Lbra)

Phyllostomus discolor (Pdis)

Phyllostomus hastatus (Phas)

Subfamilia Stenodermatinae

Tribu Stenodermatini

Artibeus concolor (Acon)
Artibeus fimbriatus (Afi)
Artibeus gnomus (Agn)
Artibeus jamaicensis (Aja)
Artibeus intermedius (Ain)
Artibeus lituratus (Ali)
Artibeus obscurus (Aob)
Artibeus phaeotis (Aph)
Artibeus planirostris (Apl)
Artibeus toltecus (Atol)
Artibeus watsoni (Awa)
Chiroderma trinitatum (Chtri)
Chiroderma villosum (Chvi)
Platyrrhinus helleri (Phel)
Platyrrhinus lineatus (Plin)
Uroderma bilobatum (Ubil)
Vampyressa pusilla (Vpus)
Vampyressa thyone (Vthy)
Vampyriscus nymphaea (Vnym)
Vampyrodes caraccioli (Vpcar)

Tribu Stenodermatina

Centurio cenex (Ccen)
Phyllops falcatus (Pfal)

Tribu Sturnirini

Sturnira erythromos (Sery)

Sturnira lilium (Slil)

Sturnira ludovici (Slud)

Sturnira oporaphilum (Sopo)

Sturnira tildae (Stil)

Apéndice 4.--Lista sistemática de los géneros de plantas incluidos en la matriz de dietas para el Neotrópico. En este caso se siguió la sistemática propuesta por Lobova et al., (2009), y la utilizada en TROPICOS e IPNI (*International Plant Name Index*). Los principales cambios que se dan en la sistemática de los géneros son *Cassia* por *Senna* y *Havetiposis* por *Clusia* (ver Lobova et al., 2009).

Anacardiaceae

Anacardium

Spondias

Annonaceae

Rollinia

Araceae

Anthurium

Philodendron

Rhodospatha

Arecaceae

Socratea

Bromeliaceae

Aechmea

Caesalpiniaceae

Senna

Cecropiaceae

Cecropia

Coussapoa
Clusiaceae
Calophyllum
Clusia
Vismia
Cucurbitaceae
Guarania
Melothria
Cyclanthaceae
Asplundia
Carludovica
Evodianthus
Thoracocarpus
Elaeocarpaceae
Muntingia
Fabaceae
Dipteryx
Flacourttiaceae
Banara
Lecythidaceae
Gustavia
Loganiaceae
Potalia
Malvaceae
Quararibea
Marcgraviaceae
Marcgravia
Souroubea
Melastomataceae
Clidemia
Conostegia
Henriettea
Meliaceae
Trichilia

Mimosaceae

Acacia

Moraceae

Brosimum

Ficus

Maclura

Poulsenia

Myrtaceae

Eugenia

Psidium

Passifloraceae

Passiflora

Phytolaccaceae

Phytolacca

Piperaceae

Piper

Pothomorphe

Rhamnaceae

Karwinskia

Rosaceae

Rubus

Rubiaceae

Randia

Sapotaceae

Chrysophyllum

Manilkara

Sideroxylon

Solanaceae

Aureliana

Solanum

Lycianthes

Markea

Vassobia

Dunalia

Ulmaceae

Celtis

Trema

Urticaceae

Urera

Verbenaceae

Lantana

Apéndice 5.--Resumen de la información cuantitativa de dieta en el Neotrópico para Phyllostomidae frugívoros. El listado para cada especie de frugívoro se basa en datos provenientes de la Isla de Barro Colorado, Panamá (Bonaccorso, 1979; Giannini y Kalko, 2004); Amazonia de Perú (Gorchov et al., 1995); selva Paranaense y Yungas, Argentina (Giannini, 1999a, b; este estudio); Guyana Francesas (Lobova et al., 2009); Guatemala (Lou y Yurrita, 2005); Brasil (Muller y dos Reis, 1992; Passos et al., 2003; Pinto y Filho, 2006); Costa Rica (Heithaus et al., 1975; Fleming, 1988; Palmeirim et al., 1989; Hernández-Conrique et al., 1997); Méjico (Gonçalves Da Silva et al., 2008); Cuba (Mancina et al., 2007). Se presentan los rangos porcentuales máximos y mínimos de cada género de planta presente para cada frugívoro. Las especies de frugívoros se ordenan alfabéticamente.

Artibeus concolor.- N = 7; planta no identificada; Lobova et al. (2009).

Artibeus fimbriatus.- N = 73; *Cecropia* (38.1-66.7%), *Ficus* (23.8-33.3%), *Maclura* (2.3%), *Piper* (4-5%), *Psidium* (2.3%), *Solanum* (2.3-4.8%), *Vassobia* (4.8%), sp. (4.6-19%); Passos et al. (2003), Pinto y Filho (2006), este estudio.

Artibeus gnomus.- N = 18; *Anthurium* (15.4%), *Banara* (40%), *Cecropia* (23.1%), *Coussapoa* (7.7%), *Ficus* (23.1-60%), *Vismia* (30.8%); Gorchov et at. (1995), Lobova et al. (2009).

Artibeus intermedius.- N = 26; *Cecropia* (42.3%), *Ficus* (34.6%), *Piper* (3.8%), *Solanum* (15.4%), sp. (3.8%); Lou y Yurrita (2005).

Artibeus jamaicensis.- N = 2510; *Acacia* y *Anacardium* (0.6%), *Anthurium* (3.6%), *Brosimum* (0.1%), *Calophyllum* (0.4%), *Cecropia* (0.8-88%), *Chrysophyllum* (13.8%), *Coussapoa* (3.6%), *Dipteryx* (1%), *Ficus* (1.7-94.4%), *Havetiopsis* (3.6%), *Maclura* (1.5-23.1%), *Mangifera* (3.1%), *Manilkara* (0.3%), *Muntingia* (1%), polen (0.5-86.9%), *Philodendrom* (2.8%), *Piper* (0.1-16.7%), *Poulsenia* (1%), *Quararibea* (2.5%), *Sideroxylon* (3.5%), *Solanum* (0.3-50%), *Spondias* (0.3-9%), sp. (5.4-39.7%), *Trichilia* (0.1%), *Vismia* (10.7%), insectos (0.2%); Heithaus (1975), Bonaccorso (1979), Fleming (1988), Palmeirim et al. (1989), Gorchoy et al. (1995), Passos et al. (2003), Giannini y Kalko (2004), Lou y Yurrita (2005), Mancina et al. (2007), Gonçalves Da Silva et al. (2008), Lobova et al. (2009).

Artibeus lituratus.- N = 990; *Calophyllum* (0.7%), *Cecropia* (17.6-85.4%), *Dipteryx* (2.8%), *Ficus* (5.7-83.4%), *Quararibea* (0.2%), *Maclura* (4.8-35.9%), polen (5-100%), *Philodendrom* (5.9%), *Piper* (80,7-13.9%), *Solanum* (1.6-11.8%), *Spondias* (5.8-15%), *Vismia* (8.6%), sp. (2.1-15%); Heithaus (1975), Bonaccorso (1979), Fleming (1988), Palmeirim et al. (1989), Muller y dos Reis (1992), Gorchoy et al. (1995), Passos et al. (2003), Giannini y Kalko (2004), Lou y Yurrita (2005), Pinta y Filho (2006), Gonçalves Da Silva et al. (2008), Lobova et al. (2009), este estudio.

Artibeus obscurus.- N = 37; *Anthurium* (6.5%), *Cecropia* (31.2-90.5%), *Ficus* (9.5-56.2%), *Socratea* (6.2%); Gorchoy et al. (1995), Lobova et al. (2009).

Artibeus phaeotis.- N = 114; *Anacardium* (3.6%), *Cecropia* (18.2-100%), *Ficus* (25-75%), *Lycianthes* (16.7%), *Maclura* (11.5%), *Muntingia* (19.2%), polen (3.6-100%), *Pothomorphe* (16.7%), *Poulsenia* (10.7%), *Solanum* (8.3-15.4%), *Spondias* (7.1-24.2%),

sp. (27.3%); Heithaus (1975), Bonaccorso (1979), Fleming (1988), Palmeirim et al. (1989), Giannini y Kalko (2004), Gonçalves Da Silva et al. (2008).

Artibeus planirostris.- N = 106; *Celtis* (33.7%), *Muntingia* (1%), *Piper* (14.8%), *Solanum* (41.6%), *Urera* (8.6%); este estudio.

Artibeus toltecus.- N = 31; *Conostegia* (37.9%), *Piper* (50%), *Solanum* (50-62%); Fleming (1988), Hernández-Conrique et al. (1997).

Artibeus watsoni.- N = 25; *Anacardium y Brosimum* (5.6%), *Cecropia* (57.1%), *Ficus* (14.3-57.7%), *Piper* (28.6%), *Poulsenia y Spondias* (16.7%); Giannini y Kalko (2004), Gonçalves Da Silva et al. (2008).

Carollia brevicauda.- N = 382; *Anthurium* (1%), *Cecropia* (2.4-9%), *Ficus* (0.9%), *Guarania* (0.5%), *Havetiopsis y Marcgravia* (0.9%), *Markea* (2.4%), *Passiflora* (0.9%), *Philodendron* (2.3-4.9%), *Piper* (29.9-82.9%), *Pothomorphe* (2.7%), *Solanum* (2.3-9.7%), *Souroubea* (0.5%), *Vismia* (7.3-41.6%), sp. (6.8%); Gorchov et al. (1995), Lou y Yurrita (2005), Lobova et al. (2009).

Carollia castanea.- N = 467; *Achmaea* (1.4%), *Anacardium* (1.7%), *Anthurium* (2.1%), *Brosimum y Carludovica* (1.4%), *Cecropia* (2-4.3%), *Dipteryx* (1.4%), *Ficus* (0.3-4.3%), *Quararibea* (0.7%), *Havetiopsis* (0.3%), *Markea* (15.5%), polen (2.7%), *Passiflora* (0.3%), *Philodendrom* (1%), *Piper* (55.3-93.9%), *Senna* (2%), *Solanum* (0.7-2.8%), *Spondias* (1%), *Trichilia* (1.3%), *Vismia* (0.3-25.5%), insectos (0.3%), sp. (2-6.4%); Giannini y Kalko (2004).

Carollia perspicillata.- N = 2858; *Acasia* (1%), *Anacardium* (5.1%), *Anthurium* (0.7%), *Asplundia* (0.7%), *Banara* (8.7%), *Brosimum* (0.3-3.1%), *Carludovica* (1%), *Cecropia* (0.3-24.1%), *Clidemia* (0.4%), *Coussapoa* (0.5%), *Dipteryx* (3.2-8.2%), *Eugenia* (0.3%), *Evodianthus* (0.7%), *Ficus* (0.3-11.8%), *Quararibea*

(10.8), *Gustavia* (0.3%), *Havetiopsis* (0.2-0.3%), *Henriettea* (0.7%), *Karwinskia* (1.4%), *Maclura* (2-7.9%), *Mangifera* (2.7%), *Marcgravia* (0.5-0.7%), *Markea* (2-5.2%), *Muntingia* (4-12.3%), polen (3.5-26.3%), *Passiflora* (1%), *Philodendrom* (0.4-7.8%), *Phytolacca* (2.3%), *Piper* (32.3-94.7%), *Potalia* (0.7%), *Pothomorphe* (0.2-0.7%), *Quararibea* (6.2%), *Rollinia* (5.3%), *Rubus* (13.3%), *Senna* (3.1-36.7%), *Solanum* (1.6-32.6%), *Spondias* (6.7-7.9%), *Trichilia* (5.7%), *Vismia* (0.3-21.3%), insectos (1.6-6.2%), sp. (4.1-9%); Heithaus (1975), Bonaccorso (1979), Fleming (1988), Palmeirim et al. (1989), Muller y dos Reis (1992), Gorchov et al. (1995), Passos et al. (2003), Giannini y Kalko (2004), Lou y Yurrita (2005), Pinta y Filho (2006), Gonçalves Da Silva et al. (2008), Lobova et al. (2009).

Carollia sowelli.- N = 232; *Cecropia* (5.4%), *Ficus* (1.6-2%), *Piper* (66.7-843%), *Senna* (13.3%), *Solanum* (8.9%), *Spondias* (100%), sp. (1-8.9%); Palmeirim et al. (1989), Giannini y Kalko (2004), Gonçalves Da Silva et al. (2008).

Carollia subrufa.- N = 139; *Clidemia y Ficus* (0.7%), *Cecropia* (7.2%), *Karwinskia* (1.5%), *Maclura* (0.7%), *Muntingia* (21.6%), *Piper* (56.1%), *Solanum* (115%); Fleming (1988).

Centurio cenex.- N = 4; *Guettarda* (50%), *Spondias* (50%); Giannini y Kalko (2004).

Chiroderma trinitatum.- N = 5; *Ficus* (60%), sp. (40%); Bonaccorso et al. (1979).

Chiroderma villosum.- N = 126; *Cecropia* (33.3%), *Ficus* (50-100%), insectos (0.9%), *Piper* (16.7%), *Trichilia* (0.9%); Bonaccorso et al. (1979), Fleming (1988), Giannini y Kalko (2004), Lou y Yurrita (2005), Gonçalves Da Silva et al. (2008).

Glossophaga commissarisi.- N = 24; *Cecropia y Piper* (45.5%), polen (100%); Giannini y Kalko (2004), Gonçalves Da Silva et al. (2008).

Glossophaga soricina.- N = 532; *Cecropia* (0.5-50%), *Ficus* (1.8-41.2%), *Maclura y Mangifera* (0.5%), *Muntingia* (30.3-31.2%), polen (16.7-64.7%), *Piper* (0.4-47.2%), *Solanum* (0.4-16.7%), sp. (7.4%); Heithaus (1975), Bonaccorso (1979), Fleming (1988), Palmeirim et al. (1989), Giannini y Kalko (2004), Lou y Yurrita (2005), Gonçalves Da Silva et al. (2008).

Lampronycteris brachyotis.- N = 14; insectos (78.6%), *Piper*, *Spondias* y polen (7.1%); Giannini y Kalko (2004).

Monophyllus redmani.- N = 33; *Trema* (6.1%), polen (93.9%); Mancina et al. (2007).

Phyllonycteris poeyi.- N = 75; *Cecropia* (1.3%), *Conostegia* (5.3%), *Lantana* (.3%), *Muntingia* (6.7%), *Piper* (20%), *Solanum* (1.3%), polen (64%); Mancina et al. (2007).

Phyllops falcatus.- N = 5; *Muntingia* y *Piper* (50%), sp. (60%); Mancina et al. (2007).

Phyllostomus discolor.- N = 137; *Anacardium* (15.4%), *Cecropia* (3.8-25%), *Ficus* (3.8%), insectos (14.3%), *Maclura* (75%), polen (4.8-100%), *Piper* (50%), sp. (14.3-50%), *Spondias* (3.8%); Heithaus (1975), Bonaccorso (1979), Fleming (1988), Giannini y Kalko (2004), Gonçalves Da Silva et al. (2008).

Phyllostomus hastatus.- N = 139; *Anthurium* (0.9%), *Cecropia* (33-88.1%), *Coussapoa* (0.9%), *Ficus* (0.9-6.7%), *Guarania* (2.8%), insectos (10%), polen (50%), *Piper* (2.8%), sp. (2.8%), vertebrados (3.3%), *Vismia* (0.9%); Gorchov et al. (1995), Giannini y Kalko (2004).

Platyrrhinus helleri.- N = 88; *Anthurium*, *Banara*, *Marcgravia*, *Philodendrom*, *Rollinia*, *Senna*, *Socratea* (datos no especificados de Lobova et al., 2009), *Cecropia* (17.4-100%), *Ficus* (5-82.6%), *Piper* (15-50%), *Solanum* (4.2-16.7%), sp. (5-33.3%), *Vismia* (58.3%); Bonaccorso (1979), Fleming (1988), Palmeirim et al.

(1989), Giannini y Kalko (2004), Lou y Yurrita (2005), Lobova et al. (2009), Gonçalves Da Silva et al. (2008).

Platyrrhinus lineatus.- N = 17; *Cecropia* (7%-50), *Ficus* (87%), sp. (6%), *Solanum* (50%); Muller y dos Reis (1992), este estudio.

Rhinophylla pumilio.- N = 91; *Cecropia* (8.8-10.2%), *Evodanthus* (7.4%), *Marcgravia* (2.6-14.7%), *Markea* (7.4%), *Philodendrom* (10.3-26.5%), *Piper* (20.6%), *Senna y Solanum* (7.4%), sp. (35.9%), *Vismia* (41%); Gorchov et al. (1995), Lobova et al. (2009).

Sturnira erythromos.- N = 802; *Celtis* (0.2-10.4%), *Dunalia* (6%), *Piper* (10.8-17.4%), *Randia* (0.2-4.4%), *Solanum* (73.2-76.3%), sp. (0.4%), *Urera* (0.8%); Giannini (1999), este estudio.

Sturnira lilium.- N = 2083; *Anthurium* (3%), *Aureliana* (1.8%), *Banara* (3%), *Cecropia* (0.6-45.5%), *Celtis* (2.2-3.1%), *Chrysophyllum* (5.8%), *Cucurbitella* (3.6%), *Ficus* (0.7-7.8%), *Maclura* (6.2-11.7%), *Mangifera* (2.8%), *Markea* (3%), *Muntingia* (0.2-11.25), polen (2.2-44.4%), *Passiflora* (0.2%), *Philodendrom* (1.8-9%), *Piper* (2.7-49.6%), *Psidium* (0.3%), *Rubus* (1.8%), *Solanum* (22.5-75%), sp. (0.3-20%), *Urera* (0.35), *Vassobia* (19.6%), *Vismia* (1.8%); Heithaus (1975), Fleming (1988), Muller y dos Reis (1992), Gorchov et al. (1995), Giannini (1999), Passos et al. (2003), Lou y Yurrita (2005), Pinta y Filho (2006), Gonçalves Da Silva et al. (2008), Lobova et al. (2009), este estudio.

Sturnira ludovici.- N = 117; *Conostegia* (6.8%), *Solanum* (82.9%), sp. (10.3%); Hernández-Conrique et la. (1997).

Sturnira oporaphilum.- N = 9; *Piper* (55.6%), *Solanum* (44.4%); este estudio.

Sturnira tildae.- N = 187; *Anthurium* (1.6%), *Asplundia* (3.3%), *Cecropia* (6.6%), *Evodanthus* (1.6%), *Ficus* (1.6%), *Markea* (3.3%), *Philodendrom* (34.6%), *Piper* (10.4%), *Rhodospatha* (1.6%),

Solanum (30.2-100%), *Thoracocarpus* (1.6%), *Vismia* (3.3%); Passos et al. (2003), Lobova et al. (2009).

Uroderma bilobatum.- N = 271; *Cecropia* (7.7-100%), *Dipteryx* (0.5%), *Ficus* (37.5-96.8%), *Quararibea* (0.5%), polen (2.1%), *Philodendrom* (4.8%), *Piper* (3.2-15.4%), *Solanum* (9.7- 25%), sp. (12.5%), *Vismia* (7.7%); Gorchov et al. (1995), Giannini y Kalko (2004), Lou y Yurrita (2005), Gonçalves Da Silva et al. (2008), Lobova et al. (2009).

Vampyressa nymphaea.- N = 25; *Cecropia* (4%), *Ficus* (96%); Giannini y Kalko (2004).

Vampyressa pusilla.- N = 4; *Ficus* (100%); este estudio.

Vampyressa thyone.- N = 57; *Ficus* (91.7-100%), sp. (8.3%); Bonaccorso et al. (1995), Giannini y Kalko (2004).

Vampyrodes caraccioli.- N = 92; *Calophyllum* (1.3%), *Ficus* (76.5-85.3%), polen (11.8%), *Piper* (1.3%), *Poulsenia* (6.7%), sp. (11.8%), *Spondias* (5.3%); Bonaccorso (1979), Giannini y Kalko (2004).

TABLAS

Tabla 1.--Esfuerzo de muestreo para las cuatro localidades en las Yungas y para la localidad de selva Paranaense correspondiente al periodo Diciembre 2005 - Abril 2007 y Octubre 2006 - Abril 2008, respectivamente. El esfuerzo realizado se expresa en mhr (metros horas red) y la tasa de capturas como el número de individuos cada 500 mhr.

	Localidad					Total
	El Durazno	Río Las Conchas	Los Matos	Laja Morada	Iguazú	
Esfuerzo	12422	7178	8034	7538	12825	47997
Tasa cap. Total	14.4	16.4	14.2	17.6	72.6	41.9
Tasa cap. frugívoros	9.6	15.2	11.6	14.2	72.2	38.5
N° total de sp.	14	7	10	19	11	31
N° sp. frugívoras	2	4	5	6	7	11

Tabla 2.--Lista de las especies de murciélagos capturados en las cuatro localidades de Yungas y en la selva Paranaense. Para cada especie se presenta su código, longitud del ante brazo, peso corporal, familia, localidad de ocurrencia marcado con una X y tipo de gremio trófico. Las abreviaturas corresponden a: Fam., Familia; N, numero de individuos; Grem., gremio trófico; Phy, Phyllostomidae; Ves, Vespertilionidae; Mol, Molossidae; El Durazno, CED; Río de Las Conchas, SRLC; Los Matos, JLMA; Laja Morada, JLMO; Parque Nacional Iguazú, PNI. Las características de cada gremio trófico se describen en materiales y métodos.

Cód.	Especie	Fam.	AB (mm)	Peso (g)	N	Localidad					Grem.
						CED	SRLC	JLMA	JLMO	PNI	
Sl	<i>Sturnira liliium</i>	Phy	44.1	21.4	334	X	X	X	X	X	1
Se	<i>Sturnira erythromos</i>	Phy	40.8	15.8	203	X	X	X	X	–	1
So	<i>Sturnira oporaphilum</i>	Phy	45.4	23.4	9	–	X	X	X	–	1
Ap	<i>Artibeus planirostris</i>	Phy	65.7	54.1	111	–	X	X	X	–	2
Al	<i>Artibeus lituratus</i>	Phy	71.1	72.4	32	–	–	–	–	X	2
Af	<i>Artibeus fimbriatus</i>	Phy	67.9	57.5	13	–	–	–	–	X	2
Vp	<i>Vampyressa pusilla</i>	Phy	34.2	11.7	4	–	–	–	–	X	2
Vsp	<i>Vampyressa sp.</i>	Phy	33.7	10.5	1	–	–	–	–	X	2
Pb	<i>Pygoderma bilabiatum</i>	Phy	39.7	21	12	–	–	–	X	X	1
Cp	<i>Carollia perspicillata</i>	Phy	41.1	17.1	11	–	–	–	–	X	1
Ac	<i>Anoura caudifer</i>	Phy	38.2	11.5	2	–	–	X	X	–	5
Ca	<i>Chrotopterus auritus</i>	Phy	81.3	87	7	–	–	X	X	X	3
Dr	<i>Desmodus rotundus</i>	Phy	64.6	43.5	12	X	–	X	X	X	4
Ec	<i>Eptesicus chiriquinus</i>	Ves	46.5	13.5	1	–	–	X	–	–	8
Ed	<i>Eptesicus diminutus</i>	Ves	32.8	5.5	5	X	X	X	X	–	8
Ef	<i>Eptesicus furinalis</i>	Ves	40.2	11.2	15	X	X	–	X	–	8
Ma	<i>Myotis albescens</i>	Ves	35.5	6.7	3	–	–	–	X	–	9
Md	<i>Myotis dinellii</i>	Ves	35.1	4.7	3	X	–	–	–	–	8
Mk	<i>Myotis keaysi</i>	Ves	40.3	4.0	1	X	–	–	–	–	8
Mr	<i>Myotis riparius</i>	Ves	36.8	4.5	6	X	–	–	–	X	8
Lb	<i>Lasiurus blossevillii</i>	Ves	40.2	10.4	8	X	–	X	X	X	11
Lc	<i>Lasiurus cinereus</i>	Ves	52.4	18.0	1	X	–	–	–	–	11
De	<i>Dasypterus ega</i>	Ves	50.0	15.0	1	–	–	–	X	–	11
Hl	<i>Histiotus laephotis</i>	Ves	46.2	11.0	2	X	–	–	X	–	8
Cpl	<i>Cynomops planirostris</i>	Mol	33.2	10.3	2	–	–	–	X	–	11
Eb	<i>Eumops bonariensis</i>	Mol	49.4	19.0	1	X	–	–	–	–	11
Eg	<i>Eumops glaucinus</i>	Mol	60.1	36.2	2	–	–	–	X	–	11
Mt	<i>Molossops temminckii</i>	Mol	32.4	7.5	1	–	–	–	X	–	8
Nm	<i>Nyctinomops macrotis</i>	Mol	60.4	26.5	1	–	–	–	X	–	11
Pn	<i>Promops nasutus</i>	Mol	47.5	17	1	X	–	–	–	–	11
Tb	<i>Tadarida brasiliensis</i>	Mol	43.2	11.5	20	X	X	–	X	–	11

Tabla 3.--Índices diversidad (H y D), riqueza específica (d) y equidad (J) para las cinco localidades. Se incluyen un análisis de todas las especies capturadas durante los muestreos (valores d, j', H' y D), y un análisis de la diversidad de gremios tróficos para cada sitio (valores de H'' y J''). Las abreviaturas corresponden a: Sp., número de especies; Gr., número de gremios tróficos.

Localidad	Región	N° Sp.	d	J'	H'	D	Gr.	H''	J''
El Durazno	Yungas	14	2.21	0.64	1.69	0.25	4	1.20	0.86
Laja Morada	Yungas	19	3.23	0.60	1.77	0.26	8	1.79	0.86
Los Matos	Yungas	10	1.66	0.57	1.32	0.34	7	1.83	0.94
P. N. Iguazú	Paranaense	11	1.33	0.38	0.92	0.51	6	1.59	0.89
R. Las Conchas	Yungas	7	1.10	0.58	1.13	0.44	4	1.28	0.92

Tabla 4.--Especies de plantas que conforman la dieta de los murciélagos frugívoros para las Yungas de Argentina. Se indica los valores porcentuales de cada ítem así como también el aporte % de las principales familias. Para cada frugívoro se indica el número de registros de dietas que se obtuvo (n). Los nombres botánicos son tomados de Zuloaga y Morrone (1999) con sinónimos usados por Giannini (1999a entre paréntesis). Las abreviaturas corresponden a: Pip, Piperaceae; Sol, Solanaceae; Ulm, Ulmaceae; Rub, Rubiaceae; Urt, Urticaceae; Mor, Moraceae; Ele, Elaeocarpaceae; Pas, Passifloraceae; Cuc, Cucurbitaceae.

Especie de planta	Familia	<i>Sturnira</i>	<i>Sturnira</i>	<i>Sturnira</i>	<i>Artibeus</i>
		<i>erythromos</i> n = 253	<i>lilium</i> n = 676	<i>oporaphilum</i> n = 9	<i>planirostris</i> n = 106
<i>Piper tucumanum</i>	Pip	10.32	19.38	55.56	10.38
<i>Piper hieronymi</i>	Pip	0.40	2.37	—	2.83
<i>Piper sp.</i>	Pip	—	—	—	0.94
<i>Solanum riparium</i>	Sol	32.14	43.64	11.11	33.96
<i>Solanum symmetricum</i> (= <i>versabile</i>)	Sol	26.19	18.93	22.22	0.94
<i>Solanum pseudocapsicum</i> (= <i>tucumanense</i>)	Sol	8.33	2.07	—	—
<i>Solanum abutiloides</i>	Sol	1.59	4.59	11.11	2.83
<i>Solanum trichoneuron</i>	Sol	1.19	1.04	—	—
<i>Solanum confusum</i> (= <i>adelphum</i>)	Sol	0.79	0.15	—	—
<i>Solanum tenuispinum</i> (= <i>chaetophorum</i>)	Sol	0.79	0.15	—	—
<i>Solanum aligerum</i> (= <i>grossum</i>)	Sol	0.79	—	—	0.94
<i>Solanum caavurana</i> (= <i>megalocarpon</i>)	Sol	—	0.89	—	—
<i>Ssp1</i>	Sol	—	0.44	—	—
<i>Ssp2</i>	Sol	0.79	0.59	—	—
<i>Ssp3</i>	Sol	—	—	—	0.94
<i>Ssp4</i>	Sol	—	0.15	—	—
<i>Ssp5</i>	Sol	—	0.15	—	—
<i>Ssp6</i>	Sol	0.40	0.15	—	—
<i>Celtis iguanaeus</i>	Ulm	10.32	3.11	—	32.08
<i>Randia micracantha</i>	Rub	4.37	—	—	—

<i>(= armata)</i>					
<i>Urera caracasana</i>	Urt	0.79	0.30	—	8.49
<i>Ficus carica</i>	Mor	0.40	0.44	—	4.72
<i>Ficus maroma</i>	Mor	—	0.74	—	—
<i>Muntingia calabura</i>	Ele	—	0.15	—	0.94
<i>Passiflora umbilicata</i>	Pas	—	0.15	—	—
<i>Melothria sp.</i>	Cuc	—	0.15	—	—
sp.		0.40	—	—	—
sp2		—	0.30	—	—
% total de Piperaceae		10.72	21.78	55.56	14.15
% total de Solanaceae		73	73.03	44.44	39.61
% Solanaceae + Piperaceae		83.72	94.81	100	53.76
% otros		16.28	5.19	—	46.23
# SP. de Piperaceae		2	2	1	3
# SP. de Solanaceae		10	13	3	5
# otras especies		5	8	—	4
total		17	23	4	12

Tabla 5.--Porcentaje de los géneros de plantas consumidas por los murciélagos frugívoros en las localidades de Yungas donde se obtuvo como mínimo 10 registros de dieta. Al principio de cada localidad se indica el número que le corresponde en el mapa (Fig. 2). En cada localidad se indica entre paréntesis el número de registro de dieta para cada especie de murciélago.

Localidad	Género de fruto	<i>Sturnira lilium</i>	<i>Sturnira erythromos</i>	<i>Sturnira oporaphilum</i>	<i>Artibeus planirostris</i>
1- Campo Largo	<i>Piper</i> <i>Solanum</i>	(8) 100			(2) 100
4- Río Seco	<i>Piper</i> <i>Solanum</i>	(13) 7.7 92.3			
5- Arrollo Arrazayal	<i>Piper</i>	(16) 100	(1) 100		
7- Camino a Isla de Cañas	<i>Piper</i> <i>Solanum</i> <i>Urera</i> <i>Muntingia</i>	(64) 35.9 62.5 1.6	(1) 100		(9) 22.2 55.6 11.1 11.1
8- Finca Los Dos Ríos	<i>Piper</i> <i>Solanum</i> <i>Melothria</i>	(33) 27.3 69.7 3.0	(1) 100		(2) 100
9- Camino a San Andrés	<i>Piper</i> <i>Solanum</i> <i>Ficus</i>	(134) 22.4 73.9 3.7			(1) 100
12- Los Matos	<i>Piper</i> <i>Solanum</i> <i>Randia</i> <i>Celtis</i> <i>Urera</i> <i>Passiflora</i>	(104) 31.7 62.5 4.8 1.0	(78) 21.8 50 2.6 25.6	(2) 50 50	(21) 9.5 42.9 38.1 9.5
13- Laja Morada		(66)	(11)	(4)	(32)

	<i>Piper</i>	33.3	18.2	75	12.5
	<i>Solanum</i>	39.4	36.4	25	
	<i>Celtis</i>	24.2	36.4		71.9
	<i>Urera</i>	3.0	9.1		15.6
		(61)	(43)		(12)
17- Bonete Puco	<i>Piper</i>	1.6	2.3		
	<i>Solanum</i>	98.4	95.4		83.3
	<i>Celtis</i>		2.3		8.3
	<i>Urera</i>				8.3
18- 15 Km N de Metan		(13)	(1)		
	<i>Solanum</i>	100	100		
		(75)	(17)	(2)	(5)
19- Río de Las Conchas	<i>Piper</i>	2.7			25
	<i>Solanum</i>	94.7	88.2	100	25
	<i>Randia</i>		5.9		
	<i>Celtis</i>		5.9		50
	Sp.	2.7			
		(2)	(22)		(13)
23- 5 Km del Siambón	<i>Piper</i>				15.4
	<i>Solanum</i>	100	95.5		76.9
	<i>Urera</i>		4.5		
	Sp.				7.7
25- Río Las piedras		(9)	(2)		
	<i>Piper</i>	55.6	50		
	<i>Solanum</i>	44.4	50		
26- El Durazno		(57)	(68)		
	<i>Piper</i>	5.2	4.5		
	<i>Solanum</i>	91.2	83.6		
	<i>Randia</i>		11.9		
	Sp.	3.5			

Tabla 6.--Especies de plantas que conforman la dieta de los murciélagos frugívoros en el Parque Nacional Iguazú. Se indica los valores porcentuales de cada ítem, así como también, el aporte porcentual de las principales familias a la dieta de cada especie. Para cada frugívoro se indica el número de registros de dietas que se obtuvo (n). Los nombres botánicos son tomados de Zuloaga y Morrone (1999). Las abreviaturas corresponden a: Cec, Cecropiaceae; Mor, Moraceae; Pip, Piperaceae; Sol, Solanaceae; Sap, Sapotaceae; Mir, Mirtaceae; Pas, Passifloraceae.

Especie de planta	Fam.	<i>Artibeus fimbriatus</i> n = 43	<i>Artibeus lituratus</i> n = 124	<i>Vampyressa pusilla</i> n = 4	<i>Carollia perspicillata</i> n = 19	<i>Sturnira lilium</i> n = 581
<i>Cecropia pachystachya</i>	Cec	55.81	67.74	—	—	3.79
<i>Ficus luschnathiana</i>	Mor	25.58	14.52	75	—	7.57
<i>Ficus citrifolia</i>	Mor	2.33	2.42	25	—	0.17
<i>Ficus sp.</i>	Mor	4.65	6.45	—	—	1.20
<i>Maclura tinctoria</i>	Mor	2.33	4.84	—	—	10.33
<i>Piper aduncum</i>	Pip	—	—	—	36.84	21.34
<i>Piper amalago</i>	Pip	4.65	2.42	—	10.53	10.33
<i>Piper gaudichaudianum</i>	Pip	—	—	—	5.26	3.96
<i>Piper hispidum</i>	Pip	—	—	—	36.84	6.71
<i>Piper sp.</i>	Pip	—	—	—	5.26	0.69
<i>Solanum granulosum- leprosum</i>	Sol	2.33	1.61	—	5.26	27.02
<i>Solanum sp.</i>	Sol	—	—	—	—	0.17
<i>Solanum spl</i>	Sol	—	—	—	—	0.17
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	Sap	—	—	—	—	5.85
<i>Psidium guajaba</i>	Mir	2.33	—	—	—	0.34
<i>Passiflora amethystina</i>	Pas	—	—	—	—	0.17
Sp.		—	—	—	—	0.17
% total de Moraceae		34.89	28.26	100	—	18.07
% total de Cecropiaceae		55.81	67.74	—	—	3.80
% Moraceae + Cecropiaceae		90.70	96.00	—	—	21.87
% total de Piperaceae		4.65	2.42	—	94.73	43.03
% total de Solanaceae		2.33	1.61	—	5.26	27.36
% Solanaceae +		6.98	4.03	—	100	70.39

Piperaceae

% otros	2.33	—	—	—	7.73
# sp. de Moraceae	3	3	2	—	3
# sp. de Piperaceae	1	1	—	5	5
# sp. de Solanaceae	1	1	—	1	3
# otras	3	2	—	—	6
Total de especies	8	7	2	6	17

Tabla 7.--Porcentaje de ocurrencia en estación seca y húmeda para cada especie de planta en el Parque Nacional Iguazú.

Especie	Estación Seca (%)	Estación Húmeda (%)	Registro Total (n)
<i>Ficus citrifolia</i>	0	100	6
<i>Maclura tinctoria</i>	0	100	67
<i>Psidium guajava</i>	0	100	3
<i>Solanum sp.</i>	0	100	1
<i>Solanum sp1</i>	0	100	1
sp.1	0	100	1
<i>Piper amalago</i>	1	99	67
<i>Cecropia pachystachya</i>	2	98	130
<i>Solanum granulosum-leprosum</i>	11	89	162
<i>Piper gaudichaudianum</i>	13	88	24
<i>Piper hispidum</i>	37	63	46
<i>Piper sp.</i>	40	60	5
<i>Ficus sp.</i>	41	59	17
<i>Ficus luschnathiana</i>	62	38	76
<i>Piper aduncum</i>	62	38	132
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	100	0	34
<i>Passiflora amethystina</i>	100	0	1

Tabla 8.--Se presenta los valores de amplitud de nicho (índice de Levins [BA]) calculado para cada especie de frugívoro en las cinco localidades del subtrópico de Argentina. Las líneas indican ausencia de la especie en la localidad.

Especie	EL Durazno	Río Las Conchas	Los Matos	Laja Morada	Iguazú
<i>A. planirostris</i>	—	0.32	0.17	0.09	—
<i>S. erythromos</i>	0.37	0.12	0.33	0.44	—
<i>S. liliium</i>	0.30	0.08	0.22	0.40	0.33
<i>S. oporaphilum</i>	—	0.13	0.06	0.08	—
<i>A. fimbriatus</i>	—	—	—	—	0.10
<i>A. lituratus</i>	—	—	—	—	0.06
<i>C. perspicillata</i>	—	—	—	—	0.15
<i>V. pusilla</i>	—	—	—	—	0.04

Tabla 9.--Superposición de Nicho según el índice de Pianka (O) para los principales murciélagos frugívoros en el Parque Nacional Iguazú. Las líneas indican datos redundantes o superposición intraespecífica.

	<i>Artibeus fimbriatus</i>	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Sturnira lilium</i>
<i>Artibeus fimbriatus</i>	-	0.97	0.02	0.23
<i>Artibeus lituratus</i>	-	-	0.01	0.18
<i>Carollia perspicillata</i>	-	-	-	0.61
<i>Vampyressa pusilla</i>	0.40	0.21	0.00	0.18

Tabla 10.--Se presentan los valores de superposición de nicho, según el índice de Pianka (O) para las comunidades de Yungas. Las abreviaturas corresponden: Sl, *Sturnira liliium*; Se, *S. erythromos*; So, *S. oporaphilum*; Ap, *Artibeus planirostris*; vs, versus. Los valores totales se calcularon a partir de los registros totales de dieta. Las líneas indican ausencia de la combinación de especies en la localidad.

Localidad	Sl vs Se	Sl vs So	Se vs So	Sl vs Ap	Se vs Ap	So vs Ap
El Durazno	0.95	—	—	—	—	—
R. Las Conchas	0.99	0.82	0.81	0.08	0.12	0.27
Los Matos	0.69	0.84	0.48	0.59	0.81	0.27
Laja Morada	0.87	0.70	0.36	0.61	0.85	0.16
Total Yungas	0.92	0.63	0.55	0.72	0.71	0.33

Tabla 11.--Resumen de los resultados del análisis de Componentes Principales (PCA) para las cinco variables cuantitativas medidas en las especies de frutos. Las abreviaturas corresponden a: R- p/s, relación entre peso fresco de pulpa y semilla; P- 1S, peso de una semilla en miligramos; P, peso fresco del fruto en gramos; NS, número de semillas; F, forma del fruto; C, componente. Se indican los valores más significativos con negrita.

variable	C1	C2	C3	C4
R- p/s	0.7002	0.4698	0.3505	0.4073
P- 1S	-0.8747	-0.4105	0.2048	0.1515
P	0.2685	-0.7834	0.5601	0.0012
NS	0.9263	-0.2219	0.0197	-0.3017
F	0.4200	-0.6480	-0.5594	0.3013
λ_i	2.3619	1.4720	0.7918	0.3707
%	47.2	29.4	15.8	7.4
$\Sigma\%$	47.2	76.6	92.4	99.8

Tabla 12.--Características de los frutos consumidos por murciélagos en las selvas de Las Yungas (NOA) y Paranaense (NEA). Los valores de las variables son dados como promedio y como rangos (desviación estándar entre paréntesis a la par de cada variable). Los nombres botánicos son tomados de Zuloaga y Morrone (1999) con sinónimos usados por Giannini (1999b entre paréntesis). Las abreviaturas corresponden a: N, tamaño de la muestra; NE, Noreste (Yungas); NO, Noroeste (Paranaense); BP, bosque primario; BS, bosque secundario; BPS, bosque primario y secundario; R, hábitats riparios o ribereños; R - p/s, relación entre el peso fresco de la pulpa y la masa de semillas.

Especie	Peso (g)	Forma	N° de semillas	Peso de una semilla (mg)	R-P/S	N	Tipo de diáspora	Color	Hábitat	Selva	Forma de crecí- miento	Fuente
<i>Cecropia pachystachya</i>	16.60 (1.9)	9.9 (1.1)	4277 (297.4)	1.2 (0.2)	2.2 (0.07)	4	Espádice con perianto carnoso	Gris verdoso con puntos marrones	BPS	NE	Árbol <10	a
<i>Celtis iguanaeus</i>	1.42 (0.11)	1 (0.03)	1	340 (30)	3.24 (0.36)	8	Drupa	Naranja	BPS	NO	Liana	a
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	4.30 (1.66)	1.33 (0.19)	3 (2.3)	162.2 (55.9)	15.5 (14.3)	4	Baya	Amarillo	BP	NE	Árbol <10	a
<i>Ficus citrifolia</i>	1.10 (0.50)	0.97 (0.09)	99 (48.8)	0.7 (0.2)	15.9 (6.1)	13	Sicono	Verde o marrón	BP	NE	Árbol >10	a
<i>Ficus luschnathiana</i>	2.45 (0.38)	0.89 (0.10)	186 (55.6)	1.2 (0.001)	10.3 (2.4)	13	Sicono	Verde con puntos blancos	BP	NE	Árbol >10	a
<i>Ficus maroma</i>	-	-	-	-	-	-	Sicono	Rojo o marrón	BP	NO	Árbol >10	a
<i>Maclura tinctoria</i>	3.20 (0.80)	0.7 (0.1)	40 (6.4)	001.8 (0.4)	53.9 (25.0)	5	Baya	Verde	BP	NE	Árbol >10	a
<i>Muntingia calabura</i>	-	-	-	-	-	-	Baya	Rojo	BS-R	NO	Árbol <10	d
<i>Passiflora amethystina</i>	-	1.6 ^c	60-80 ^c	6.5 (1.7)	-	-	Baya	Verde o azul-purpura	BS	NE	Enredadera	a
<i>Passiflora umbilicata</i>	-	1.08 ^c	-	-	-	-	Baya	Verde- amarillento	BS	NO	Enredadera	a

<i>Piper aduncum</i>	3.88 (0.68)	20.98 (2.47)	1255 (488.2)	0.8 (0.1)	5.2 (1.8)	8	Espádice Verde	BPS	NE	Arbusto	a
<i>Piper amalago</i>	1.94 (0.89)	9.01 (1.97)	104 (58.8)	1.8 (0.4)	8.8 (3.4)	10	Espádice Verde	BPS	NE	Arbusto	a
<i>Piper gaudichaudianum</i>	4.19 (0.64)	21.96 (2.5)	1597 (137.2)	0.5 (0.1)	3.9 (0.8)	5	Espádice Verde	BPS	NE	Arbusto	a
<i>Piper hieronymi</i>	2.50	11.45	590	0.5	9.80	1	Espádice Verde	BPS	NO	Arbusto	a
<i>Piper hispidum</i>	3.38 (1.24)	13.58 (0.13)	2030	0.2 (0.02)	8.48	2	Espádice Verde	BPS	NE	Arbusto	a
<i>Piper tucumanum</i>	3.8 (0.7)	15.5	257 (46.0)	2.8	4.2 (0.5)	4	Espádice Verde	BPS	NO	Arbusto	b
<i>Psidium guajava</i>	43.50 (18.90)	1.1 (0.1)	207 (120.9)	12.9 (2.5)	17.8 (5.3)	9	Baya Amarillo	BS	NE	Árbol <10	a
<i>Randia micracantha</i> (= <i>armata</i>)	1.4 (0.3)	1.31	12 (2.8)	21.4	4.3 (0.5)	19	Baya Verde	BPS	NO	Árbol <10	b
<i>Solanum abutiloides</i>	1.53 (0.23)	1.1 (0.02)	457 (93.4)	0.6 (0.1)	5.08 (0.71)	5	Baya Amarillo	R	NO	Sufrutice	a
<i>Solanum aligerum</i> (= <i>grossum</i>)	1.0 (0.3)	0.97	42 (16)	1.9	12.0 (4.4)	17	Baya Violeta oscuro	BP	NO	Arbusto	b
<i>Solanum caavurana</i> (= <i>megalocarpon</i>)	-	-	-	-	-	-	Baya Verde		NO	Arbusto	
<i>Solanum confusum</i> (= <i>adelphum</i>)	1.3 (0.7)	0.94	17 (4)	6.5	10.3 (5.3)	34	Baya Naranja	BP	NO	Arbusto	b
<i>Solanum granulatum-leprosum</i>	1.96 (0.58)	0.96 (0.04)	139 (35.6)	1.6 (0.4)	8.3 (2.6)	15	Baya Amarillento	BS	NE	Arbusto	a
<i>Solanum pseudocapsicum</i> (=	1.3 (0.1)	0.92	63 (11)	3.3	5.1 (0.5)	20	Baya Naranja	BPS	NO	Sufrutice	b

tucumanense)

<i>Solanum riparium</i>	0.9 (0.2)	0.99 (0.01)	113 (37)	0.9	8.3 (2.8)	10	Baya	Amarillento	BPS-R	NO	Arbusto o árbol <10	b
<i>Solanum symmetricum</i> (= <i>versabile</i>)	1.4 (0.3)	0.93	59 (20)	4.3	5.1 (3.4)	17	Baya	Verde	BS	NO	Arbusto	b
<i>Solanum tenuispinum</i> (= <i>chaetophorum</i>)	1.2 (0.2)	1.16	63 (10)	3.9	4.2 (1.0)	64	Baya	Verde con barras blancas	BPS	NO	Sufrutice	b
<i>Solanum trichoneuron</i>	1.3 (0.3)	0.99	91 (28)	2.4	5.5 (2.3)	9	Baya	Verde	BPS	NO	Arbusto	b
<i>Eriolarynx lorentzii</i> (= <i>Vassobia</i> , <i>Dunalia</i>)	2.1 (0.5)		155 (71)		10.4 (2.5)	6	Baya	Amarillento	BS	NO	árbol <10	b
<i>Urera caracasana</i>	0.26 (0.07)	1.47 (0.18)	24 (7.33)	0.3 (0.2)	37.4 (12.7)	19	Aguenio + pedicelo carnoso	Verde- amarillento	BPS	NO	Arbusto	a

^a Ese estudio; ^b Giannini (1999a, b); ^c Deginani (2001); ^d Lobova et al. (2009).

Tabla 13.--Resumen de los análisis de correspondencia para la matriz Neotrópico dietas totales (CA1) y la matriz Neotrópico-Subtrópico (CA2). Se presenta los valores de lamda para cada eje, la traza de la matriz, el porcentaje individual y acumulado de la variación explicada por cada eje.

		Ejes			
CA 1		1	2	3	4
λ_i		0.454	0.369	0.311	0.272
$\Sigma \lambda_i$	= 3.384				
%		13.4	10.9	9.2	8
$\Sigma\%$		13.4	24.3	33.5	41.5
CA 2		1	2	3	4
λ_i		0.475	0.376	0.347	0.289
$\Sigma \lambda_i$	= 3.831				
%		12.4	9.8	9.1	7.5
$\Sigma\%$		12.4	22.2	31.3	38.8

Tabla 14.--Resultados del Análisis de Ordenamiento Canonico Filogenético (CPO). Se presenta los valores de F y P para cada nodo. V% es el porcentaje de la variación total explicada por cada variable. Con negrita se indican los valores de P que resultaron individualmente significativos ($P \leq 0.01$). Se presenta el modelo final con las tres variables que resultaron seleccionadas. Por detalles sobre la posición de cada nodo en el árbol ver Fig. 26.

Numero de nodo	F	P	V	V%
50	3.02	0.0002	0.236	12.1
45	2.60	0.0008	0.205	10.5
51	2.58	0.0008	0.205	10.5
40	2.53	0.0026	0.200	10.2
46	2.52	0.0019	0.200	10.2
44	2.33	0.0024	0.186	9.5
39	2.17	0.0109	0.173	8.8
43	1.98	0.0236	0.159	8.0
42	1.94	0.0227	0.156	7.8
41	1.90	0.0228	0.153	7.7
54	1.88	0.0168	0.152	7.6
47	1.85	0.0322	0.149	7.5
62	1.76	0.0451	0.142	7.1
48	1.69	0.0535	0.137	6.9
61	1.40	0.1517	0.115	5.8
38	1.38	0.1650	0.113	5.7
49	1.34	0.2384	0.110	5.5
60	1.31	0.1591	0.108	5.4
59	1.28	0.1576	0.105	5.3
36	1.23	0.2219	0.101	5.1
37	1.23	0.2233	0.101	5.1
57	1.19	0.2374	0.098	4.9
67	1.19	0.2315	0.098	4.9
55	1.15	0.2543	0.095	4.8
56	1.04	0.3685	0.086	4.3
63	0.99	0.4262	0.082	4.1
64	0.89	0.5567	0.074	3.7
58	0.81	0.6178	0.067	3.4
65	0.80	0.6824	0.067	3.4
52	0.79	0.6864	0.066	3.3
53	0.62	0.7994	0.052	2.6
66	0.50	0.9118	0.042	2.1
39 + 50	2.77	0.0012	0.440	22.5
39 + 50 + 45	2.53	0.0018	0.626	31.5
62	1.90	0.0342	0.134	-

FIGURAS

Figura 1.--Mapa del Norte argentino mostrando la ubicación de los sitios de estudio; estos se indican con el símbolo ■. Las abreviaturas corresponden a: FLC, Finca las Capillas (Los Matos mas Laja Morada); RLC, Río de Las Conchas; CED, EL Durazno. En el mapa pequeño se indica la distribución general de las selvas subtropicales en Argentina.

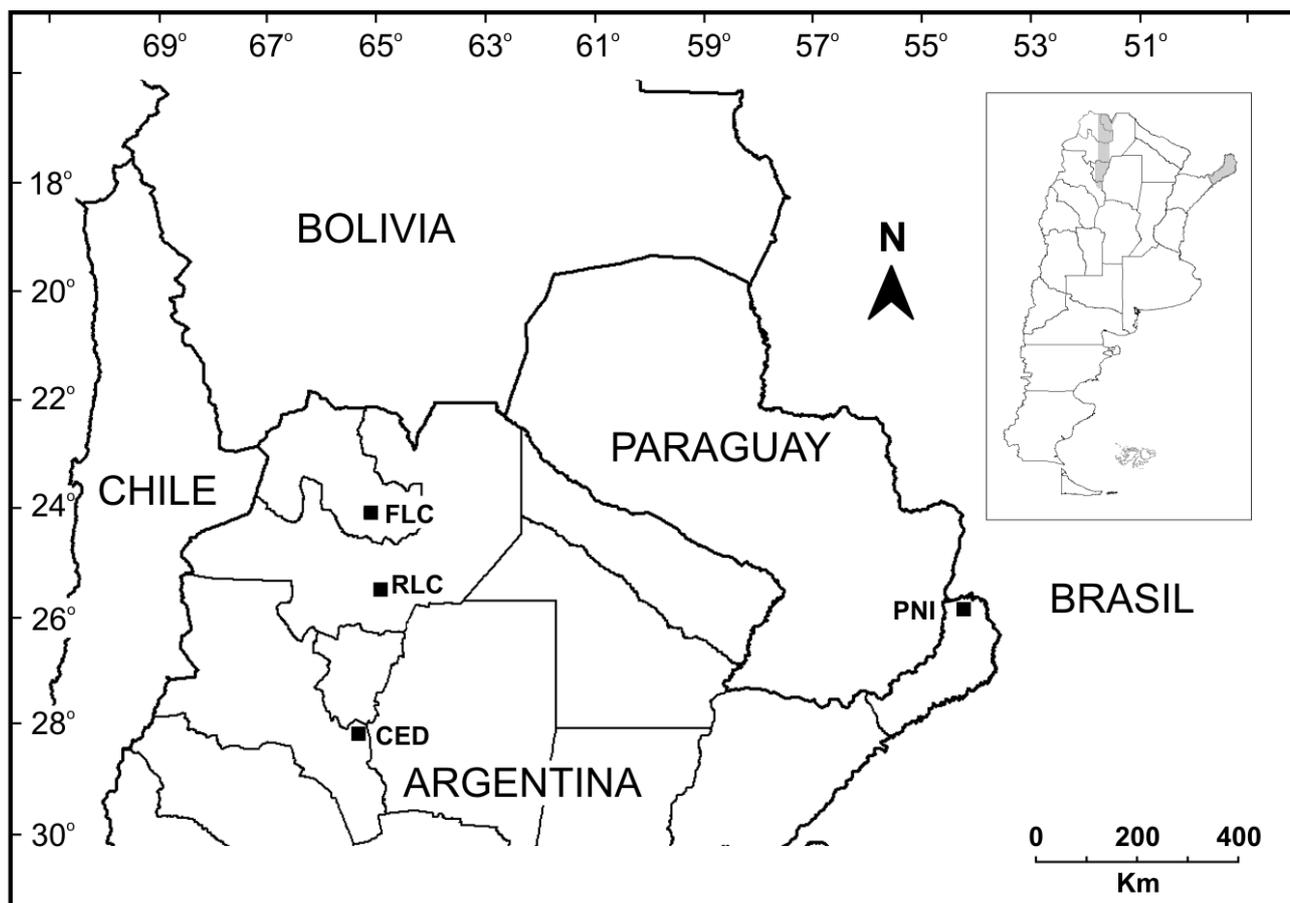


Figura 2.--Mapa del Norte argentino mostrando la ubicación de todas las localidades para las cuales se obtuvo datos, además se incluyen las localidades de estudio temporal graficadas en Fig. 1 (punto 12, 13, 19, 26, 27). Todas las localidades numeradas son listadas en el Apéndice 1.

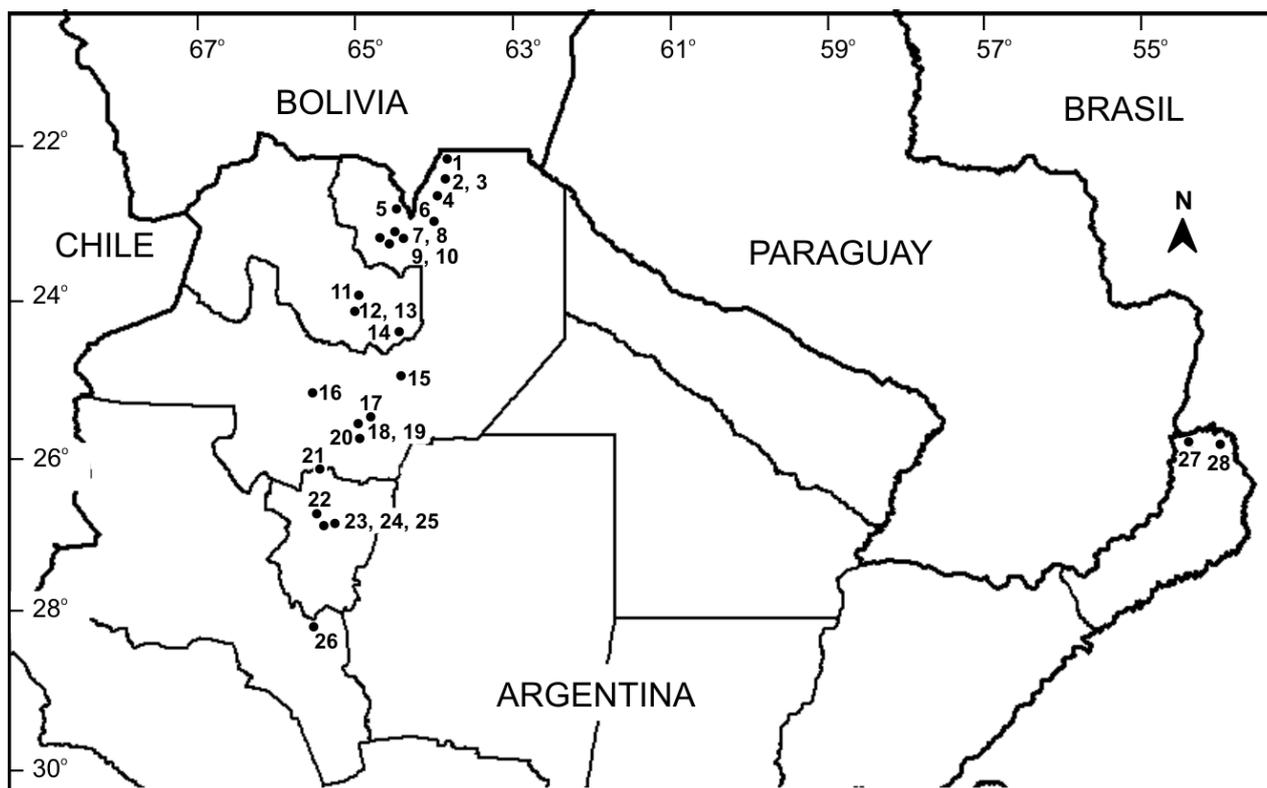


Figura 3.--Tasa de capturas calculada como el número de individuos cada 500 mhr para el Parque Nacional Iguazú, Selva Paranaense.

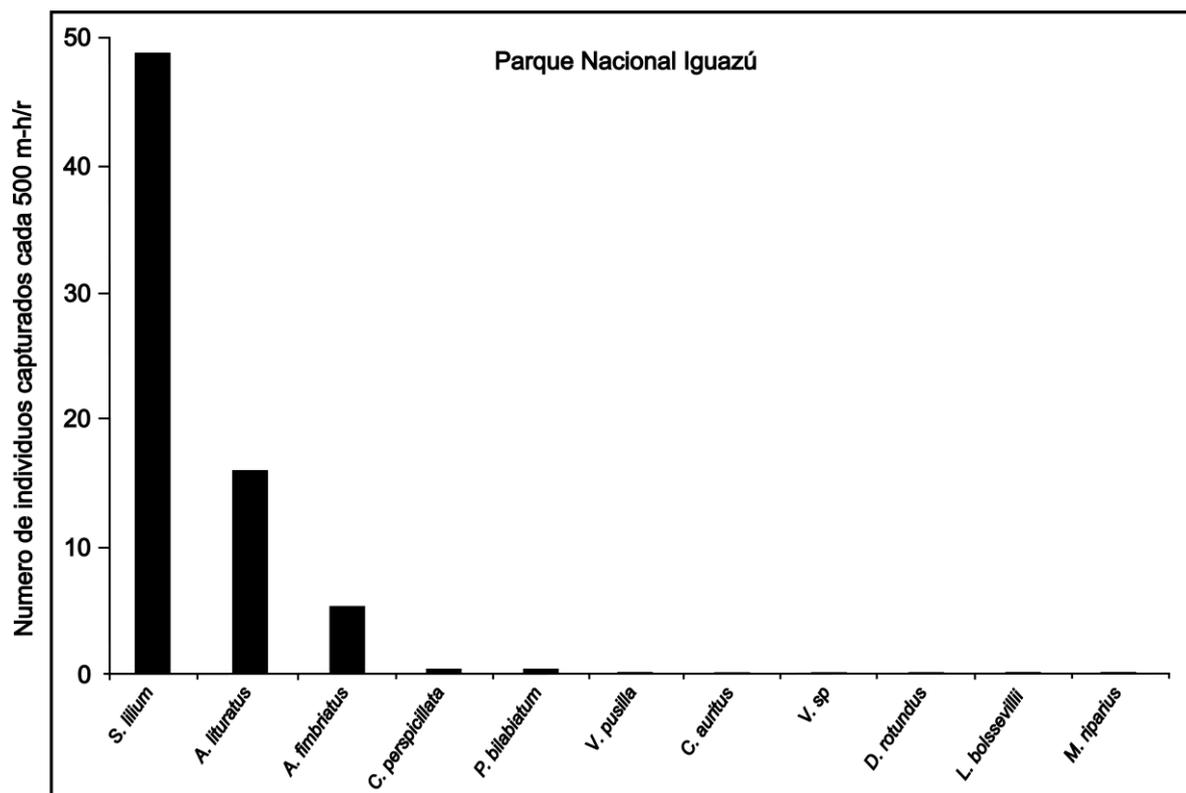


Figura 4.--Tasa de capturas calculada como el número de individuos cada 500 mhr para las localidades del Sur de las Yungas.

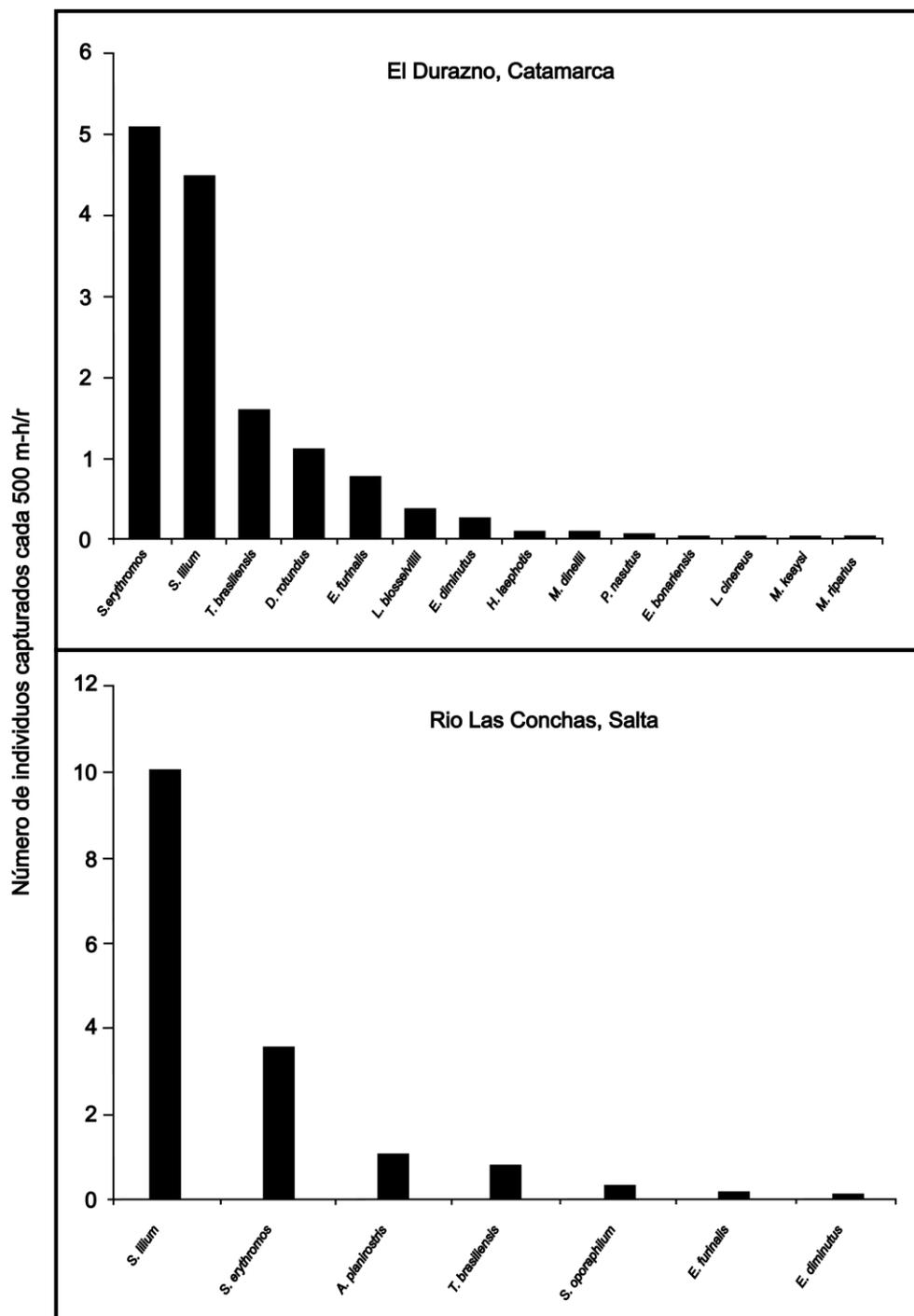


Figura 5.--Tasa de capturas calculada como el número de individuos cada 500 mhr para las localidades del Norte de las Yungas.

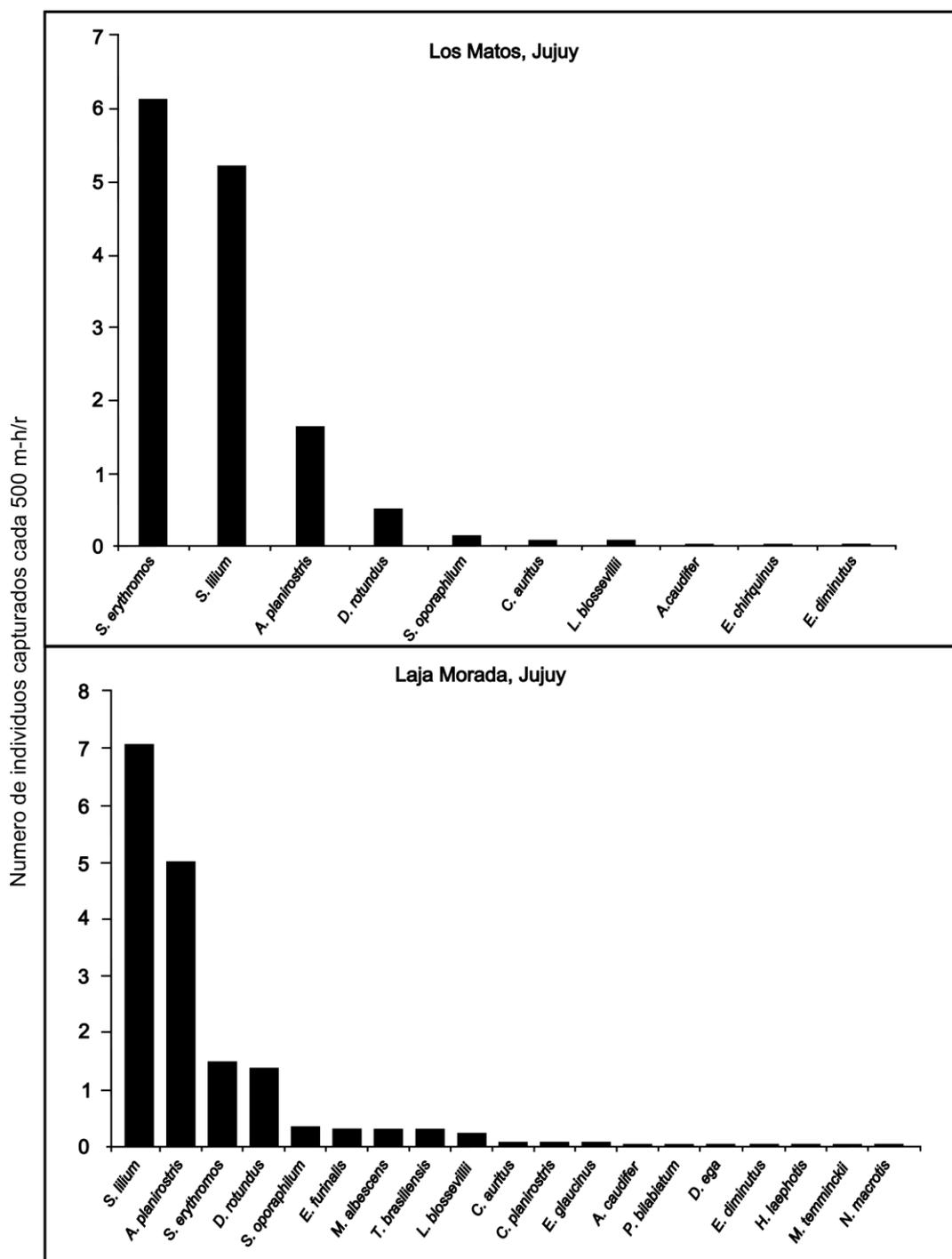


Fig. 6.--Curvas de rango-abundancia específico calculado como el Log_{10} de la proporción P_i en la muestra. Las localidades de Yungas (NOA) se encuentran organizadas en sentido Sur-Norte, se incluye el sitio de selva Paranaense (NEA). Las abreviaturas corresponden a: CED, El Durazno; SRLC, Río de Las Conchas; JLMA, Los Matos; JLMO, Laja Morada; PNI, Parque Nacional Iguazú. Para las especies frugívoras las abreviaturas son: Se, *Sturnira erythromos*; Sl, *S. lilium*; So, *S. oporaphilum*; Ap, *Artibeus planirostris*; Al, *A. lituratus*; Af, *A. fimbriatus*; Ac, *Anoura caudifer*; Pb, *Pygoderma bilabiatum*; Cp, *Carollia perspicillata*; Vp, *Vampyressa pusilla*; Vsp, *Vampyressa sp.* El código para el resto de las especies se encuentra disponible en la Tabla 2.

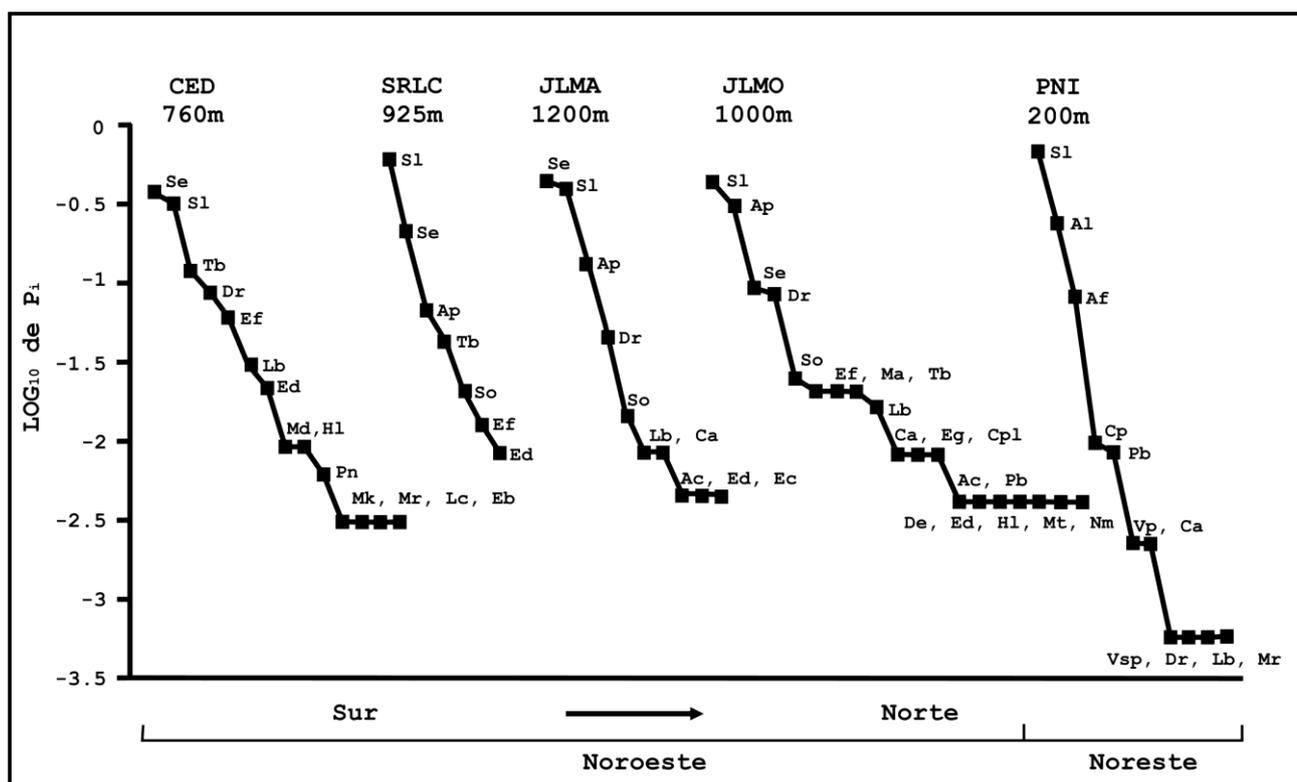


Figura 7.--Curvas de acumulación de especies calculadas por rarefacción para las cinco comunidades del subtrópico argentino. En el eje 'y' se encuentra el número de especies esperadas en una muestra de n individuos (eje x); el cual se calcula a partir de una población de N individuos totales distribuidos entre S especies. Las comparaciones entre comunidades se realizó con muestras de n = 230 individuos.

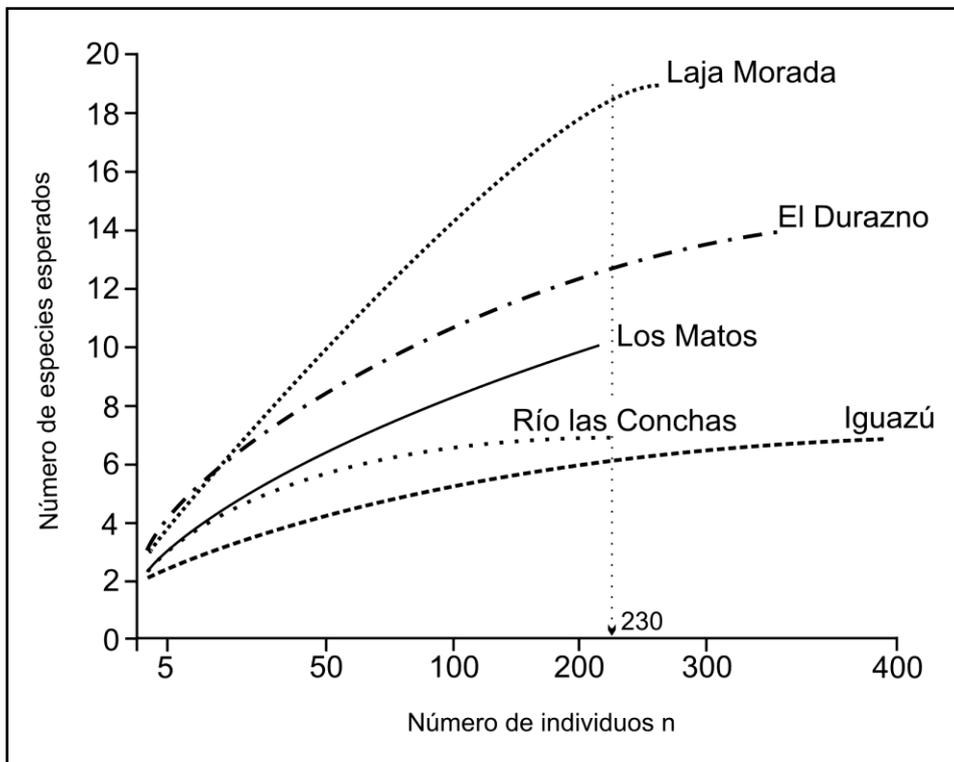


Figura 8.--Valor porcentual de las capturas para *Sturnira liliium* y *S. erythromos* en localidades del subtrópico argentino discriminadas en NEA (Misiones, selva Paranaense) y NOA (Jujuy, Salta, Tucumán y Catamarca). Los números para cada localidad corresponden a los puntos en el mapa de la Fig. 2 y de las localidades en el Apéndice 1. También se incluyen datos de la Sierra de San Javier, Tucumán (Giannini, 1999a). En la parte superior de cada barra se ofrece la altitud. Por otra parte, se indica con flechas los rangos altitudinales donde se producen cambios en la dominancia entre estas especies. Las abreviaturas corresponden a: EPI, El Pinar; LHO, La Horqueta; EPL, El Pluviómetro; RLP, Río Las Piedras; JLMO, Laja Morada; JLMA, Los Matos; SRLC, Río de Las Conchas; CED, El Durazno.

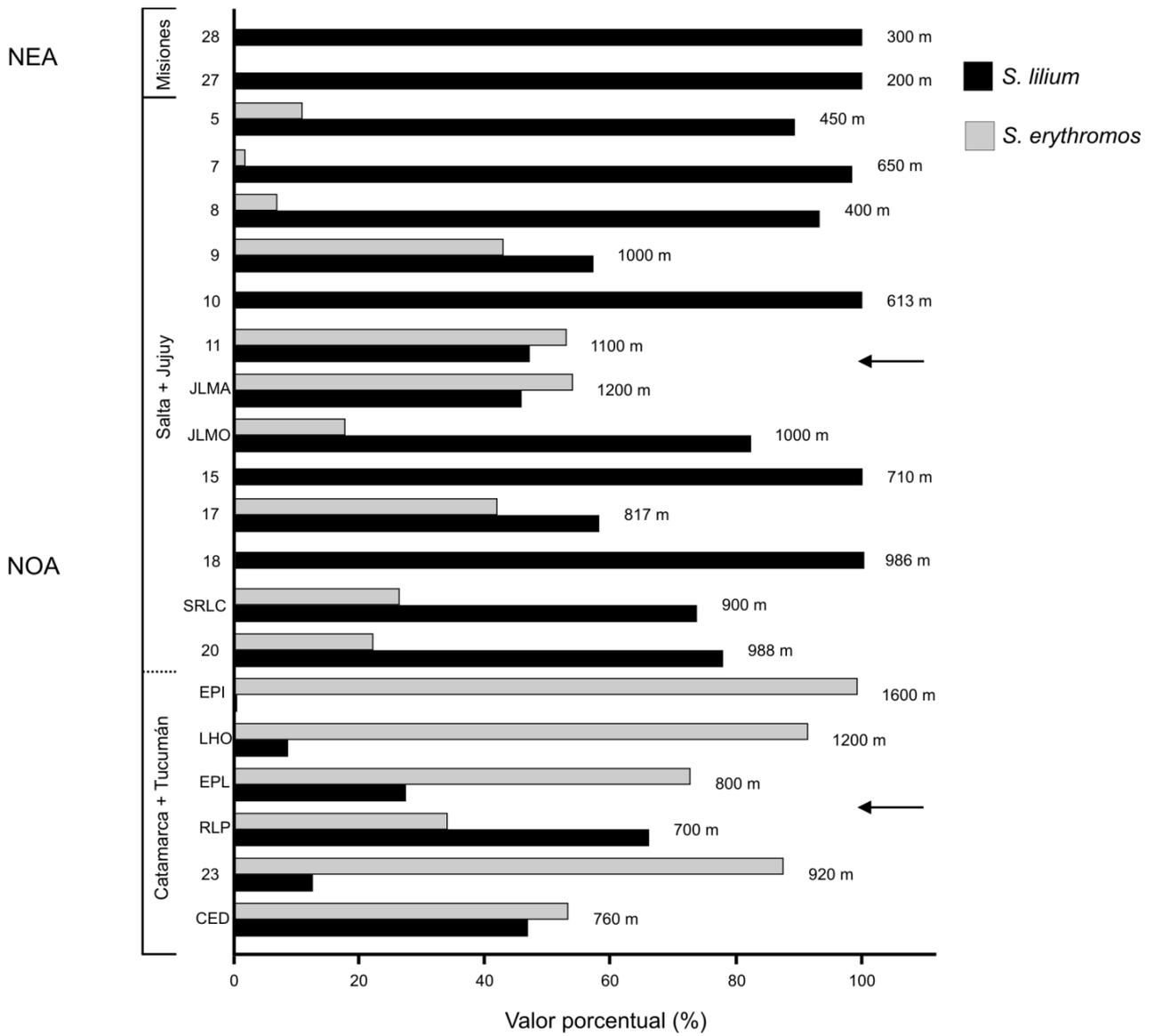


Figura 9.--Tasa de capturas para las dos especies de *Sturnira* más comunes en el sector Sur de las Yungas entre el periodo Diciembre 2005 y Abril 2007. El éxito de muestreo se calculó como el número de individuos capturados en cada estación de muestreo cada 500 mhr.

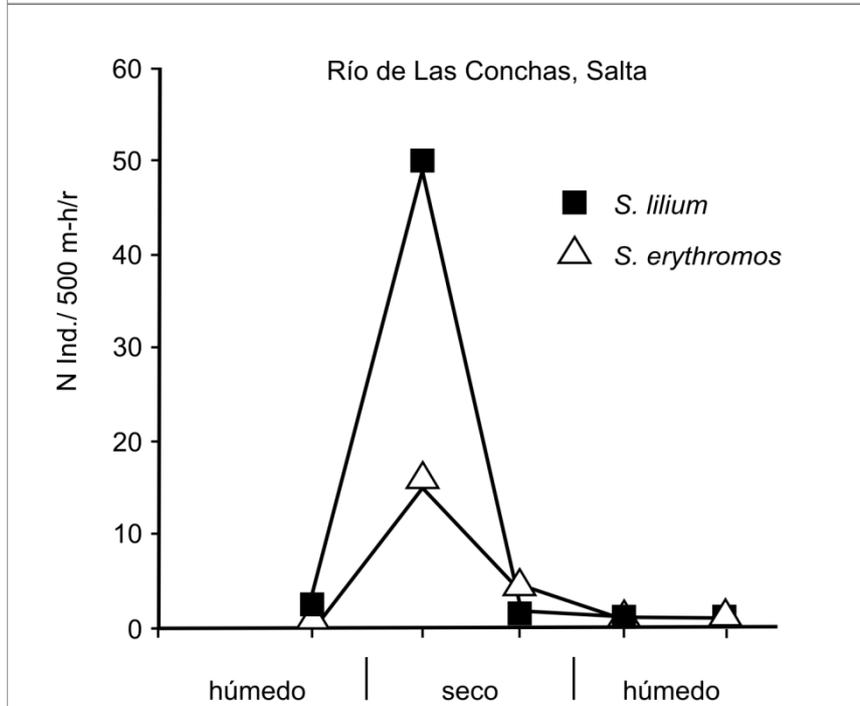
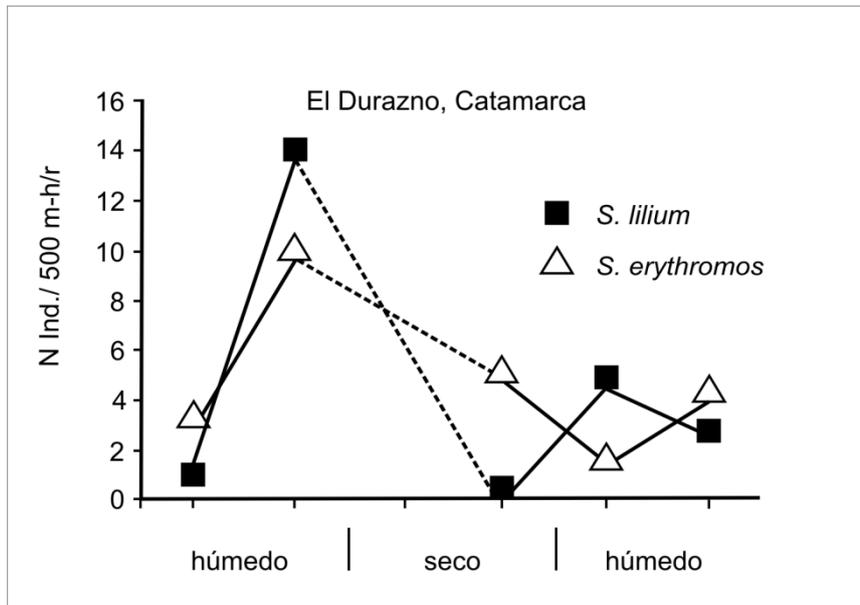


Figura 10.--Tasa de capturas para las dos especies de *Sturnira* más comunes en el sector Norte de las Yungas entre el periodo Febrero 2006 y Abril 2007. El excito de muestreo se calculó como el número de individuos capturados en cada estación de muestreo cada 500 mhr.

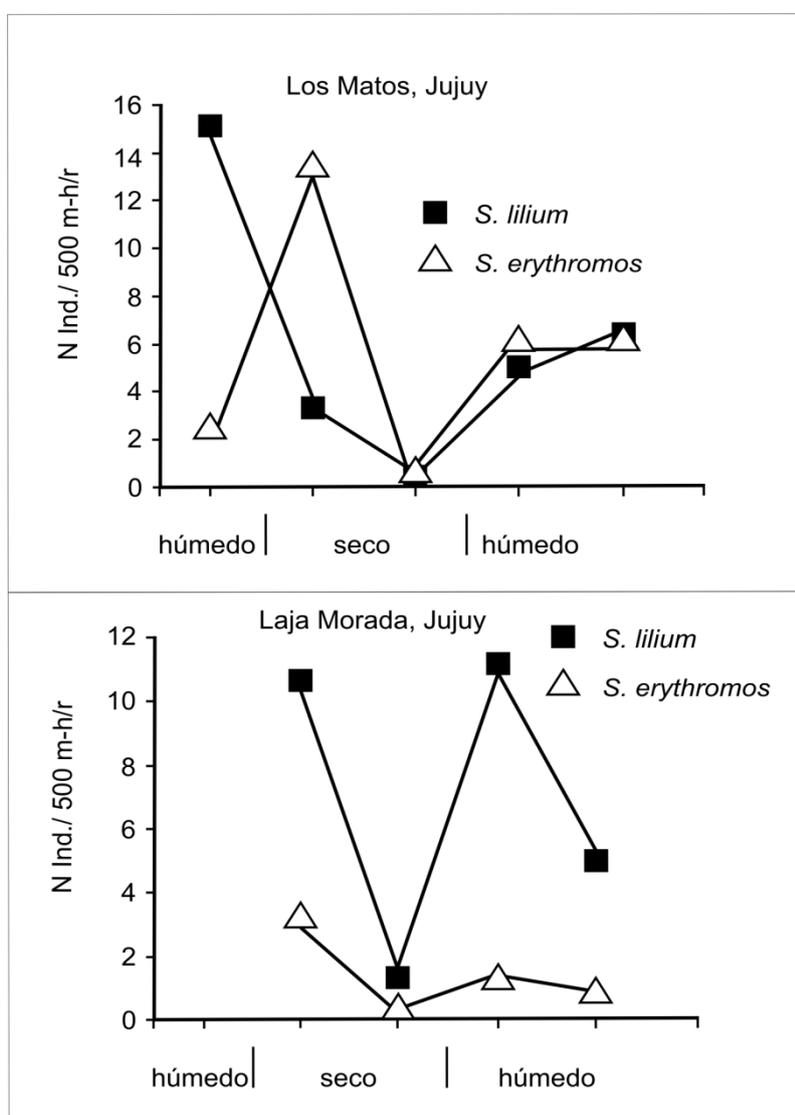


Figura 11.--Tasa de capturas para *Artibeus planirostris* en las tres localidades de ocurrencias para Yungas entre el periodo Febrero 2006 y Abril 2007. El excito de captura para cada estación de muestreo se calculó como el número de individuos cada 500 mhr.

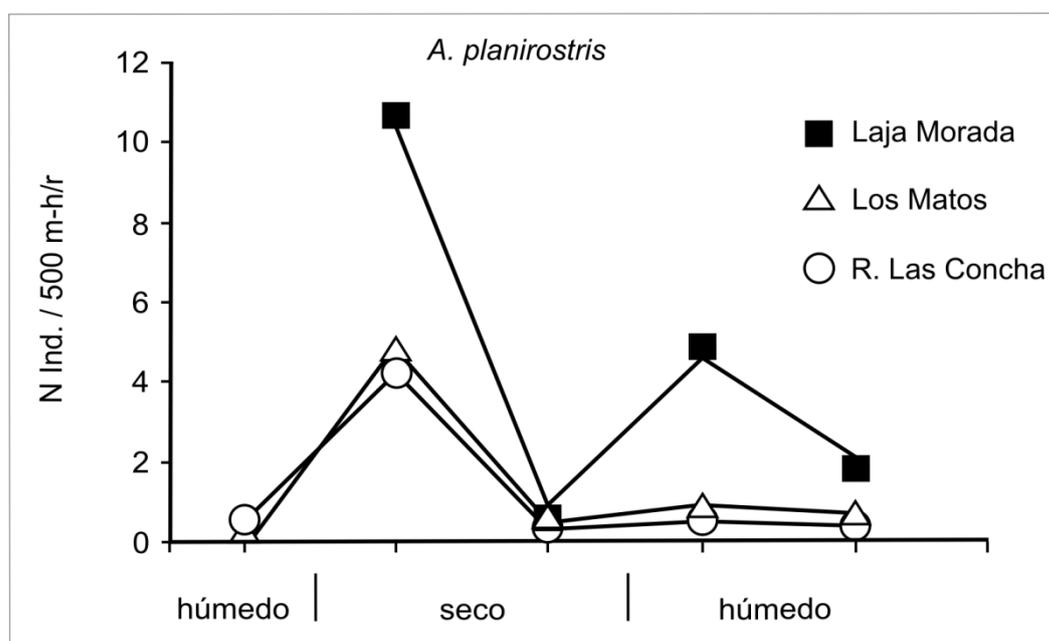


Figura 12.--Tasa de capturas para los principales frugívoros en la localidad de selva Paranaense entre los periodos Octubre 2006 y Febrero 2008. El excito de captura se calculó como el numero de individuos atrapados cada 500 mhr. Las abreviaturas corresponden a: S, *Sturnira*; A. *Artibeus*.

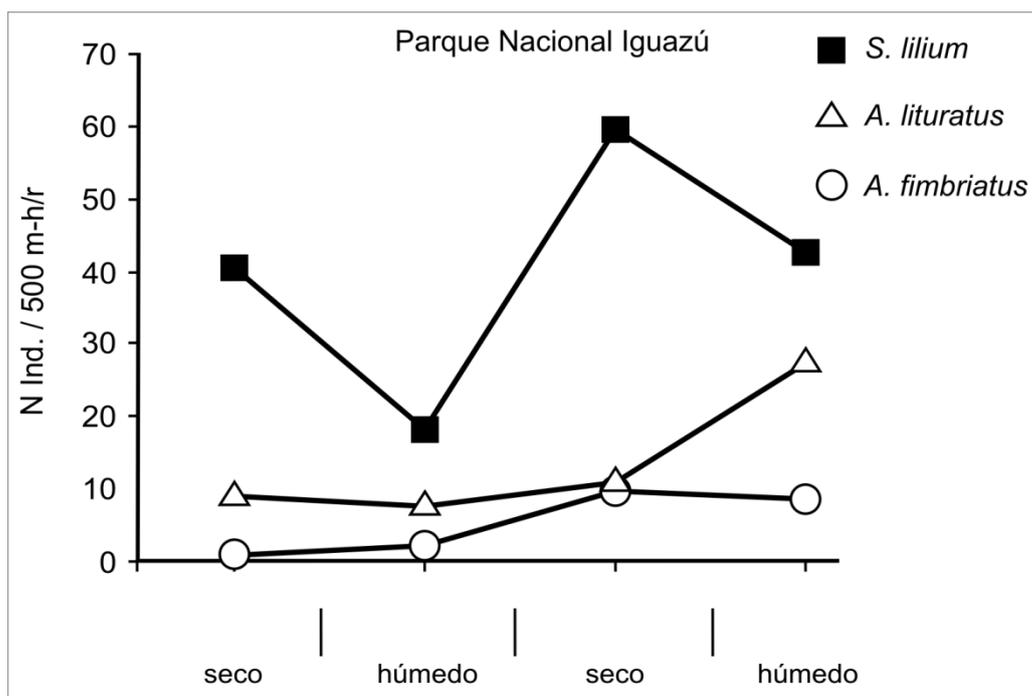


Figura 13.--Porcentaje de los principales géneros de frutos en la dieta total de los murciélagos frugívoros en las Yungas de Argentina.

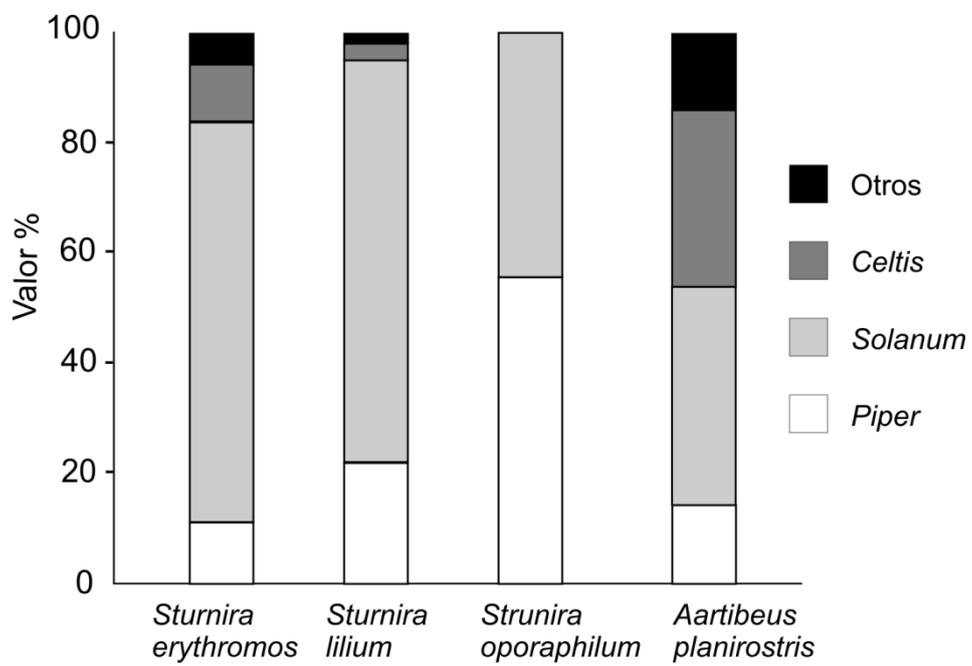


Fig. 14.--Porcentajes en el consumo latitudinal y altitudinal de Solanáceas y Piperáceas para *Sturnira liliium* (c, d) y *S. erythromos* (a, b). Las Yungas se discriminan por región Sur (El Duraznillo mas Río de las Conchas) y Norte (Laja Morada mas Los Matos). El consumo altitudinal para estas dos especies es descrito por Giannini (1999a, b). Se indica los valores porcentuales de cada ítem en la parte superior de cada barra.

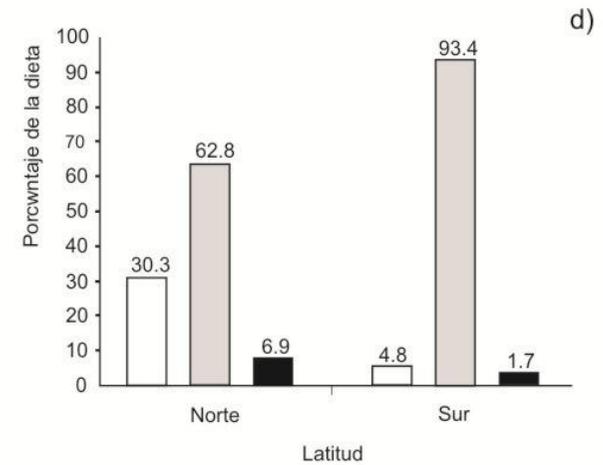
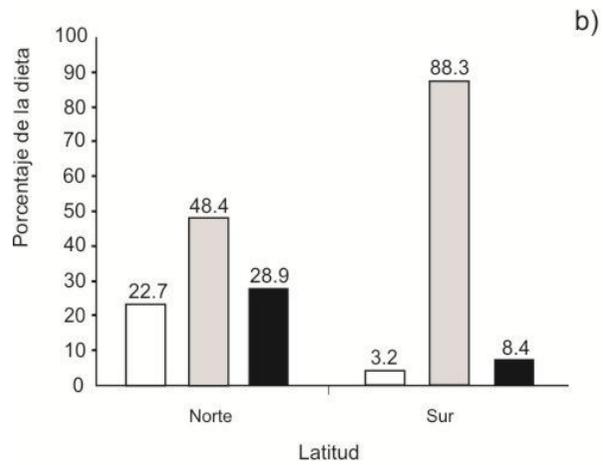
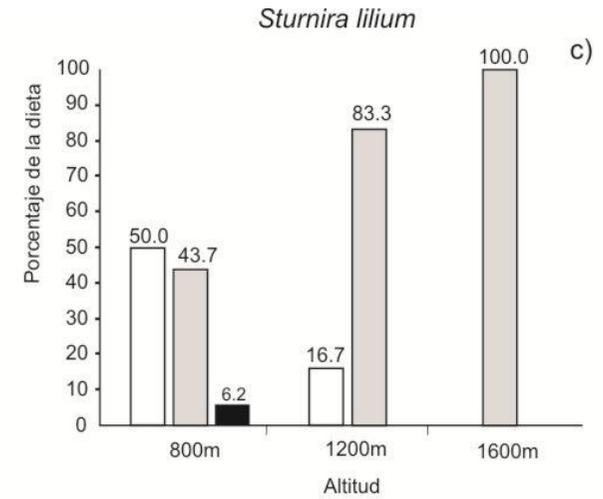
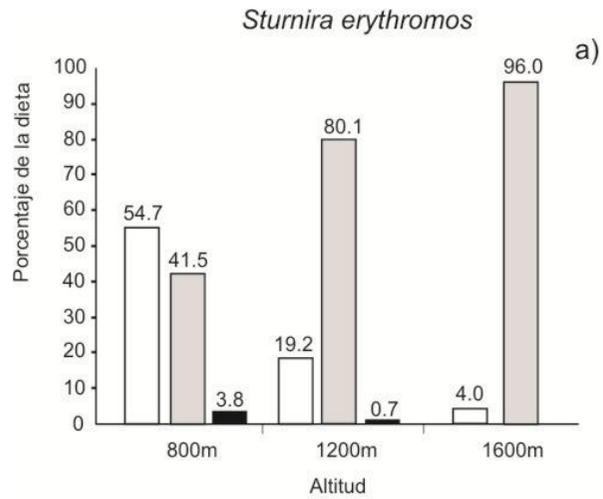


Figura 15.--Patrón de consumo latitudinal de Solanaceae y Piperaceae para *Artibeus planirostris* en los sitios de Jujuy (Norte), Salta y Catamarca (Sur de las Yungas). Para cada ítem se indica el valor porcentual en la parte superior de las barras.

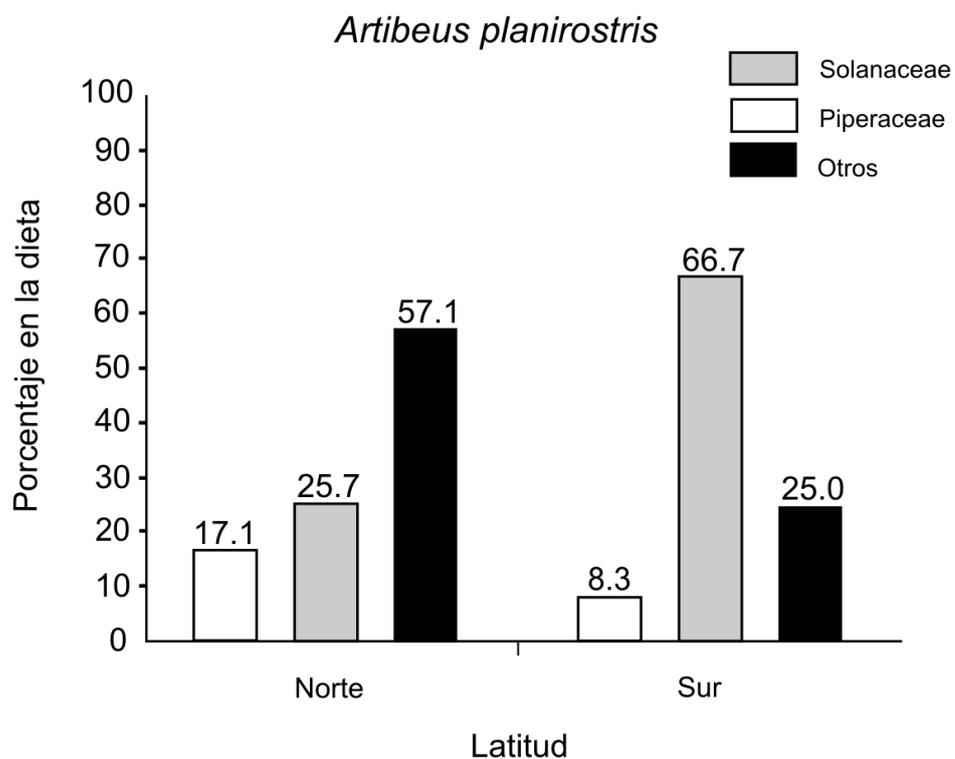


Figura 16.--Porcentage de los principale géneros de frutos en las dietas total de murciélagos frugívoros en Iguazú, selva Paranaense.

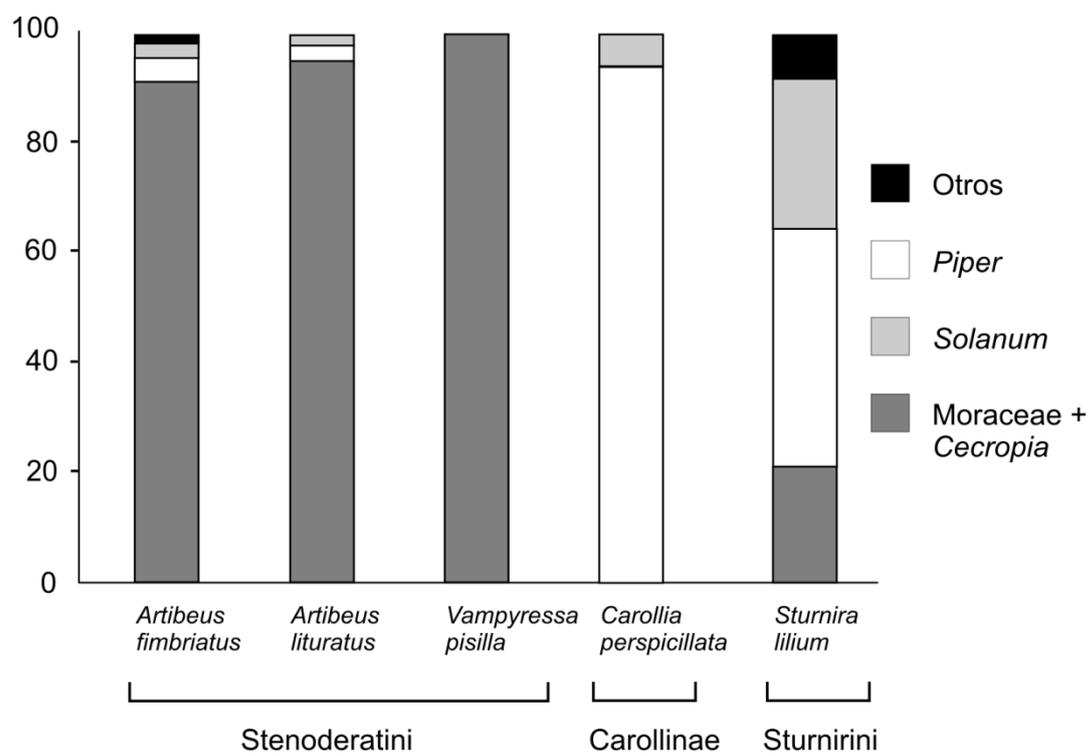


Figura 17.--Porcentajes en el consumo de Solanaceae y Piperaceae para *Sturnira lilium* en la selva Paranaense (P. N. Iguazú), en el Norte de las Yungas (Los Matos + Laja Morad) y en el Sur de las Yungas (El Durazno + Río de Las Conchas). Para cada ítem se indica el valor porcentual en la parte superior de las barras.

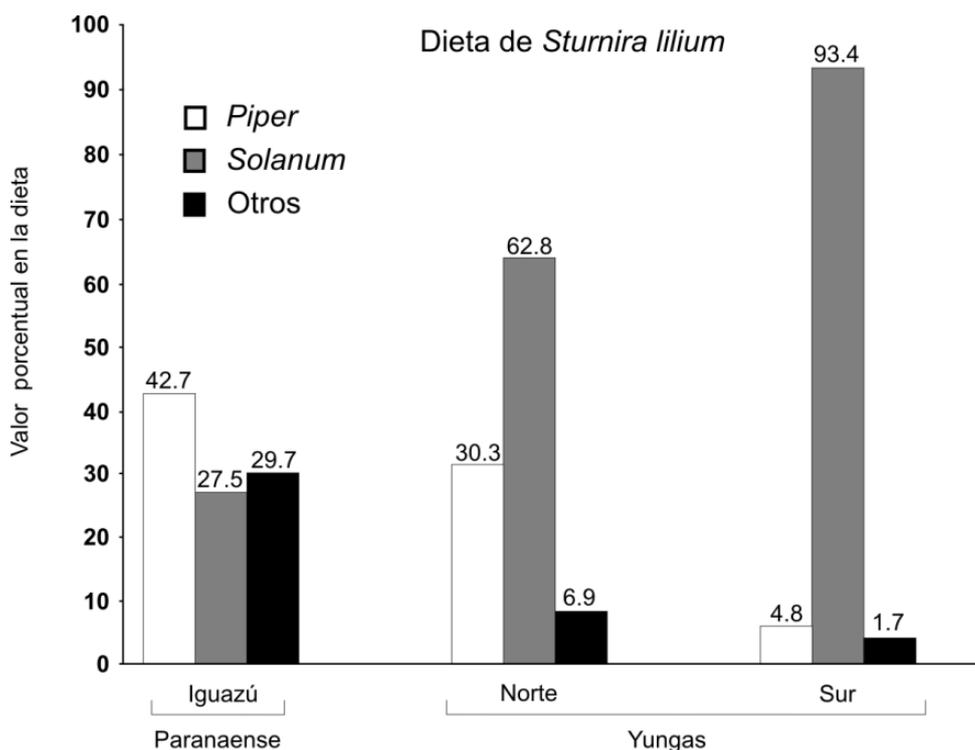
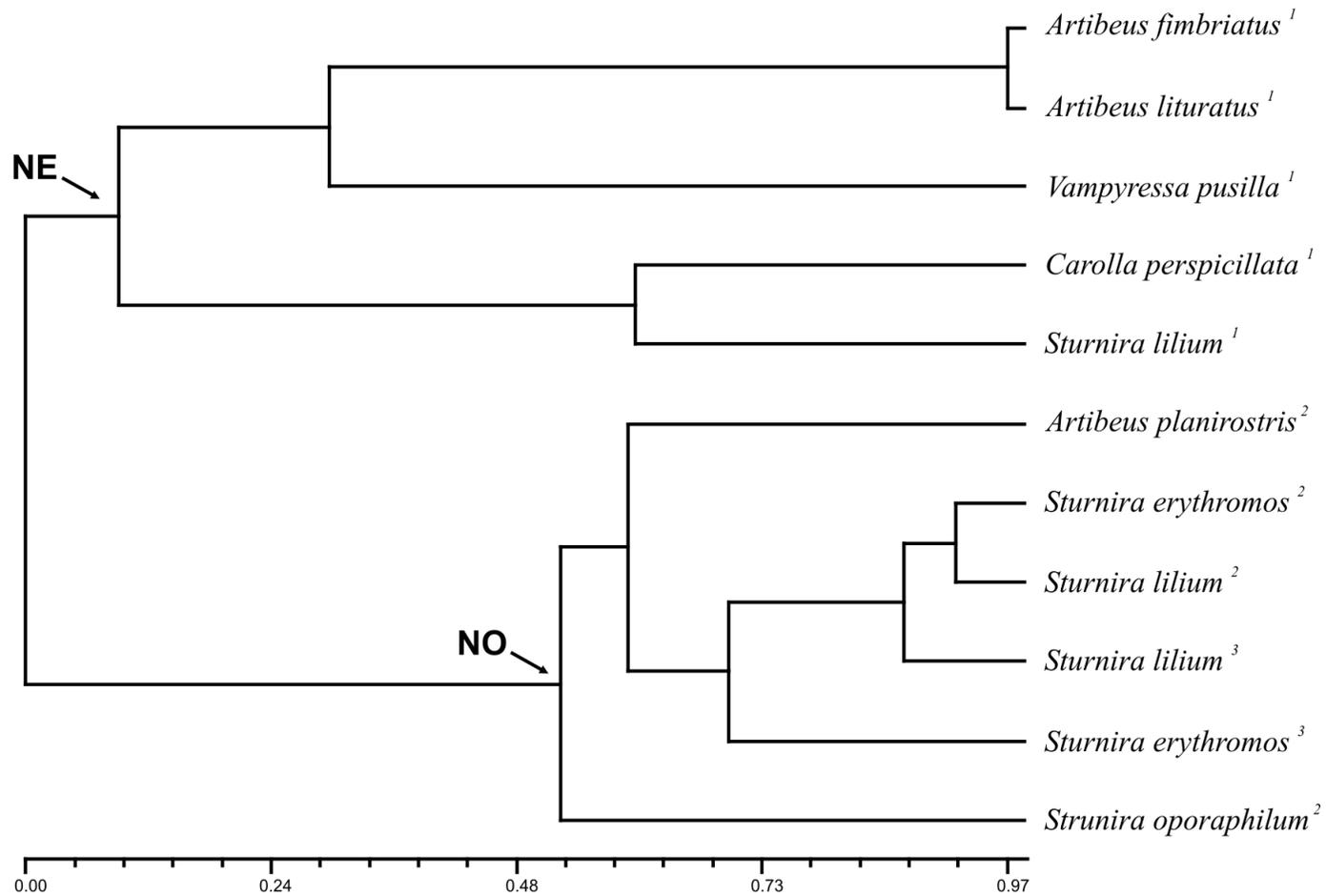
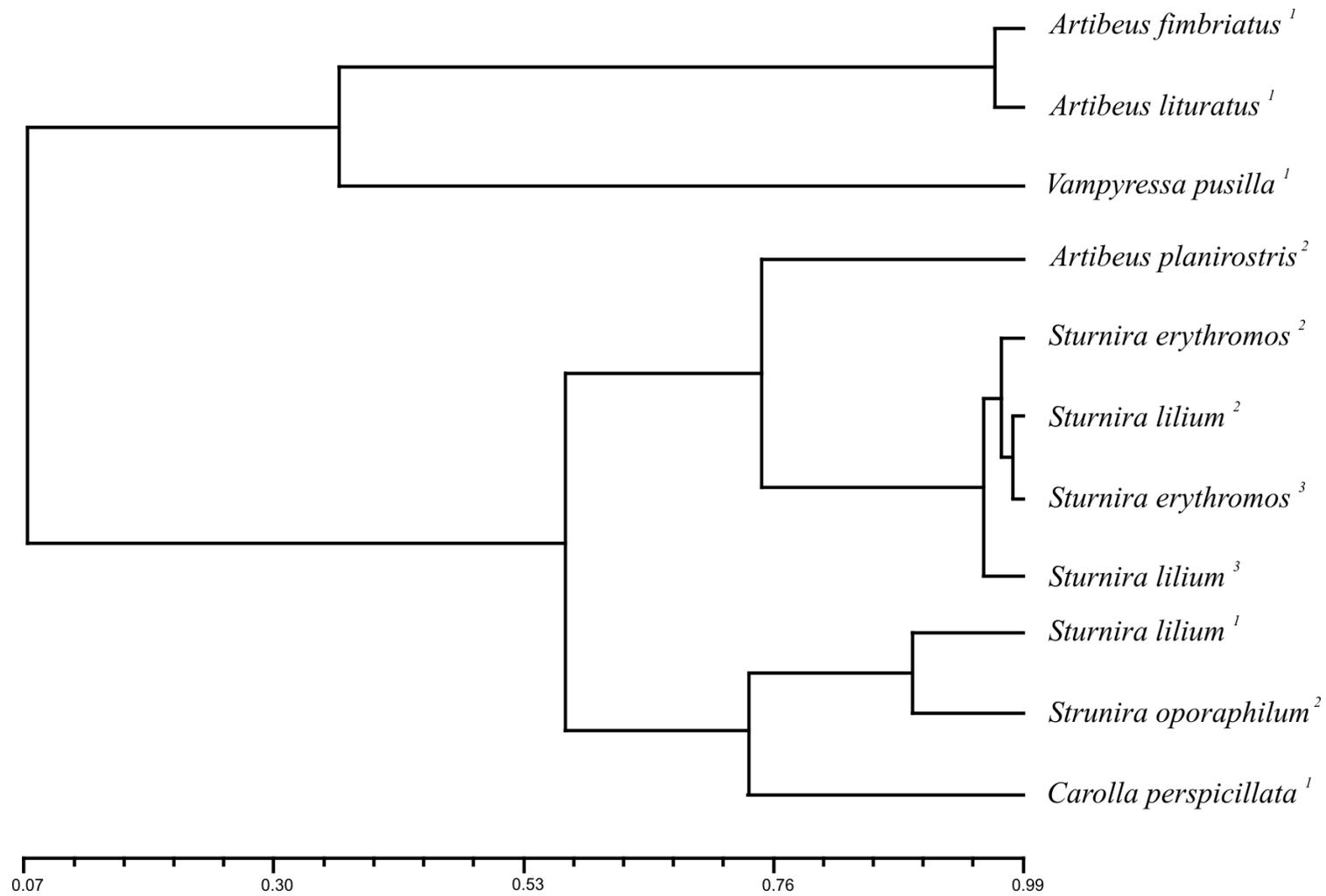


Figura 18.--Diagrama de ordenamiento basado en especies de plantas. La topología del UPGMA se basa en una matriz de superposición de dietas construida a partir del índice de similitud de Morisita modificado por Horn. Los superíndices indican las muestras para: 1, selva Paranaense; 2, Yungas este estudio (registros totales de dieta para cada especie); 3, Yungas datos tomados de Giannin1 (1999 a). Se indica con flechas las ramas pertenecientes al Noreste (NE) y Noroeste (NO).



Nivel de distorsión del dendrograma según la prueba de Mantel: $P= 0,0001$; $r= 0,97$

Figura 19.--Diagrama de ordenamiento basado en géneros de plantas. La topología del UPGMA se basa en una matriz de superposición de dietas construida a partir del índice de similitud de Morisita modificado por Horn. Los superíndices indican las muestras para: 1, selva Paranaense; 2, Yungas este estudio (registros totales de dieta para cada especie); 3, Yungas datos tomados de Giannin1 (1999 a).



Nivel de distorsión del dendrograma según la prueba de Mantel: P= 0,0001; r= 0,94

Figura 20.--Diagrama de ordenamiento para las especies de frutos detectadas durante los muestreos en las localidades de estudio (PCA). Con puntos negros se indican las especies consumidas por murciélagos. Las abreviaturas corresponden a: Cigu, *Celtis iguanaeus*; Chgom, *Chrysophyllum gonocarpum*; Ram, *Randia micracantha*; Sconf, *Solanum confusum*; Spseu, *S. pseudocapsicum*; Ste, *S. tenuispinum*; Strich, *S. trichoneuron*; Ssym, *S. symmetricum*; Sgra, *S. granulorum-leprosum*; Sripa, *S. riparium*; Salig, *S. aligerum*; Sabut, *S. abutiloides*; Fluch, *Ficus luschnathiana*; Fcit, *F. citrifolia*; Mtin, *Maclura tinctoria*; Ucar, *Urera caracasana*; Pama, *Piper amalago*; Phier, *P. hieronymi*; Phip, *P. hispidum*; Padun, *P. aduncum*; Pgaud, *P. gaudichaudianum*; Ptucu, *P. tucumanum*; Pgua, *Psidium guajava*; Cpach, *Cecropia pachystachya*.

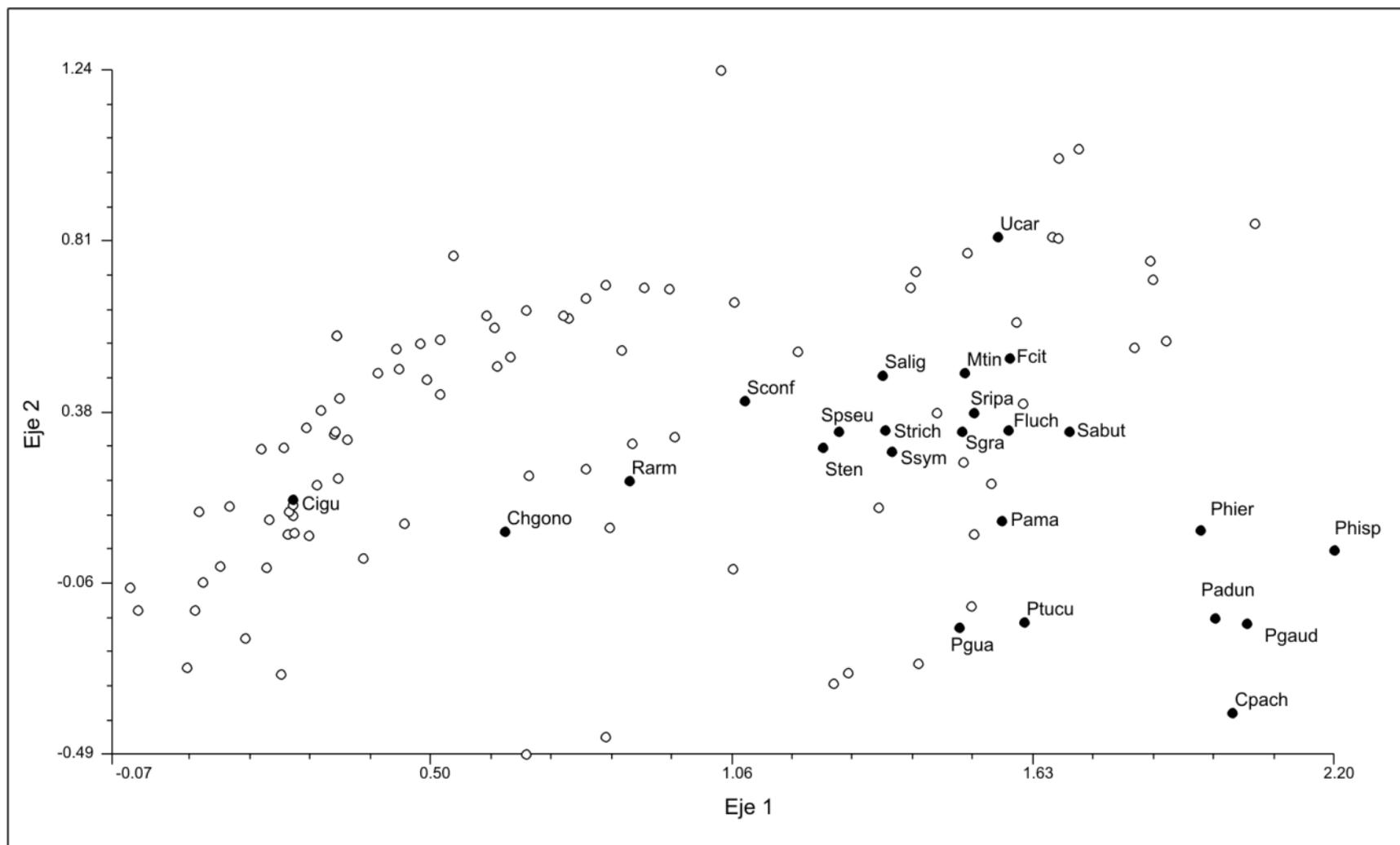


Figura 21.--CA 1 ajuste de las especies de frugívoros a los dos primeros ejes del análisis de correspondencia, matriz Neotrópico. Las abreviaturas para cada especie de frugívoro se encuentran disponibles en el Apéndice 4. Con flecha y corchetes se indica la ubicación y/o distribución general de los principales grupos de frugívoros, lo que no necesariamente significa la pertenencia a dicho grupo (e.g., Stil y Agn están dentro del corchete que indica la distribución de los Carollinae, sin embargo estos pertenecen a los Sturnirini y Ectophyllini, respectivamente). Con negrita se indican los géneros de plantas que dieron valores de 4 en la codificación (>50% de la dieta) y sin negrita los que dieron valores de 3 (50-30% de la dieta). Las abreviaturas corresponden a: Cp, *Carollia perspicillata*; Cb, *C. brevicauda*; Csu, *C. subrufa*; Cc, *C. castanea*; Cs, *C. sowellii*; Rp, *Rhinophylla pumilio*; Sl, *Sturnira liliium*; Se, *S. erythromos*; So, *S. oporaphilum*, St, *S. tildae*; Slu, *S. ludovici*; At, *Artibeus toltecus*; Ap, *A. planirostris*; Aj, *A. jamaicensis*; Al, *A. lituratus*; Ai, *A. intermedius*; Aph, *A. phaeotis*; Af, *A. fimbriatus*; Aw, *A. watsoni*; Aob, *A. obscurus*; Ag, *A. gnomus*; Phe, *Platyrrhinus helleri*; Pl, *P. lineatus*; Ub, *Uroderma bilobatum*; Vn, *Vampyriscus nymphaea*; Vt, *Vampyressa thyone*; Vp, *V. pusilla*; Chv, *Chiroderma villosum*; Chtr, *C. trinitatum*; Vpc, *Vampyrops caraccioli*. La sistemática está disponible en el Apéndice 3.

CA matriz dietas Neotrópico
ajuste murciélagos

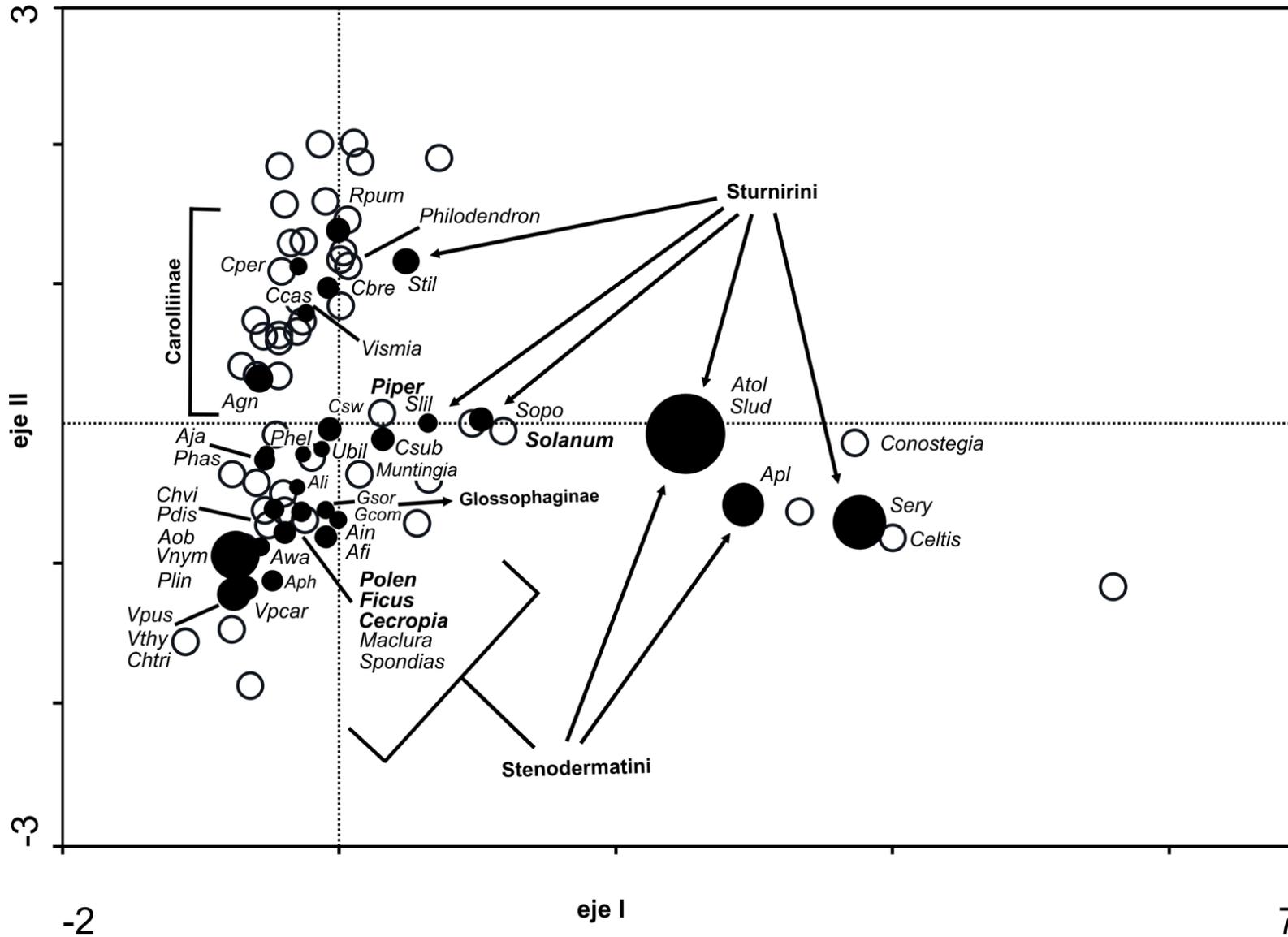


Figura 22.--CA 1 ajuste de los ítems dietarios a los dos primeros ejes del análisis de correspondencia, matriz Neotrópico. El tamaño del círculo indica el nivel de ajuste para cada género. Con negrita se indica los ítems con valores de 4 o 3 en la matriz (>30% de la dietas). Los códigos para las especies de murciélagos están disponibles en el Apéndice 3. Para plantas se sigue la sistemática propuesta por Lobova et al., (2009), y la utilizada en TROPICOS e IPNI (*International Plant Name Index*).

CA matriz dietas Neotrópico ajuste plantas

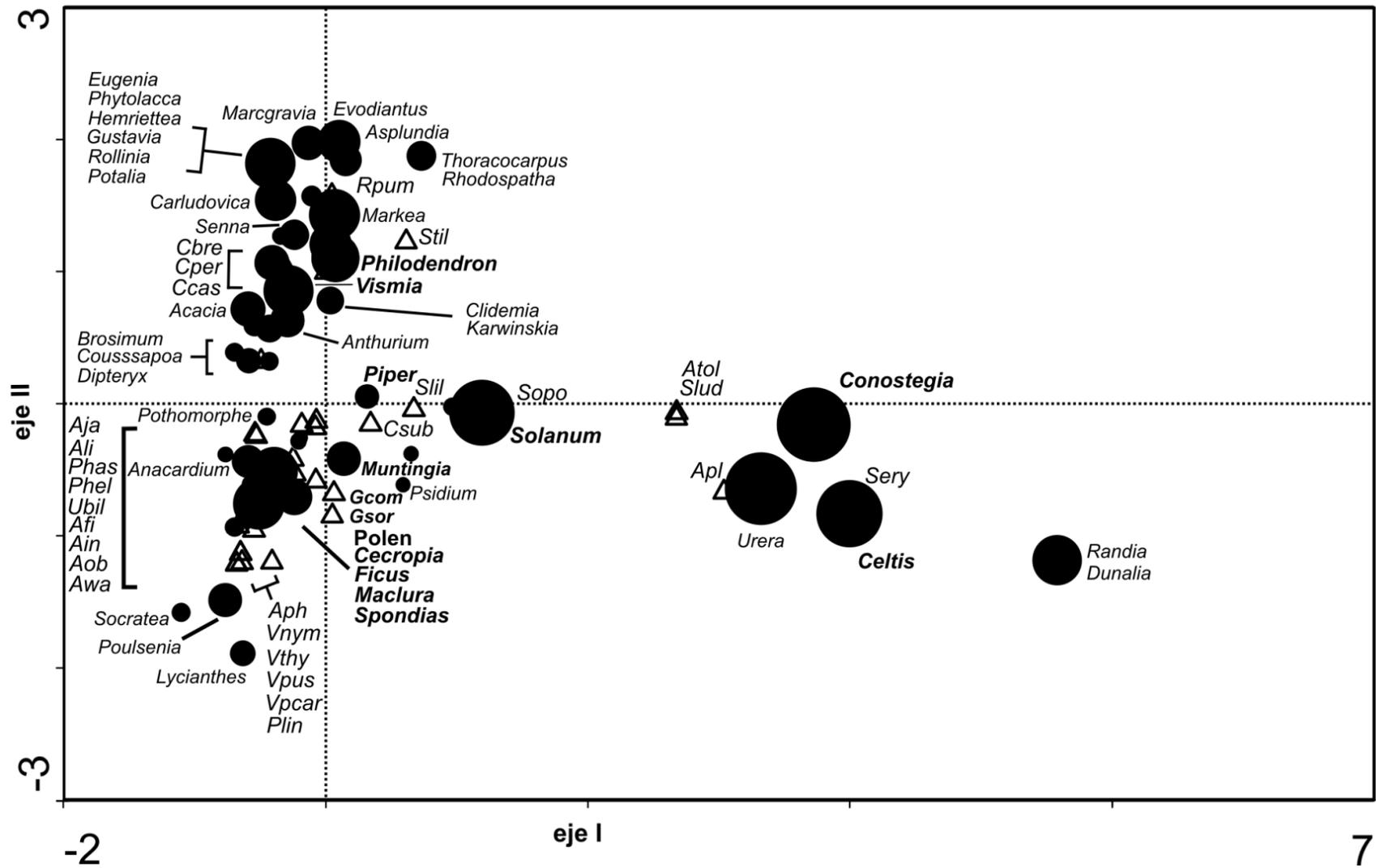


Figura 23.--Curvas de respuesta específica de las dietas en los Carollinae y Sturnirini a los ejes I y II. El ajuste de las curvas se calculo con la función *Loess smoother*. Las abreviaturas corresponden a: Cp, *Carollia perspicillata*; Cb, *C. brevicauda*; Csu, *C. subrufa*; Cc, *C. castanea*; Cs, *C. sowellii*; Rp, *Rhinophylla pumilio*; Sl, *Sturnira liliium*; Se, *S. erythromos*; So, *S. oporaphilum*, St, *S. tildae*; Slu, *S. ludovici*.

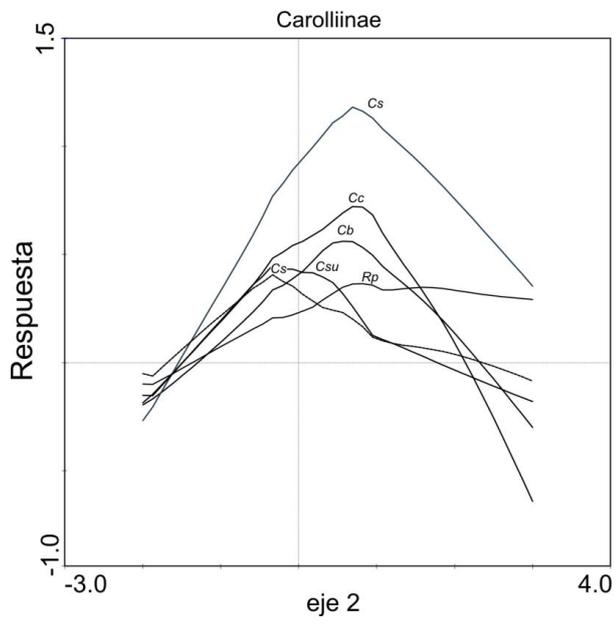
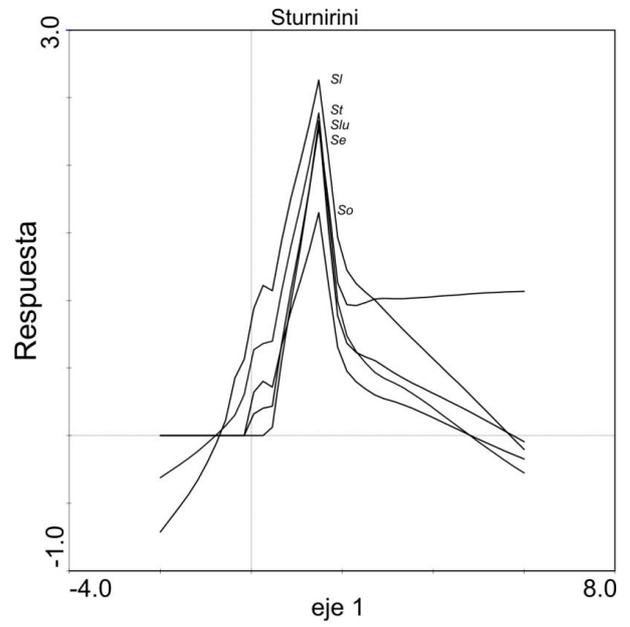
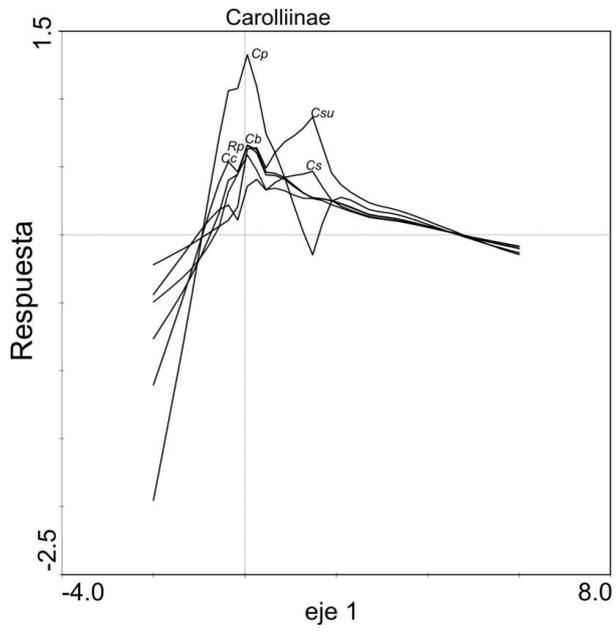


Figura 24.--Curvas de respuesta específica en Stenodermatini a los ejes I y II. El ajuste de las curvas se calculo con la función *Loess smoother*. Las abreviaturas corresponden a: At, *Artibeus toltecus*; Ap, *A. planirostris*; Aj, *A. jamaicensis*; Al, *A. lituratus*; Ai, *A. intermedius*; Aph, *A. phaeotis*; Af, *A. fimbriatus*; Aw, *A. watsoni*; Aob, *A. obscurus*; Ag, *A. gnomus*; Phe, *Platyrrhinus helleri*; Pl, *P. lineatus*; Ub, *Uroderma bilobatum*; Vn, *Vampyriscus nymphaea*; Vt, *Vampyressa thyone*; Vp, *V. pusilla*; Chv, *Chiroderma villosum*; Chtr, *C. trinitatum*; Vpc, *Vampyrops caraccioli*.

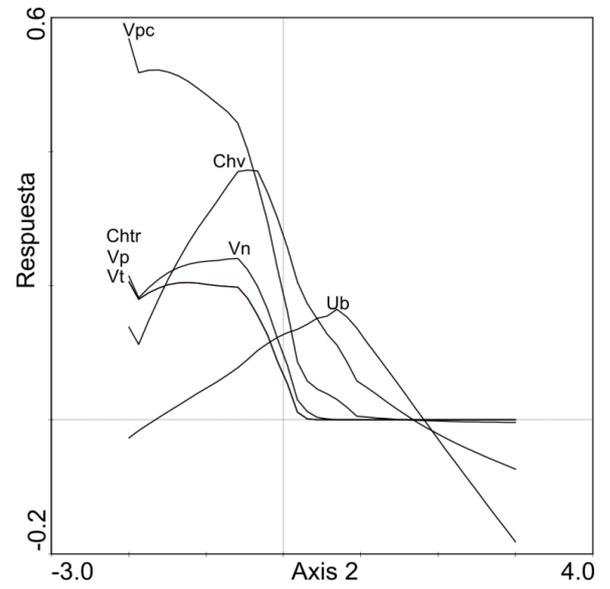
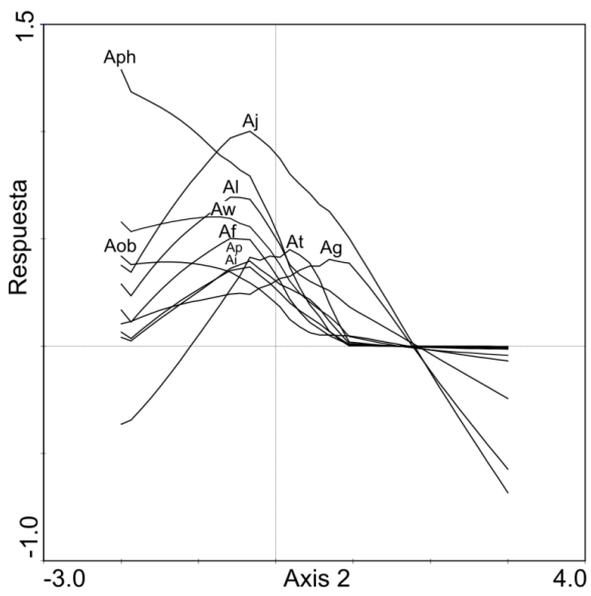
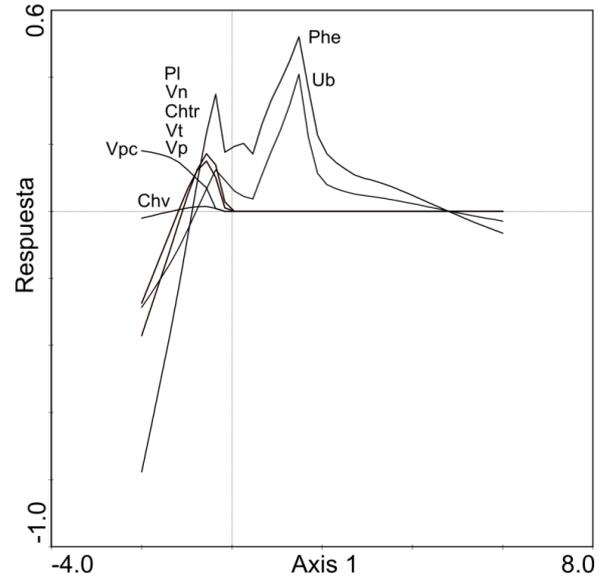
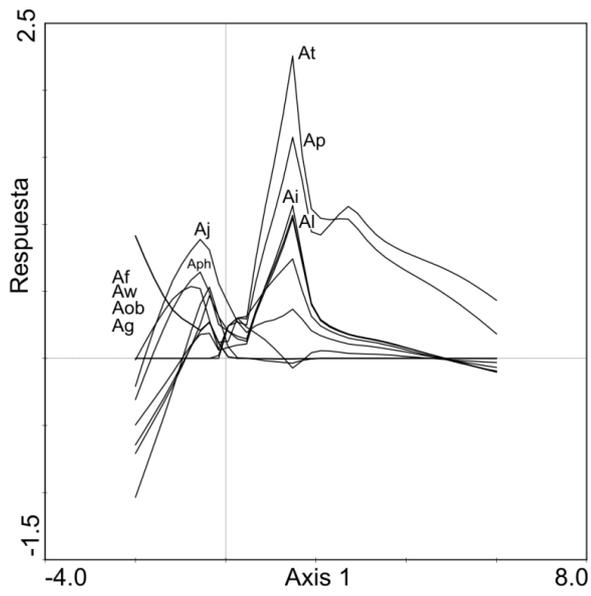


Figura 25.--CA 2 análisis de correspondencia de la matriz trópico-subtrópico. Las especies con registros para las aéreas tropicales se indican con un triángulo oscuro (▲) y las especies con datos de dietas para las regiones subtropicales con triángulos gris claro (▲), subtrópico hemisferio Norte (sur de Méjico) y gris claro con marco negro (▲), subtrópico hemisferio sur (Norte de Argentina Sur de Brasil). Los círculos representan la posición de los géneros de plantas, con color gris oscuro se marca los ítems que conforman el núcleo dietario de los Phyllostomidae. Las flechas indican la dirección de desplazamiento en el espacio multivariado de aquellas especies con registro para las regiones tropicales y subtropicales. Solo se indican las especies con registros de dos o tres aéreas, las abreviaturas para cada frugívoro se encuentran disponibles en el Apéndice 3, Fig. 21.

CA 2 dieta trópico-subtrópico

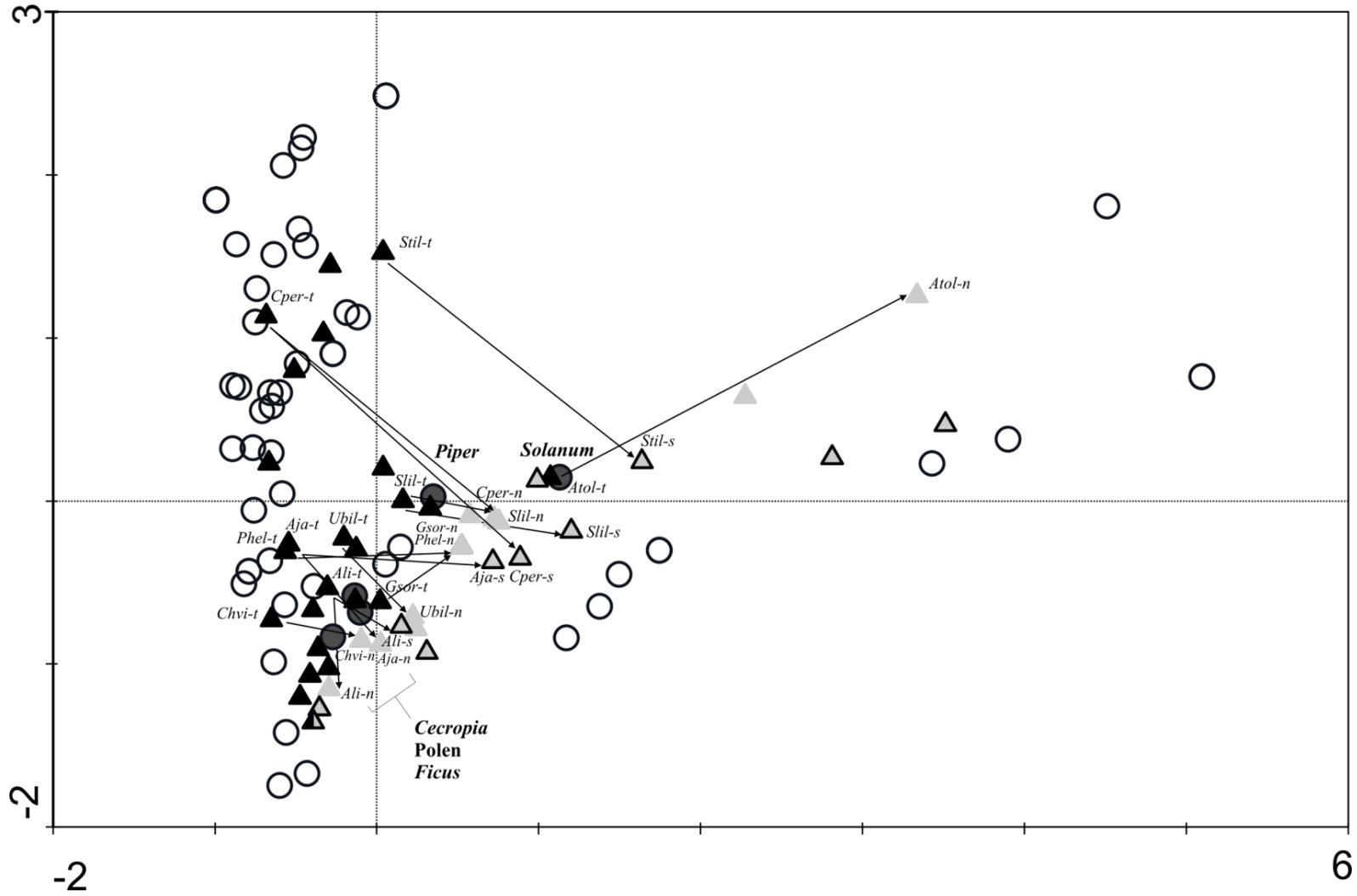


Figura 26.--Árbol de relaciones filogenéticas para las especies de Phyllostomidae utilizadas en los meta-análisis (Dávalos et al., en prensa). Se resalta con negro las ramas que resultaron significativas durante los análisis de CPO y con negrita los nodos que conforman el modelo final. Con línea de punto se indican la posición de *Sturnira oporaphilum* y *Artibeus intermedius*, dos especies no consideradas en los análisis de Dávalos.

